



00361 17 21.
**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**ARQUITECTURA HIDRAULICA DE VITACEAS
(LIANAS) DE "LOS TUXTLAS", VER.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA).

P R E S E N T A :

EL BIOLOGO CALIXTO LEON GOMEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. P. GUILLERMO ANGELES ALVAREZ

1997

**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.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Guillermo Angeles A. por el apoyo ofrecido en cuanto a la selección del tema de tesis y dirección de la misma.

Al Instituto de Biología por permitir la realización del trabajo tanto en las instalaciones del laboratorio de Anatomía de la madera, como en la estación de Los Tuxtlas, Ver.

A la M. en C. Josefina Barajas M. Por el apoyo ofrecido en la revisión del manuscrito y del equipo del laboratorio.

Al Jurado: Dr. Guillermo Laguna H., M. en C. Josefina Barajas M, Dr. P. Guillermo Angeles A., Dr. Francisco A. Larque S., Dr. Arcadio Monroy A., Dra. Sonia Vazquez S. y Dr. Sergio R.S. Ceballos F., por sus valiosas revisiones y sugerencias.

A la Dra. Patricia Dávila A. por el apoyo otorgado, durante su gestión como Jefa del Departamento de Botánica del IBUNAM, para la obtención de una parte del equipo experimental.

Al Dr. Alfonso Delgado S., Jefe del Departamento de Biología, por las facilidades para realizar el trabajo de campo.

A Mis compañeros de Laboratorio: Leonor A. Abundiz B., Silvia Aguilar R. Susana López H., Marcela Villa F. por el apoyo que me pudieron brindar.

Al CONACyT, a través del proyecto 4154 N, para la obtención de viáticos y equipo.

RESUMEN

Se estudió la arquitectura hidráulica de cuatro lianas (bejuco leñosos) de la selva tropical perennifolia de Los Tuxtlas, Ver.: *Cissus microcarpa* Vahl, *C. gossypiifolia* Standley, *C. sicyoides* L. y *Vitis tiliifolia* H. & B., de la familia Vitaceae. De cada especie se investigó la longitud máxima de vasos, frecuencia de distribución de la longitud y diámetro de los mismos; así como también, se midió la conductividad hidráulica (tasa de flujo/gradiente de presión, Kg/s), la conductividad específica (eficiencia del xilema), la conductividad específica foliar (suficiencia hidráulica del xilema) y valor de Huber (cantidad de xilema por hoja).

Fueron utilizados varios tallos de cada especie y se aplicaron tres técnicas para su estudio. Para la longitud de los vasos se aplicó inyección de aire comprimido y de pintura de látex. Para la conductividad se hizo pasar una solución de formaldehído 0.05 %, a través de segmentos de tallo, bajo un gradiente de presión hidrostática.

La mayor longitud de vasos se encontró en *C. gossypiifolia* y *V. tiliifolia* (2.95, 3.95 m), mientras que en *C. microcarpa* y *C. sicyoides* fué de 2.34, 2.95 m. Se observó que el 80% de los vasos son cortos (0.10 a 0.90 m long.); el 10 a 15% son de tamaño mediano (0.40 a 1.80 m) y solo 1% son largos (1.70 a 2.90 m). La distribución del diámetro de vasos conductores, muestra un claro sesgo hacia la izquierda indicando que los vasos de menor diámetro son los responsables de la conductividad hidráulica. Esta última fué diferente para cada especie, de 3 a $130 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$, siendo menor en *C. microcarpa* y *C. gossypiifolia*, y mayor en *C. sicyoides* y *V. tiliifolia*.

Los resultados obtenidos se discuten en términos de eficiencia hidráulica, estructura anatómica y estrategias de sobrevivencia.

ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN	7
1. ANTECEDENTES	7
2. TEORÍA DE LA COHESO-ADHESO-TENSO-TRANSPIRACIÓN	8
A. Analogía con la Ley de Ohm	11
B. Conducción y estructura del xilema	13
C. Ecuación de Hagen-Poiseuille	15
3. EL DISEÑO HIDRÁULICO	17
A. Conductividad hidráulica	18
B. Conductividad específica	18
C. Conductividad específica foliar	18
D. Valor de Huber	19
E. Capacidad de retención de agua	19
F. Vulnerabilidad del xilema al embolismo	20
4. DIMENSIONES DE VASOS	20
A. Longitud	22
B. Diámetro	24
5. LAS LIANAS. HÁBITOS E IMPORTANCIA BIOLÓGICA	25
6. LAS VITÁCEAS. TAXONOMÍA E IMPORTANCIA ECONÓMICA	27
7. OBJETIVOS	30
II. MATERIAL Y MÉTODOS	31
1. Material vegetal	31
2. Descripción anatómica del xilema secundario	31
3. Conductividad hidráulica	36

4. Conductividad específica	38
5. Conductividad específica foliar	38
6. Conductividad teórica	39
7. Inyección de pintura de látex	41
8. Inyección de aire	45
III. RESULTADOS	47
1. Estudio anatómico	47
2. Descripción anatómica del xilema secundario	50
<i>Cissus microcarpa</i> Vahl.	51
<i>Cissus sicyoides</i> L.	53
<i>Cissus gossypiifolia</i> Standley	55
<i>Vitis tiliifolia</i> H. & B.	56
3. Conductividad hidráulica	67
4. Eficiencia hidráulica	77
5. Conductividad específica	78
6. Conductividad específica foliar	78
7. Valor de Huber	79
8. Dimensiones de vasos	79
A. Longitud de vasos	79
a. Inyección de pintura de látex	79
b. Inyección de aire	82
c. Frecuencias de longitud de vasos	82
B. Diámetro de vasos	87

IV. DISCUSIÓN	90
1. Anatomía	90
2. Conductividad	94
A. Conductividad hidráulica	95
B. Conductividad específica	97
C. Conductividad específica foliar	98
D. Valor de Huber	99
3. Longitud de vasos	116
A. Inyección de pintura	116
B. Inyección de aire	118
C. Frecuencias de longitud de vasos	121
4. Diámetro de vasos	122
V. CONCLUSIONES	123
VI. LITERATURA CITADA	130

ABREVIACIONES

En el texto:	Significado
A	- Abundancia
Ae	- Anillo esclerenquimático
A _f	- Área foliar
A _l	- Aire
An	- Anchura
atm	- Atmosferas
A _x	- Área de xilema
CEF	- Conductividad específica foliar
C.g.	- <i>Cissus gossypifolia</i>
cm	- Centímetros
C.m.	- <i>Cissus microcarpa</i>
cols.	- colaboradores
C.s.	- <i>Cissus sicyoides</i>
Cr	- Células radiales
cuadr	- Cuadradas
CV	- Coeficiente de variación (S/X)
Cx	- Córtex
Cx	- Corteza
D	- Diámetro del segmento de tallo
Diam	- Diámetro del segmento de tallo
d	- Diámetro
D.b.t.	- Diámetro hacia la base del tallo
dv	- Diámetro promedio de vasos
Efc	- Eficiencia conductora del tallo
envol	- Envoltente
erect	- Erectas
exp	- Experimental
ff	- Fibras de floema secundario
fp	- Fibras de floema primario
Fs	- Floema secundario
fx	- Fibras de xilema secundario
G	- Clave de colecta de <i>C. gossypifolia</i>
G.E.	- Gravedad específica
GPF	- Grosor de pared de fibras
H	- Hojas
het	- Heterocelulares
K _e	- Conductividad específica
K _h	- Conductividad hidráulica
L	- Longitud
M	- Clave de colecta de <i>C. microcarpa</i>
Me	- Médula
mm	- Milímetros
MPa	- Megapascuales
msnm	- Metros sobre el nivel del mar
n	- Tamaño de muestra
Pa	- Parénquima axial
pd	- Punteaduras
Pi	- Inyección de pintura

X	-	Porcentaje
pp	-	Precipitación
proc	-	Procumbente
R ₁	-	Rama de primer orden
R ₂	-	Rama de segundo orden
r	-	Coefficiente de correlación
raf	-	Rafidos
Rm	-	Radios medulares
S	-	Clave de colecta de <i>C. sicyoides</i>
s	-	segundos
Se	-	Serles
Sep	-	Septos
T	-	Tallo
T°	-	Temperatura
t	-	Tílides
Tc	-	Tipos de radios
Td	-	Madera tardía
Tip	-	Tipo
Tp	-	Madera temprana
V	-	Clave de colecta de <i>V. tillifolia</i>
VA	-	Vaso ancho
Va	-	Vaso angosto
vc	-	Número de vasos conductores
VH	-	Valor de Huber
V.t.	-	<i>Vitis tillifolia</i>
X	-	Promedio
X.M.	-	Xilema mayor
X.m.	-	Xilema menor
Xmáx	-	Longitud máxima
Xp	-	Xilema primario
Xs	-	Xilema secundario
Zc	-	Zona cambial

I. INTRODUCCIÓN

El mecanismo de transporte de agua a través de las plantas ha sido uno de los aspectos más importantes de la fisiología vegetal, principalmente de árboles, y siempre ha llamado la atención de los investigadores. Muchos estudios demuestran que los procesos de fotosíntesis y transpiración participan de manera primordial para que se lleve a cabo la conducción del agua. Sin embargo, para la comprensión del fenómeno se necesita la intervención de la física de fluidos y la evaluación experimental del flujo a través del xilema (Tyree y Zimmermann, 1971).

1. ANTECEDENTES

Desde finales del siglo XIX se han propuesto varias teorías para explicar el ascenso de la savia, pero sólo una ha resistido la crítica evaluación experimental: la teoría de la tensión-cohesión, la cual establece que "el agua fluye a lo largo de gradientes de presión decrecientes a través del xilema" (Dixon, 1914).

Böhm (1893) fue uno de los primeros en demostrar que el agua del xilema se encuentra bajo tensión y más tarde esto es confirmado por Askenasy (1895) y por Dixon y Joly (1896). Los experimentos realizados por éstos y otros investigadores condujeron al establecimiento de la teoría de la tensión-cohesión (Dixon, 1914), la cual causó controversia por muchos años debido a que nadie había demostrado concretamente la existencia de las presiones negativas actuando a diferentes intervalos de tiempo y además, por lo difícil de visualizar al agua en estado metaestable por largos períodos de tiempo.

Una parte del problema fue resuelto por la bomba de presión de Scholander y cols. (1965), la cual fue un redescubrimiento y perfeccionamiento del trabajo

de Dixon (1914). La otra parte del problema, la que se refiere al agua del xilema en un estado metaestable, ha recibido poca atención desde que se demostró la existencia de presiones negativas, pero es obvio que en este proceso está involucrada la estructura del xilema.

Scholander y cols. (1965) demostraron que la presión de la savia durante la transpiración es normalmente negativa y se presenta desde -4 ó -5 atm (-0.4 ó -0.5 MPa) en un bosque húmedo hasta -80 atm (-8.0 MPa) en el desierto. Los manglares y otras halófitas mantienen todo el tiempo una presión de savia de -35 a -60 atm (-3.5 a -6.0 MPa); mientras que los muérdagos tienen una succión mayor que sus hospederos, generalmente de 10 a 20 atm (1.0 a 2.0 MPa) más; y además, se ha visto que en muchas plantas puede haber variaciones durante el día de 10 hasta 20 atm (1.0 a 2.0 MPa).

Renner (1911, 1915) encontró que la transpiración de las hojas puede elevar agua 10 veces más alto a través de un tallo construido artificialmente, que por una bomba de vacío, lo que a su vez indica la gran resistencia que deben tener los elementos conductores para permitir tales presiones negativas.

2. TEORÍA DE LA COHESO-ADHESIO-TENSO-TRANSPIRACIÓN

La teoría de la tensión-cohesión (actualmente coheso-adheso-tenso-transpiración) se fundamenta principalmente en las propiedades básicas del agua. La capacidad de cualquier sustancia para realizar trabajo se conoce como potencial químico, pero para el caso del agua se utiliza el término de potencial hídrico (Nobel, 1983). El potencial hídrico se expresa con la letra griega ψ y se define en términos de diferencia en energía libre de Gibbs o potencial químico por unidad de volumen molar, entre el agua pura y el agua en las células a la misma temperatura. Por definición, el potencial hídrico del agua pura es cero a

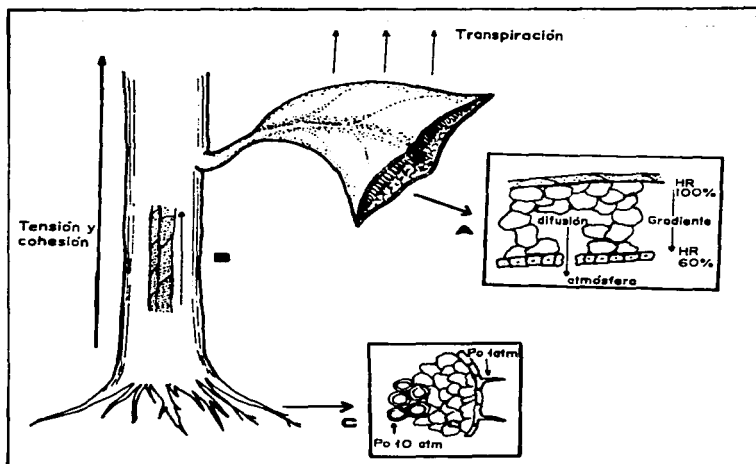


Fig. 1. Transporte de agua y la teoría de la Coheso-Adheso-Tenso-Transpiración. Según la teoría de Dixon (1914): A) se crea un gradiente hídrico del xilema al exterior con la apertura del estoma; B) el gradiente se transmite a lo largo de los vasos del xilema y el agua en ellos asciende por tensión y cohesión molecular; C) finalmente el ascenso del agua en el xilema ocasiona un desbalance osmótico y el agua entra por diferencias de potencial hídrico entre la raíz y el suelo (modificado de Rojas-Garcidueñas, 1979).

una atmósfera de presión; mientras que el agua en las células, por influencia de los solutos, tendrá un potencial hídrico menor a cero, lo que quiere decir que siempre será negativo. Se ha observado que el potencial hídrico tiene tres componentes: el potencial de presión hidrostática Ψ_p , el potencial osmótico Ψ_o y el potencial mátrico Ψ_m . $\Psi = \Psi_p + \Psi_o + \Psi_m$

El potencial de presión hidrostática puede ser positivo o negativo, dependiendo de las fuerzas que estén actuando en el agua en el momento de su

medición. Si la presión está siendo aplicada por compresión o bombeo, el agua adquiere mayor capacidad para hacer trabajo, o lo que es lo mismo, aumenta la presión a positiva; en cambio, cuando en lugar de presión se ejerce succión, se crea una tensión que origina una presión negativa, con una consecuente disminución en la capacidad para el trabajo. El potencial osmótico en la célula siempre será negativo debido a la presencia de moléculas de solutos que interactúan con las moléculas del agua. Al hidratar al soluto, el agua pierde habilidad para moverse libremente; es por esto que el potencial se hace negativo. Lo mismo sucede con el potencial mátrico resultante de la hidratación de partículas del suelo por las moléculas de agua. Aquí también se ve disminuida la capacidad de trabajo dando como consecuencia un potencial mátrico negativo.

Por otra parte, el aire llega a tener una gran capacidad para absorber agua, por lo que su potencial hídrico será más negativo que el que se presenta en las hojas de las plantas.

Partiendo de estas bases, la teoría de la coheso-adheso-tenso-transpiración indica que todo el proceso de transporte de agua se inicia con la evaporación que se efectúa en las hojas. Durante la noche, la planta ha sido un sistema cerrado donde se restablecen los déficits de agua a través de la presión positiva de las raíces. Por la mañana, cuando el sol aparece, los estomas de las hojas se abren y el agua de imbibición (de hidratación) de las células en la cámara estomática escapa a la atmósfera debido a la diferencia de potenciales hídricos entre las células de la hoja y el aire. Esto ocasiona una caída de potencial en las células, el cual es transmitido a las células vecinas y de éstas hacia los vasos del xilema adyacentes. Se establece entonces un gradiente de potenciales hídricos a través del tallo, desde las hojas (Fig. 1) hasta las raíces, y el agua asciende a través del xilema tratando de restablecer los déficits del líquido. El déficit de agua de

imbibición llega a producir fuerzas de succión de más de -20 atm. Pero este mecanismo funciona sólo si las fuerzas de adhesión y cohesión del agua son suficientes para evitar la ruptura de la continuidad del agua bajo tensión. La fuerza adhesiva del agua le permite interactuar con las paredes de los elementos traqueales pegándose a ellas y asegurando una parte del ascenso. Este fenómeno por sí mismo no constituye un problema para los resultados de la tensión, pero la fuerza cohesiva del agua sí es un factor crítico. La cohesión da como resultado la unión entre las moléculas de agua a través de puentes de hidrógeno, lo que permite al agua actuar como una unidad. De esta manera, cuando la tensión o succión del agua se inicia por la parte superior, toda una columna de esta solución es succionada de manera que se establece un flujo continuo a través del tallo. Si la fuerza de cohesión es menor que la fuerza de tensión, entonces la columna se rompe y se origina una cavitación o embolismo que interrumpe la conducción (Mauseth, 1988). Se ha visto que la fuerza de cohesión del agua pasa de 200 atm (Rojas-Garcidueñas, 1979). Por esta razón, la teoría recibió al principio este nombre, el de Teoría de la tensión-cohesión. (Zimmermann y Brown, 1971; Cruiziat y Tyree, 1989).

A. Analogía con la ley de Ohm

Para comprender cómo se efectúa el flujo de agua a largas distancias, Huber (1928) y Van den Honert (1948) hicieron una contribución importante al establecer una analogía con la ley de Ohm. En esta analogía se establece que el flujo de agua (F , Kg s^{-1}) a través de varias partes del *continuum* suelo-planta-atmósfera (CSPA), es análogo a la corriente en un circuito eléctrico compuesto de una serie de conductancias (o resistencias, que son lo inverso de la conductancia, Fig. 2) (Tyree y Ewers, 1991; Ewers y Cruiziat, 1991). De esta manera, el flujo de agua

(F_{AB}) a través de una región discreta de A a B, es proporcional al producto de la conductancia hidráulica (k_{AB} , $\text{kg s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) de aquella región y la caída del potencial hídrico a través de la estructura ($\psi_A - \psi_B$, MPa):

$$F_{AB} = k_{AB} (\psi_A - \psi_B).$$

En los últimos años, la atención se ha enfocado a la cuantificación y creación de modelos de movimiento de agua a través de las plantas (Waisel y cols., 1972; Pickard, 1981; Fiscus, 1983; Gibson y cols., 1985; Radcliffe y cols., 1986; Schulte y Gibson, 1988; Tyree, 1988). Dentro de estos modelos se están considerando detalles anatómicos del xilema, importantes desde el punto de vista funcional. Un ejemplo son las punteaduras de las traqueidas y los vasos que afectan en cierto grado a la conducción del agua.

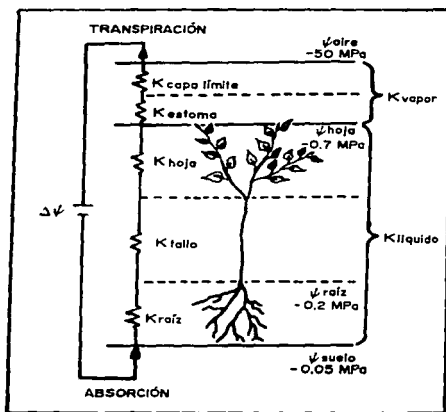


Fig. 2. Analogía con la ley de Ohm. La conductancia total se ve como una conductancia resultante (k) de la serie raíz, tallo, hoja, estoma y capa límite. El flujo de agua está dado por las diferencias en potencial hídrico entre el suelo (ψ_{suelo}) y la atmósfera (ψ_{aire}) (tomado de Ewers y Cruziat, 1990).

B. Conducción y estructura del xilema

Se asume que gran parte de la resistencia al flujo de agua se localiza en los tejidos vivos de las raíces y hojas (Kramer y Kozlowski, 1979; Boyer, 1985). Liu y cols. (1978) encontraron que para plantas cultivadas de *Vitis labrusca* L., la resistencia total del tallo fue mucho más baja que en raíces y hojas. Sin embargo, al menos para árboles grandes que tienen grandes distancias de transporte, hay una creciente evidencia de que el sistema de transporte de xilema proporciona una parte significativa de la resistencia total al flujo de agua (Hellkvist, Richards y Jarvis, 1974; Tyree, Caldwell y Dainty, 1975; Zimmermann, 1978; Tyree y cols., 1983; Ewers y Zimmermann, 1984a, b; Tyree, 1988). En recientes estudios se sugiere una conclusión similar para los tallos largos de las lianas (Ewers, Fisher y Fichtner, 1991).

Gran parte del transporte longitudinal del agua en las plantas se presenta a través de las traqueidas y los vasos del xilema. Las traqueidas son los elementos conductores de las coníferas, cuyas dimensiones en longitud van de 0.5 mm hasta un máximo de 11 mm y el diámetro del lumen de 30 μm en promedio, hasta un máximo de 80 μm (Zimmermann y Brown, 1971). El lumen de las traqueidas no es exactamente circular sino de forma rectangular en sección transversal. Cuando el agua fluye a través de estos elementos, lo hace libremente sólo unos cuantos mm para luego pasar a otra traqueida a través de las punteaduras. En este punto, el flujo disminuye notablemente. Las punteaduras de traqueidas y vasos son interrupciones de la pared celular secundaria que permiten un transporte lateral entre las células. Cada punteadura tiene una membrana, delgada y porosa de pared primaria, donde el material de que están hechas las paredes secundarias no se depositó (Fig. 3). Cuando el agua es transportada a grandes distancias debe pasar continuamente a través de pares

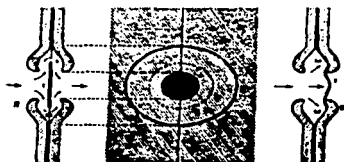


Fig. 3. Vista superficial y lateral de la pared de una traqueida de conífera mostrando una punteadura areolada. Las flechas indican la ruta del agua de una traqueida a la siguiente y la acción de válvula del torus. T = torus; M = membrana de la punteadura; R = reborde de la punteadura (tomado de Tyree, Y cols., 1994).

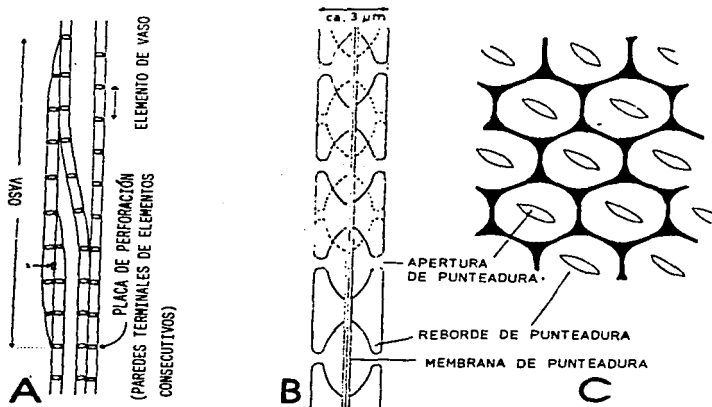


Fig. 4. Diagrama de los vasos del xilema. A. El vaso es la unidad funcional de conducción de agua. El transporte se realiza libremente a través de varios elementos de vaso, pasando por las placas de perforación; B. En los extremos finales, los vasos se sobrelapan y el transporte de agua continúa de un vaso a otro a través de las punteaduras; C. Las punteaduras en vista superficial muestran un arreglo alternado y rebordes notables rodeando la apertura de las mismas (Tomado de Zimmermann, 1978).

de punteaduras, proceso que se realiza principalmente en las paredes radiales.

En las dicotiledóneas, los elementos conductores son los vasos, los cuales están formados de elementos de vaso alineados uno sobre otro, interconectándose por perforaciones en los extremos de las paredes terminales, ofreciendo una menor resistencia al flujo de agua que las punteaduras y permitiendo una mayor libertad en la conducción (Fig. 4). La longitud de los vasos es finita y muy variable, aún dentro de un mismo tallo. Generalmente su longitud es mayor a 20 cm, llegando a sobrepasar los 8 m (Zimmermann y Jeje, 1981).

C. Ecuación de Hagen-Poiseuille

El diámetro de vasos y traqueidas es ampliamente reconocido como un elemento importante para los modelos de transporte de agua en el xilema (Carlquist, 1975; Zimmermann, 1983; Slau, 1984; Gibson y cols., 1985; Ewers y Fisher, 1989a, 1989b). Tan es así, que en muchos estudios sobre conductividad es aplicada la ley de Poiseuille, que describe el flujo de fluidos a través de capilares ideales.

En el siglo XIX, Hagen y Poiseuille (Gibson y cols., 1984, 1985; Tyree y Ewers, 1991) llegaron, de manera independiente, a una ecuación que determina de manera teórica el flujo de un fluido a través de un haz de capilares perfectamente cilíndricos: $K_h = (\pi \rho / 128 \eta) \sum (d_i^4)$, donde K_h es la conductividad hidráulica (=conductancia por unidad de gradiente de presión de un haz de capilares de diferentes diámetros) y es la constante de proporcionalidad entre el flujo (F , kg s^{-1}) y el gradiente de presión (dP/dx , MPa s^{-1}) causante del flujo; ρ es la densidad del fluido en kg m^{-3} , η es la viscosidad dinámica del fluido en MPa s^{-1} ; d es el diámetro (en metros) de cada uno de los capilares (Gibson y cols., 1985). Esta ecuación es una aplicación especializada de la analogía con la ley de

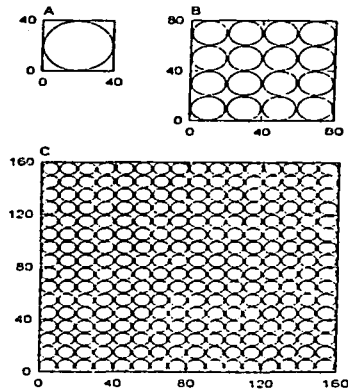


Fig. 5. Predicción de la ley de Hagen-Poiseuille en relación al diámetro de los conductos y la conductancia. El bloque de vasos en A, B y C tienen la misma conductancia; esto es que un vaso de 40 μm de diámetro (A) es tan conductivo como 16 vasos de 20 μm de diámetro (B) o como 256 vasos de 10 μm de diámetro (C). Esto involucra una mayor cantidad de madera en sección transversal para contener un mayor número de vasos pequeños (Tomado de Tyree y cols., 1994).

Ohm, donde la K_h medida o experimental (Conductancia hidráulica por unidad de longitud de tallo en $\text{m}^3\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}\text{m} = \text{m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$) es proporcional a la K_h esperada o teórica (Ewers y Cruziat, 1991).

Al aplicar la ecuación al xilema de un tallo, se miden los diámetros de los elementos conductores, se elevan a la cuarta potencia y se suman, para determinar la conductancia hidráulica teórica. Esta ecuación demuestra el efecto de unos cuantos vasos grandes sobre la conductividad hidráulica del tallo. Como resultado de elevar el diámetro de los vasos a la cuarta potencia, cuando los lúmenes de éstos son el doble de amplios, la K_h esperada es 16 veces mayor (Fig.

5). Esto significa que para obtener el valor teórico de la conductividad hidráulica se debe tener cuidado de medir correctamente el lumen de los elementos traqueales y de no medir alguno de ellos dos veces, porque cualquier error es amplificado a la cuarta potencia. Aún así, generalmente resulta mayor la conductividad predicha por la ecuación de Hagen-Poiseuille que aquella obtenida experimentalmente (Giordano y cols., 1978; Tyree y Ewers, 1991). Esta desigualdad se debe al resultado de varios factores que no son considerados dentro del valor teórico, pero que sí están involucrados en la K_h medida: la longitud finita de los vasos, así como un diámetro cambiante a lo largo de los mismos; irregularidades en las paredes, terminaciones de los vasos y rebordes de las placas de perforación que resultan en un flujo turbulento (Ewers y cols., 1991; Chiu y Ewers, 1992). Sin embargo, la relación entre ambas nos permite tener una estimación de la "eficiencia" conductora del xilema.

Para obtener la eficiencia de conducción de un tallo, se calcula el porcentaje de la K_h experimental con respecto a la K_h teórica. Para muchos tallos se han encontrado eficiencias en la conducción de 20 a 100 % (Tyree y Zimmermann, 1971; Zimmermann y Brown, 1971; Gibson y cols., 1985; Calkin y cols., 1986; Ewers y cols., 1990).

3. EL DISEÑO HIDRÁULICO

Comparativamente, de los muchos estudios realizados acerca de las relaciones hídricas en las plantas, muy pocos se han hecho en cuanto a los procesos de transporte a gran distancia en árboles y otras formas afines. Sin embargo, existen muchos argumentos sobre la manera en que la estructura del sistema de transporte de agua (Arquitectura hidráulica) influye a la planta en general.

El diseño hidráulico de las plantas vasculares tiene influencia en el

movimiento de agua desde las raíces a las hojas y llega a limitar sus relaciones hídricas, intercambio de gases, distribución en los diferentes hábitats y aún la máxima altura que puedan llegar a alcanzar las plantas (Tyree y Ewers, 1991).

Para conocer y comprender el diseño o arquitectura hidráulica de cada una de las especies vegetales se han usado varios parámetros que no siempre son aplicados en conjunto a un estudio particular, debido a diferentes circunstancias, generalmente ambientales (ej. falta de hojas en algunas épocas del año) y al tipo de hábito (ej. en las llanas, el follaje se encuentra por encima de los árboles de la selva). Entre estos parámetros destacan seis principalmente:

A. Conductividad hidráulica (K_h)

Es el parámetro más común que se utiliza para los estudios de transporte de agua en el xilema. Expresa la tasa del flujo de agua (F , Kg s^{-1} o m^3/s) a través de un segmento de tallo bajo un gradiente de presión (dP/dx , MPa m^{-1}), el cual es el causante del flujo.

$$K_h = F/(dP/dx)$$

B. Conductividad específica (K_e)

Esta es una medida de la porosidad del segmento de tallo. La K_e se incrementa si el número de conductos por unidad de tallo en sección transversal o el promedio del diámetro de conductos aumenta. Se obtiene dividiendo la K_h por el área de albura en sección transversal o el área de xilema conductor (A_x , m^2).

$$K_e = K_h/A_x$$

C. Conductividad Específica Follar (CEF)

Esta es una medida útil sobre la suficiencia hidráulica de un segmento de tallo

para suministrar agua a las hojas que están por encima de ese segmento. Se obtiene dividiendo la K_h entre el área foliar por encima del segmento de tallo (A_f , m^2).

$$CEF = K_h/A_f$$

D. Valor de Huber (VH)

Es la cantidad de madera/hoja y se calcula dividiendo el área de albura en sección transversal entre el área foliar por encima del tallo. Este valor tiene unidades de área de tallo (m^2) por área foliar (m^2), por lo que se escribe sin dimensión.

$$VH = A_x/A_f$$

También se puede relacionar con la K_e y la CEF, de la siguiente manera: CEF = VH x K_e

E. Capacidad de retención de agua (Q)

La capacidad del tejido vegetal para almacenar agua (C) se define como la masa de agua (w) que puede ser extraída por cambios de presión (MPa) en el potencial hídrico (ψ) del tejido

$$(C = \Delta w/\Delta \psi, \text{ kg MPa}^{-1}).$$

Debido a que el tamaño de C es proporcional al tamaño del tejido en cuestión, se acostumbra definir la capacitancia del tejido como C por unidad de volumen de tejido (V) o por unidad de masa seca de tejido o por hojas, por unidad de área (A):

$$Q_{\text{tallo}} = \frac{\Delta w}{\Delta \psi} \frac{1}{A}$$

$$Q_{\text{hoja}} = \frac{\Delta w}{\Delta \psi} \frac{1}{A}$$

F. Vulnerabilidad del xilema al embolismo

Los embolismos son serias disfunciones que reducen la conductividad hidráulica del tallo (Fig. 6). Un embolismo es la obstrucción del flujo en la columna de agua del xilema, por una burbuja de gas (aire). El embolismo restringe el sistema conductor de las plantas, ya que un vaso embolizado no puede conducir agua (Sperry, 1985; Raghavendra, 1991). Cada especie parece tener una "curva de vulnerabilidad" característica, la cual se obtiene graficando el porcentaje de pérdida de K_h contra el potencial hídrico necesario para inducir la pérdida (Fig. 7) (Tyree y Ewers, 1991).

Las curvas de vulnerabilidad generalmente se miden deshidratando segmentos largos de ramas para conocer los potenciales hídricos a medida que se deshidrata el tejido. Posteriormente los segmentos de rama se subdividen bajo agua. La inmersión en agua libera la tensión del xilema pero no disuelve el embolismo inmediatamente. Se toma una medida inicial de conductividad y se compara con una máxima conductividad después de que todas las burbujas de aire se han disuelto (Sperry, Donnelly y Tyree, 1987).

La medida de las curvas de vulnerabilidad de árboles y la arquitectura hidráulica pueden proporcionar revelaciones valiosas en cuanto a la probable resistencia de árboles a la sequía y las limitaciones impuestas sobre las especies por los factores estresantes ambientales.

4. DIMENSIONES DE VASOS

Estudios más recientes han revelado la importancia del tamaño de los elementos conductores en el diseño hidráulico. Durante la conducción del agua a través del xilema se generan grandes presiones negativas que pueden incluso producir cavitación, pero esta última es prevenida por las dimensiones de los

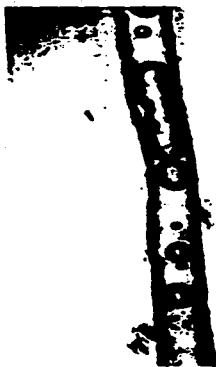


Fig. 6. Material disociado de *Cissus sicyoides*, donde se muestra la presencia de burbujas de aire dentro de un vaso que ocasionan su embolismo.

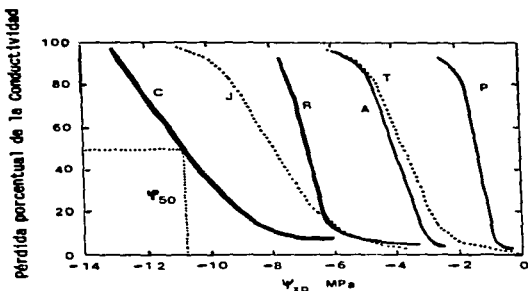


Fig. 7. Curvas de vulnerabilidad para varias especies. El eje de las Y es la pérdida porcentual de la conductividad hidráulica, inducida por el potencial de presión del xilema. El Ψ_{50} se muestra en el eje de las X. C= *Ceanothus megacarpus*, J= *Juniperus virginiana*, R= *Rhizophora mangle*, A= *Acer saccharum*, T= *Thuja occidentalis*, P= *Populus deltoides*. (Tomado de Tyree y cols., 1994).

capilares del sistema conductor. El diámetro y la longitud de los vasos son parámetros que afectan directamente la eficiencia en la conducción y a su vez, la conductividad del xilema tiene un efecto notable en el desarrollo de la planta y aún en su distribución en la naturaleza (Ewers, 1985; Ewers y Fisher, 1989, Ewers, Fisher y Chiu, 1990; Hellkvist y cols., 1974; Schultz y Matthews, 1988; Tyree, 1988; Zimmermann y Brown, 1971; Zimmermann, 1983)

A. Longitud

Ya que los vasos no son capilares ideales de longitud infinita, la longitud total de los vasos es muy importante en los modelos de transporte del xilema. La longitud del vaso representa la máxima distancia que una molécula de agua puede viajar sin pasar a través de una punteadura. Conocer la longitud de vasos es relevante para estudios de disfunción del xilema por embolización. Cuando el agua dentro de un vaso está bajo suficiente tensión, cualquier burbuja de gas en el vaso se expande al tamaño total del lumen del vaso. Ya que una burbuja de gas no puede pasar fácilmente a través de una membrana de punteadura húmeda, la extensión longitudinal de la disfunción del xilema debido a un embolismo es igual a la longitud total del vaso (Newbanks y cols., 1983; Zimmermann, 1983).

Scholander (1958) reportó que "la longitud promedio de vasos" es de alrededor de 0.6 m en la liana de clima templado *Vitis labrusca* L. (Vitaceae) y más de 1 m en la liana tropical *Tetracera* (Dilleniaceae). Estas se basaron en mediciones de agua liberada por segmentos de tallo frescos sostenidos verticalmente y cortados gradualmente de la base hacia arriba a intervalos regulares. En algunas especies de *Vitis* se han encontrado longitudes máximas de vaso de 1.5 m (Sperry y cols., 1987), 3 m (Scholander, 1958), 3.8 m (Ewers y Fisher datos no publicados) y 7.75 m (Zimmermann y Jeje, 1981). Aunque la

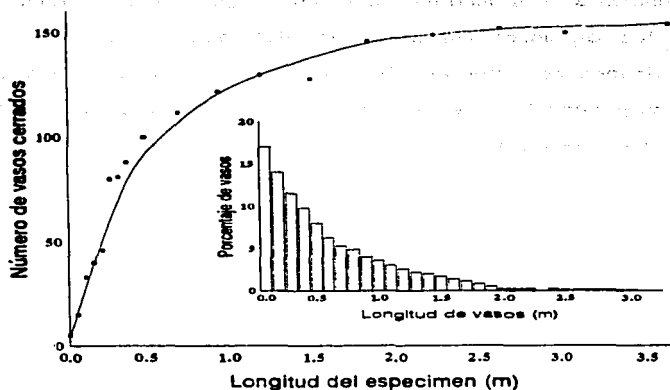


Fig. 8. Relación entre la longitud del tallo y el número de vasos cerrados en *Eucalyptus obliqua*. El diagrama insertado muestra el porcentaje de vasos en todas las clases de longitud. Tomado de Skene y Balodis (1968).

longitud máxima de vasos es importante dentro del diseño hidráulico, también lo es la distribución de frecuencias de las diferentes longitudes de vaso que se encuentran dentro del tallo y que en muy raras ocasiones se mencionan. Skene y Balodis (1968), Zimmermann y Jeje (1981) y Zimmermann y Potter (1982) encontraron que cualquier parte de un árbol contiene un rango de longitudes de vaso y que los cortos son más abundantes que los largos (Fig. 8). Además, observaron que existe una correlación positiva entre el diámetro y la longitud de

los vasos. En las especies de porosidad anular, los vasos más largos se localizan en la madera temprana y a menudo son tan largos como el tallo del árbol; mientras que en las de porosidad difusa la distribución de los vasos es más azarosa y las longitudes son muy variables. La distribución de longitud de vasos es un parámetro muy importante en la construcción hidráulica de plantas que es de gran utilidad para la fisiología, patología y otras disciplinas (Zimmermann y Jeje, 1981).

La longitud de vasos puede ser fácilmente determinada con los métodos de inyección de aire o de pintura (Zimmermann y Jeje 1981; Ewers y Fisher 1989a). La pintura de látex, cuyas partículas pueden pasar a través de los lumenes de vasos pero no a través de las membranas de punteaduras, es inyectada en el tallo por presión hidrostática, y luego el tallo es examinado a intervalos regulares a lo largo de su longitud para determinar el número y diámetro de vasos pintados.

El método del aire depende del hecho de que el aire comprimido no puede pasar a través de las membranas húmedas de las punteaduras y, por lo tanto, no va más allá del extremo final del vaso, excepto cuando se usan presiones muy altas (> 2000 KPa). Un vaso que es cortado en ambos extremos, permite el paso de gas aún a presiones bajas (< 100 KPa).

B. Diámetro

Es reconocido que los bejucos tienen los vasos más largos y más anchos en el reino vegetal (Carlquist, 1975; Kramer y Kozlowski, 1979; Zimmermann y Brown, 1971; Zimmermann y Jeje, 1981).

La longitud y diámetro de vasos parecen estar correlacionados en las lianas. Esta correlación parece ser real dentro de tallos individuales (Ewers y Fisher, 1989b), entre tallos diferentes de la misma especie y cuando se comparan

diferentes especies de lianas (Ewers y Fisher, 1987).

Cuando se comparan formas de vida diferentes de especies estrechamente relacionadas como bejucos y árboles, se encuentra que el diámetro de vasos de los primeros tiende a ser más grande que el de los segundos (Ayensu y Stern, 1964; Carlquist, 1975; Klotz, 1978; Van Vliet, 1981; Bamber, 1984; Ter Welle, 1985). Gartner y cols. (1990) encontraron que las lianas que crecen en su medio natural en Jalisco, México, tienen un diámetro de vasos mayor que el de árboles no relacionados taxonómicamente creciendo en la misma ladera de una selva tropical caducifolia.

5. LAS LIANAS. HÁBITO E IMPORTANCIA BIOLÓGICA

Las funciones del xilema incluyen transporte de agua y minerales, soporte mecánico del cuerpo vegetal y almacenamiento de agua y nutrientes (Ewers y Cruiziat, 1991; Ewers y cols., 1991).

Las grandes dimensiones de los árboles se deben principalmente a su xilema secundario, el cual les proporciona un soporte mecánico adecuado y una rápida conducción de agua a grandes distancias.

El transporte a grandes distancias se cuenta entre los problemas más importantes dentro de la fisiología de árboles. No obstante, fisiológicamente, los árboles son plantas experimentales ideales para ciertos aspectos de estudio en cuanto al transporte de fluidos. Por otra parte, algunos aspectos son mejor estudiados en arbustos y lianas.

Las lianas (bejucos leñosos), obtienen soporte mecánico de una fuente externa, por lo que las propiedades mecánicas de sus tallos difieren notablemente de aquellas que presentan los árboles (Gartner y cols., 1990; Gartner, 1991a, c; Ewers y Fisher, 1991). Las lianas no poseen un sistema de soporte adecuado que

les permita crecer erguidas. Durante su desarrollo hacen uso de plantas tutoras o "soportes mecánicos", trepándose o enredándose en ellas, para alcanzar el dosel. Sobre éste se extienden ampliamente para continuar en la competencia por la luz.

Los tallos largos y delgados de las lianas generalmente son muy eficientes para la conducción de agua, pero su estructura anatómica difiere notablemente de la de los árboles. Tienen amplos y numerosos vasos, pero pocas fibras. Esto hace que necesiten el apoyo de plantas vecinas para poder crecer hacia la luz.

El resultado de este hábito es la formación de una estructura interna muy peculiar, producto de una variante del cambium vascular que responde a las necesidades estratégicas de supervivencia de estas plantas. El crecimiento secundario anómalo (Obaton, 1960) es un término que se refiere al producto de un cambium vascular que difiere de la condición "normal", conocida como cambium vascular cilíndrico único, el cual produce xilema hacia dentro y floema hacia afuera. La condición normal del cambium vascular es la más frecuente, pero no la única. Carlquist (1988) ha denominado como "variante cambial" a todo aquel crecimiento secundario que es menos común y argumenta que el término "anómalo" puede malinterpretarse como un estado de desorden. Las variantes cambiales reportadas a la fecha caen en tres categorías principales: (1) cambia vasculares sucesivos (concéntricos); (2) cambium vascular único que produce alternadamente floema interxilemático y xilema hacia adentro (floema incluido del tipo foraminado); (3) varios cambia que se comportan como un cambium vascular normal (en algunos casos múltiples y simultáneos) produciendo xilema hacia adentro y floema hacia afuera, pero que tienen un desarrollo o conformación diferente a la cilíndrica (Carlquist, 1988). En los bejucos y lianas (bejucos leñosos) las variantes del cambium vascular son más frecuentes que en las formas arbustivas y arbóreas (Carlquist, 1991).

Actualmente se sabe que las lianas poseen tallos estrechos en relación a su longitud y además tienen vasos amplios y una anatomía del xilema poco usual; sin embargo, el efecto de la anatomía del xilema sobre el flujo de agua a través de la liana ha sido poco estudiado. La escasa investigación realizada sobre transporte de agua en plantas tropicales, particularmente en lianas, ha motivado el desarrollo de una serie de estudios acerca de la estructura funcional de lianas tropicales en la región de los Tuxtlas, dentro de los que se incluye este trabajo.

6. VITÁCEAS. TAXONOMÍA E IMPORTANCIA ECONÓMICA

La familia Vitaceae es la familia a la que pertenece la uva y está integrada por 11 a 14 géneros y unas 700 a 800 especies (Croat, 1978; Wheeler y LaPasha, 1994), ampliamente distribuidas en regiones tropicales y templadas. Sus representantes no han sido colectados de manera suficiente, de tal forma que no se encuentran bien representados en los herbarios (Gentry, 1991) y menos aún en las xilotecas. Esto limita la información necesaria para elaborar su sistemática (Willis, 1973; Mabberley, 1987; Mullins y cols., 1992), siendo necesario un estudio anatómico de la madera de vitáceas más completo (Adkinson, 1913; Metcalfe y Chalk, 1983; Wheeler y LaPasha, 1994).

Recientemente ha surgido un interés por la biología de bejucos y el significado funcional de su anatomía (Putz y Mooney, 1991), pero se han elaborado muy pocos trabajos sistemáticos sobre madera de vitáceas (Wheeler y LaPasha, 1994).

Esta familia ha sido escasamente descrita en términos arquitectónicos y lo poco que se ha hecho muestra la existencia de una arquitectura mecánica poco usual (Critchfield, 1970; Hallé y cols., 1978; Posluszny y Gerrath, 1986; Gerrath y Posluszny, 1988). Lacroix y Posluszny (1989) comentan que los miembros de las

vitáceas exhiben notables características morfológicas durante el desarrollo de plántula joven a bejuco trepador y sugieren que los cambios en el arreglo de los órganos sobre el brote se presentan muy tempranamente durante el desarrollo y pueden estar correlacionados a cambios en el hábito de crecimiento y sobre todo a la función que desempeñan las lianas.

Los representantes americanos de las vitáceas son lianas, principalmente delgadas, aunque algunas parras alcanzan un diámetro de 20 a 25 cm. Estas plantas no son valiosas como fuente de madera, pero sus frutos, en la mayoría de los casos son comestibles y algunos, inclusive, son industrializados (*Vitis vinifera* L. es la materia prima para elaborar el vino de mesa). Los tallos contienen un copioso suministro de agua y llegan a ser la fuente ocasional de una bebida refrescante (Record y Hess, 1943).

En los alrededores de La Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas (Veracruz), las vitáceas están representadas por cuatro especies pertenecientes a dos géneros: *Cissus microcarpa* Vahl., *C. gossypifolia* Standley, *C. sicyoides* L. y *Vitis tiliifolia* H. y B. (Fig. 9). *Cissus* es el género más numeroso, cuyas 350 especies son completamente tropicales. *Vitis* contiene alrededor de 50 especies y es de distribución subtropical y templada cálida (Heywood, 1985).

La región de Los Tuxtlas pertenece al estado de Veracruz, ubicado en el sureste de México, cuyas coordenadas son: Latitud N 18°34'-36' y Longitud O 95°04'-09' con altitudes entre 150 y 700 m.s.n.m.. Su vegetación es de selva alta perennifolia o bosque tropical perennifolio con un clima cálido-húmedo, del tipo Af(m)w'(i')g, y una precipitación media anual de 4 725 mm y T' media anual de 23.2 °C. El suelo está compuesto principalmente por rocas basálticas y andesíticas, con mezclas de cenizas volcánicas y ocasionales afloramientos de roca sedimentaria como calizas, areniscas y arcillas; son muy comunes las pendientes pronunciadas



Fig. 9. Vitáceas de Los Tuxtlas. A: *Cissus microcarpa* Vahl.; B: *C. sicyoides* L.; C: *C. gossypifolia* Standley; D: *Vitis tiliifolia* Humb. y Bonpl.

(15 a 25%) y una gran acumulación de materia orgánica (García, 1981; Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1987).

7. OBJETIVOS

La abundancia relativa de las vitáceas en este lugar las hizo propicias para la investigación. Además, la observación constante de numerosos tallos que sobreviven sin estar en contacto con el suelo y el desarrollo de raíces aéreas nos llevó a formular los siguientes objetivos:

1. Estudiar la arquitectura hidráulica de cuatro especies de vitáceas: *Cissus microcarpa*, *C. sicyoides*, *C. gossypifolia* y *Vitis tiliifolia*
2. Realizar el estudio anatómico de las mismas
3. Relacionar el aspecto anatómico con el hidráulico para conocer mejor el funcionamiento de estas plantas

II. MATERIAL Y MÉTODOS

1. MATERIAL VEGETAL

Las especies: *Cissus microcarpa*, *C. gossypifolia*, *C. sicyoides* y *Vitis tiliifolia*, se encuentran de manera abundante en las cercanías de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en Veracruz. De cada una de ellas se tomaron 10 a 22 tallos de 4 a 30 m de longitud, de diferentes plantas (Tabla 1). El estudio se llevó a cabo durante la primavera y verano (marzo-agosto) de 1994 y 1995.

Las lianas se colectaron por la mañana, entre las 10:00 y 12:00 hrs para prevenir embolismos excesivos durante los cortes. Los tallos fueron cortados a nivel de la base dentro de bandejas con agua, transfiriéndolas después a bolsas llenas de agua y amarrándolas con una liga alrededor del tallo (Fig. 10), para así llevarlos al laboratorio. Una vez en el laboratorio, se hizo un esquema de la liana indicando la posición de las ramas, y se tomó medidas de ellas y del tallo. Cuando tenían hojas, se colectaron indicando la rama de procedencia y se guardaron en bolsas de plástico para posteriormente calcular el área foliar.

2. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL XILEMA SECUNDARIO

Después de haber seleccionado el material vegetal para los estudios de K_h , inyección de pintura y aire, se tomaron trozos de internodos de tallo para la obtención de muestras para el estudio anatómico del xilema. Las muestras se seccionaron en segmentos de 0.5 a 1.0 cm de longitud, provenientes de tallos de 1 a 3 cm de diámetro y fueron colocados en FAA (Formol-alcohol-ácido acético; Johansen, 1940) para su fijación. Posteriormente se lavaron con agua durante 3 a 24 hrs y se destinaron para: a) cortes histológicos y b) material disociado.

Las muestras para cortes se infiltraron de una solución diluida de Polietilen-

TABLA 1: Datos generales de colecta de Vitáceas para el estudio de su arquitectura hidráulica. En la columna de la izquierda, las letras representan a las especies, los números a las colectas de cada especie, las letras precedidas del guión a tallos diferentes y la T a tramos del mismo individuo.

ESPECIE COLECTA/ INDIVIDUOS	CARACTERÍSTICAS Y DESTINO DE CADA TALLO						
	Long. (m)	Diam. base (mm)	técnica aplicada				H
			K _h	Pi	Ai	Ea	
M1	0.60	25				+	
M2	4.35	10x13	+			+	
M3	0.65	11x12	+			+	
M4	3.57	14x14				+	
M5	7.24	14x16		+			
M6	4.60	9x12	+	+			
M7	6.70	8x9*		+			
M8	5.10	9x9	+		+		
M9	5.00	18			+		
M10-A	7.38	19x20			+		
M10-B	7.60	18x20			+		
M11-A	5.00	14	+	+			
M11-B	12.00	14		+	+		
M11-C	6.00	14		+	+		
M12-A	7.50	11x14			+		
M12-B	4.00	12x13			+		
M13-A	5.45	15		+		+	
M13-B	5.48	11		+		+	
M13-C	5.05	8		+		+	
M14	8.50	8	+			+	
M15	3.00	16x20				+	
M16	7.46	8x8	+				
S1	13.46	19x23			+	+	
S2	10.00	11	+				
S3	7.05	18	+	+			
S4-A	5.05	17x23			+		
S4-B	6.85	17x26			+		
S5-A	10.15	22	+	+			
S5-B	8.58	14	+	+			
S5-C	7.07	8	+	+	+	+	
S6	8.74	8x13	+			+	
S7	5.07	8x10	+		+	+	
G1	0.60	30x40				+	
G2	1.50	30x40				+	
G3-T1	9.00	28x30		+	+		
G3-T2	9.00	14x17*		+	+		
G3-T3	8.00			+			
G4	7.00	13	+				
G5	3.00	18x23	+				
G6-A	2.67	16x20		+	+		
G6-B	5.87	14x20		+	+		
G7	1.89	6x10		+			

TABLA 1: Continuación...

ESPECIE COLECTA/ INDIVIDUOS	CARACTERÍSTICAS Y DESTINO DE CADA TALLO						
	Long. (m)	Diam. base (mm)	técnica aplicada				H
			K _h	Pi	Ai	Ea	
G8-A	3.60	9	+				
G8-B	2.70	9	+				
G9-A	10.50	12	+		+		
G9-B	16.00	15	+	+			+
G9-C	17.50	13	+				+
G10	9.72	32x39					+
G11	18.90	9x13	+		+		+
V1	1.00	25					+
V2	1.00	14x15	+				+
V3-T1	30.00		+	+			
V3-T2			+	+			
V3-T3		20x21		+			
V3-T4		18x22	+				
V4-A	8.83	14	+	+			
V4-B	7.93	11	+	+			
V4-C							
V5	23.22	22x28			+		+
V6-A	4.00	14x15					+
V6-B	7.00						+
V7	8.95	8x14	+		+		+

Ai: inyección de aire; Ea: estudio anatómico; G: *C. gossypifolia*; H: presencia de hojas. K_h: conductividad hidráulica; M: *C. microcarpa*; Pi: inyección de pintura; S: *C. sicyoides*; V: *V. zizifolia*;

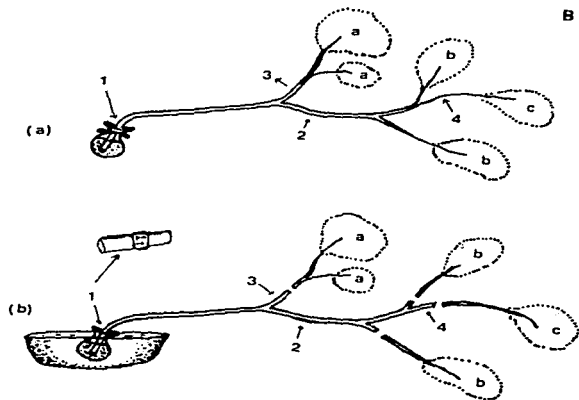


Fig. 10. Colecta y selección de muestras. A: La liana es colectada bajo agua y mantenida así hasta su estudio. B: (a) se hace un esquema marcando los sitios para la obtención de segmentos de tallo para medir el flujo (números) y las hojas se agrupan por secciones (letras) por arriba de cada segmento; (b) las muestras se etiquetan indicando la dirección del flujo y se recortan bajo agua, mientras las hojas se guardan en bolsas de plástico.

glicol (PEG) PM 1500 al 10% a 60 °C durante 24 hrs y después se colocaron en PEG puro (100%) durante 24 hrs, a 60 °C. Hecho lo anterior se colocaron en moldes llenos de PEG puro fundido y se dejaron solidificar a temperatura ambiente. Las muestras así incluidas se adhirieron a bloques de madera para poderlos sostener en el microtomo de deslizamiento y realizar los cortes. Se obtuvieron cortes de 20 a 30 µm de grosor y después de disolver el PEG con agua, se tñieron con una solución de safranina al 1% y se deshidrataron gradualmente en soluciones de etanol de concentraciones progresivamente mayores (30, 50, 70, 96 y 100 %). En este punto se les aplicó una solución de Azul de Anilina en metil-celosoolve y aceite de clavo (Johansen, 1940) y finalmente se montaron en resina sintética.

Las muestras para obtener material disociado se trataron de dos maneras: a unas se les aplicó una solución de Jeffrey (ácido nítrico y trióxido de cromo en partes iguales, aforados a 10 partes de agua) a 25 °C durante 24 hrs y a otras, una solución a partes iguales de ácido acético y peróxido de hidrógeno (30% vol.) a 60 °C por 24 horas (Lisboa y cols., 1987). En ambos casos, después de la maceración, el material disociado se lavó con agua corriente y se almacenó hasta su estudio, en una solución de agua-alcohol 96%-glicerina (3:2:1).

La terminología utilizada para la descripción anatómica es la propuesta por el Committee on Nomenclature de la International Association of Wood Anatomists (IAWA, 1957, 1989) y la clasificación de medidas y estándares de la misma asociación (Chattaway, 1932; IAWA, 1937, 1939).

3. CONDUCTIVIDAD Hidráulica (K_h)

Las muestras para el análisis de la conductividad fueron primero seleccionadas a partir del esquema. Los segmentos de tallo y ramas fueron cortados bajo el agua y mantenidos así hasta que se les midió el flujo. El tamaño de los segmentos varió de 10 a 20 cm de longitud, dependiendo del tamaño de los entrenudos, puesto que las regiones nodales fueron evitadas por considerarse como zonas de constricción hidráulica (Larson y Isebrands, 1978).

Para realizar la medición del flujo se preparó un dispositivo en el cual se colocó la muestra en estudio. En cada uno de los segmentos se removió una pequeña superficie en ambos extremos, bajo agua, para dejar lisas las superficies transversales. Esto se hizo con ayuda de una navaja de rasurar o cuchilla. Una pieza de tubo de látex fue colocada en cada uno de los extremos (Fig. 11). El extremo superior, se conectó a un tubo conteniendo agua, la cual fue sustituida minutos más tarde por una solución de formaldehído al 0.05 % (Sperry y Tyree, 1988; Gartner y cols., 1990). Así preparada, la pieza de tallo se fijó por su

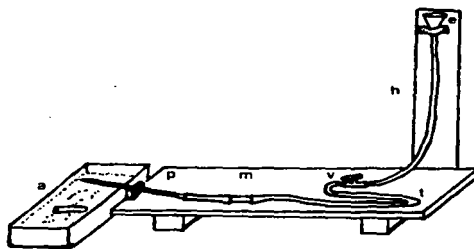


Fig. 11. Dispositivo para la medición del flujo (F) y obtención de K_h . a) recipiente con agua; e) embudo; h) altura de la columna de solución inyectada (1 m); m) muestra segmento de tallo; p) pipeta; t) tubo de caucho; v) válvula.

extremo inferior a una pipeta llena de agua y se midió el flujo de agua a través del tallo en ml/s.

La columna de solución estuvo siempre a 1 m de altura y la tasa de flujo por gravedad se calculó tomando el tiempo (s) que se tardó en pasar 1 cm³ de solución a través del tallo.

Los valores en s/cm³ fueron convertidos a m³ de solución por segundo, obteniéndose así el flujo (m³/s).

La conductividad hidráulica normalmente se expresa como la tasa de flujo (Kg/s) de una solución definida a través de segmentos de tallo aislados, bajo un gradiente de presión establecido (0.01013 MPa/m) (Ewers, 1985; Zimmermann, 1978), quedando como:

$$K_h = F/(dp/dx).$$

Partiendo de la analogía con la Ley de Ohm $F_{AB} = K_{AB} (\Psi_A - \Psi_B)$ (Tyree y Ewers, 1991; Ewers y Cruziat, 1991) y considerando el modelo de Fiscus (1975) para las relaciones de transporte hídrico $J_v = L_p (\Delta P - \sigma \Delta \Pi)$, se adecua el modelo para el transporte de agua a través de los conductos del xilema, donde la caída de potencial hídrico $(\Psi_A - \Psi_B)$, $(\Delta P - \sigma \Delta \Pi)$, se obtiene a partir del gradiente de presión dP/dx , MPa s⁻¹ como impulsor del flujo (donde dP es la presión hidrostática 0.01 MPa y dx es la longitud del segmento de tallo en m). De esta manera, $F = K_h (dP/dx)$ y la conductividad hidráulica experimental es

$$K_h = F/(dP/dx) \text{ Kg s}^{-1} / \text{MPa m}^{-1}$$

6

$$K_h = F/(dP/dx) \text{ m}^4 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$$

4. CONDUCTIVIDAD ESPECÍFICA (K_p)

Generalmente, la K_p se ha considerado no en términos absolutos, sino en relación al área foliar (Conductividad específica foliar, CEF) o con respecto al área de tejido del xilema, en sección transversal (Conductividad específica, K_e); en este trabajo se continúa en el mismo sentido.

Al preparar la muestra en el dispositivo para la lectura del flujo, se recortaron las superficies de los extremos para permitir un mejor flujo de la solución. Los cortes que se extrajeron durante este proceso, fueron utilizados para calcular la superficie del xilema conductor (A_p), y éste a su vez para obtener la K_e . Se tomaron los extremos proximal y distal del segmento de tallo, que por ser de forma elipsoidal en sección transversal, se midieron dos diámetros perpendiculares entre sí y se promediaron, eliminándose el área correspondiente a corteza y médula.

5. CONDUCTIVIDAD ESPECÍFICA FOLIAR (CEF)

La colecta del material vegetal no siempre fue satisfactoria, debido al hábito trepador de las lianas. En la mayoría de los casos, el follaje se encontraba por encima del dosel de la selva y al derribar los tallos se perdían las hojas. Sólo en algunos casos fue posible la colecta de tallos con hojas, sobre todo en las lianas que se encontraban en lugares perturbados. Cuando esto se logró, las hojas fueron ordenadas por grupos, especificando la rama de procedencia (Fig. 10).

Cada grupo de hojas se pesó para calcular el área foliar (A_h) (a falta de instrumentos para la medición directa). Este valor se registró de tal manera que el área foliar total arriba de cualquier punto fuese conocido.

6. CONDUCTIVIDAD TEÓRICA

Para conocer la eficiencia relativa de conducción para cada una de las especies, se procedió a obtener la K_h teórica, según la ecuación de Hagen-Poiseuille, y relacionarla con la obtenida experimentalmente: K_h teórica = $\pi \Sigma d_i^4 / 128 \eta$

Después que se obtuvo el flujo de cada segmento de tallo, éstos fueron inyectados con una solución de safranina al 0.5 %, la cual se hizo pasar a través de ellos por gravedad. El paso del colorante a través del tallo tardó de 1 a 5 minutos, dependiendo de la velocidad de flujo. El dejar la solución más tiempo del necesario, a través de la muestra, podría dar lugar a una difusión lateral del colorante y podría teñirse tejido no involucrado en la conducción. Para lograr una mejor tinción de los vasos conductores y eliminar el exceso de safranina, se hizo pasar agua a través de la muestra, en un tiempo similar.

Hasta este momento se evitó en lo posible la embolización. Las muestras teñidas se dejaron escurrir o secar ligeramente y luego se procedió a tomar un corte de 5 mm de espesor, de la parte media del segmento. Estos cortes fueron examinados en un microscopio óptico Carl Zeiss con luz incidente y con aumentos de 2.5X y 10X. Se observaron los vasos teñidos (Fig. 12) y se midió el diámetro (μm) de cada uno de ellos, evitando contar un mismo vaso dos veces. Debido a que los vasos no son perfectamente circulares, el diámetro se tomó en dos direcciones perpendiculares y se promediaron.

Los datos crudos de los diámetros fueron procesados con un programa de hoja de cálculo Excel 4.0, para obtener la suma total de los diámetros de los vasos elevados a la cuarta potencia (Σd_i^4).

La ecuación que se empleó para la K_h teórica fue la siguiente: $K_h = (\pi \phi / 128 \eta) \Sigma (d_i^4)$, donde ϕ es la densidad de la solución = 998.23 Kg/m^3 ($20 \text{ }^\circ\text{C}$), η es la viscosidad dinámica de la solución = $0.10082 \times 10^{-9} \text{ MPa/s}$ y d_i es el diámetro

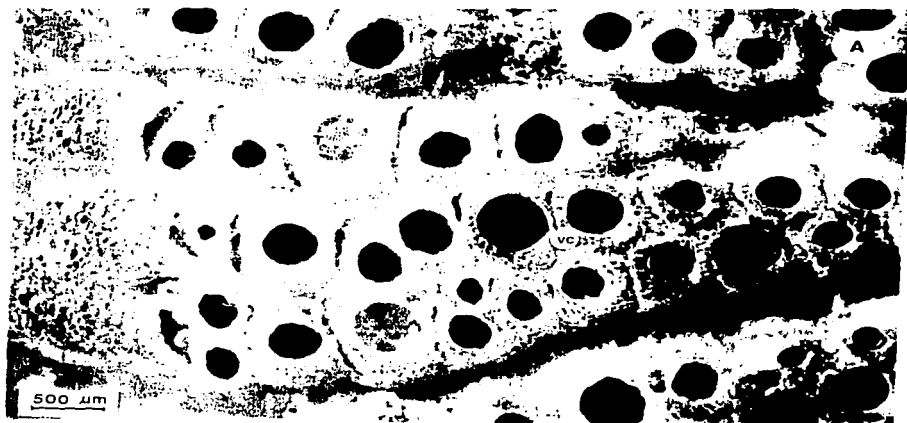


Fig. 12. Vasos conductores en *Cissus sicyoides* S5 (A) y *C. gossypifolia* G11 (B). Después de medir el flujo del agua a través del tallo, se hizo pasar una solución de safranina para visualizar la ruta que siguió el agua. T: tílides en los vasos; vc: vasos conductores. 24X y 13X respectivamente.

de cada uno de los vasos teñidos (m). $(\pi\phi/128\eta) = 243.01039 \times 10^{-9} \text{ Kg m}^{-3} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$, se mantuvo como una constante y $\Sigma(d_i^4) \text{ m}^4$ se obtuvo de la hoja de cálculo.

7. INYECCIÓN DE PINTURA DE LÁTEX

De cada especie se dispusieron de 5 a 9 segmentos de tallo, largos, no ramificados; con longitud promedio de 5 m (2 a 12 m). De un estudio preliminar se determinó una longitud de 30 y 40 cm para los vasos de *Cissus gossypifolia*. Por lo tanto, para esta especie, algunos de los tallos se tomaron de 2 a 3 m. Los tallos más largos se obtuvieron de *C. gossypifolia* y *V. tiliifolia* siendo de 6 a 12 m. Durante la colecta, los tallos se defoliaron (cuando se encontraron con hojas) y luego se hizo el corte en el extremo proximal (basal), dentro de una bandeja con agua y se mantuvieron sumergidos hasta el momento de iniciar el proceso de la inyección de pintura (Fig. 10). Posteriormente, el extremo proximal (X_0) de cada tallo se recortó o alisó con una navaja de rasurar nueva y se le colocó un tubo de vinilo transparente (siempre bajo el agua), ajustándose con una abrazadera. El tallo con el tubo de vinilo se sacó de la bandeja con agua en su interior, evitando la entrada de aire. Ya afuera, se conectó a una manguera de vinilo transparente de 6 a 8 m de largo y levantada hasta una altura de 4 a 5 m, de tal forma que la parte basal del tallo quedara más arriba que la parte distal (Fig. 13). Hecho lo anterior, se mantuvo al tallo con una solución acuosa de pintura de látex al 1 %.

La pintura contiene partículas de látex con un rango amplio e irregular de tamaños. Por lo tanto, una disolución de pintura de látex en agua 1:100 se hizo pasar a través de un papel filtro Whatman N2 1 para remover las partículas mayores de 5 μm de diámetro. Las partículas restantes fueron lo suficientemente grandes para no pasar a través de las membranas de las punteaduras y lo

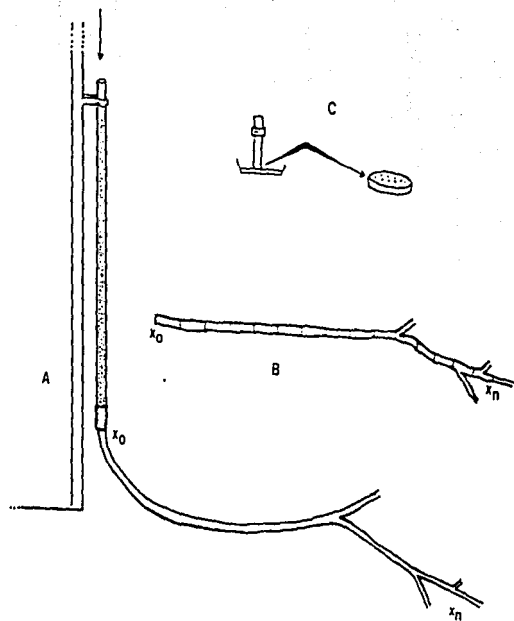


Fig. 13. Inyección de pintura. A) siempre bajo agua, el tallo para este método se acopla a una manguera de vinilo que se llena con la solución de pintura de látex (1:100) y se eleva a una altura de 4 a 8 m; B) después de alimentar varias veces con nueva solución, el tallo se separa de la manguera, se marca y se corta en pequeños segmentos; C) cada segmento se mantiene vertical (con el extremo proximal x_0) hacia abajo, para luego realizar la observación al microscopio de disección de los vasos pintados.

suficientemente pequeñas para circular libremente a través del lumen de los vasos angostos.

La emulsión de pintura de látex se inyectó por gravedad desde el extremo proximal y se continuó hasta que el flujo disminuyó cuando ya no se veía avance. La inyección de la pintura duró entre 3 y 8 días, dependiendo del diámetro del tallo y de la especie.

Una vez que el flujo de pintura en el tallo se detuvo, se separaron las mangueras y el tallo se cortó en segmentos de longitud uniforme (10 cm). Los segmentos se colocaron en una posición vertical, con el extremo proximal (X_0 , X_1 , X_2 , ... X_n) en el cual se contarían los vasos pintados, hacia abajo, sobre una superficie plana e impermeable (vidrio). En las siguientes 24 hrs las superficies de los tallos (X_0 a X_n) se recortaron con una navaja de rasurar nueva, removiendo de 1 a 2 mm de la superficie, y se contó el número de vasos pintados. Este primer resultado se consideró como el número sin tratar (en bruto) de vasos.

Para obtener una imagen clara y nítida, es necesario que la superficie transversal esté lisa y sin restos de pintura, excepto en los vasos. Los vasos se contaron como "pintados", aún si lo estuvieran parcialmente.

La longitud máxima de vasos se observó directamente de los segmentos finales en los cuales ya no se apreciaba la pintura en los vasos. Para calcular la distribución de longitudes dentro del tallo, se tabuló el conteo crudo de vasos pintados representando el número de vasos continuos desde X_0 . En este punto, se aplicó el algoritmo de la doble diferencia (DD) establecido por Zimmermann y Jeje (1981) y analizado por Tyree (1993).

Del conteo crudo de vasos se obtuvo una primera diferencia para cada distancia, restando el número de vasos del siguiente segmento al anterior (ver ejemplo, Tabla 2). La primera diferencia representa el número de terminaciones

Tabla 2. Ejemplo para calcular la distribución de longitudes de vaso. *Cissus sicyoides*. Diám. del tallo: 10 mm. Inyección de pintura (Zimmermann y Jeje, 1981; Tyree, 1993).

Distan- cia en cm	Conteo crudo de vasos pintados	1ª diferen- cia	2ª diferen- cia	Etapas a cero	Nº de vasos	Nº corri- gido de vasos	% en longi- tud de clase
0	188	117	71	1	71	71	42.28
10	51	48	42	2	84	84	50.00
20	5	4	4	3	12	12	7.14
30	1	0	0	4	0	0	0
40	1	0	0	5	0	0	0
50	1	0	-1	6	-6	0.5	0.30
60	1	1	1	7	7	0.5	0.30
70	0	0	0	8	0	0	0

de vasos entre las distancias donde fueron hechos los conteos crudos. La segunda diferencia representa la tasa de incremento lineal para vasos de esa longitud de clase. La segunda diferencia multiplicada por el número de incrementos (etapas a cero) da el número de vasos de aquella longitud de clase. Este número es expresado como un porcentaje con respecto a los vasos pintados en X_0 . La suma de los números de vasos calculados en cada clase debe ser igual al conteo crudo de vasos en X_0 . Cuando se obtienen valores negativos se utiliza otra columna donde se convierten a valores positivos. Este "número de vasos corregido" se obtiene promediando los números negativos con los positivos adyacentes en la misma columna. El número positivo arriba o abajo del negativo para obtener una diferencia positiva fue siempre el mayor.

A partir del porcentaje en cada clase, se obtuvo una gráfica de distribución de longitudes de vasos, a lo largo del tallo.

8. INYECCIÓN DE AIRE

Para estimar la longitud máxima de vasos por el método de inyección de aire, se colectaron de 7 a 17 tallos con una longitud que osciló de 2 a 7 m. No fue necesario colectarlos bajo agua. Para aplicar este método, el extremo proximal (basal) se recortó con una navaja de rasurar y se midió el diámetro en esta parte. Se le ajustó un tubo de vinilo rígido con una abrazadera y se conectó a un tanque de nitrógeno comprimido con un manómetro integrado (Fig. 14). Acto seguido se le inyectó aire al tallo con una presión de 15 a 20 KPa y el extremo distal se sumergió en una bandeja con agua. Con unas tijeras de podar se fue recortando el extremo distal a intervalos de 2 a 5 cm hacia el extremo proximal, hasta lograr que el aire inyectado burbujeara en el extremo distal bajo agua. En este momento se suspendió la inyección de aire y se midió la longitud del vaso más largo. Los resultados de la longitud máxima de vasos se tabularon con respecto al diámetro del tallo al cual se aplicó la inyección de aire.

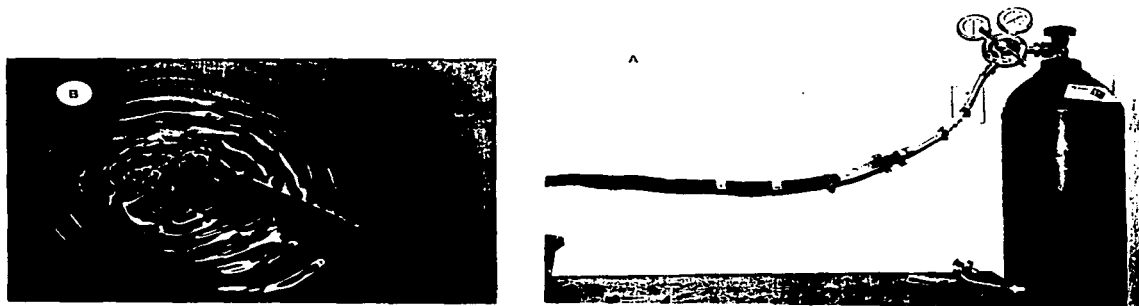


Fig. 14. Dispositivo para la inyección de aire. A: el extremo proximal del tallo es conectado a un tanque de nitrógeno equipado con manómetro; B: el extremo distal, sumergido en agua es cortado a intervalos regulares hasta que el aire inyectado comienza a burbujear.

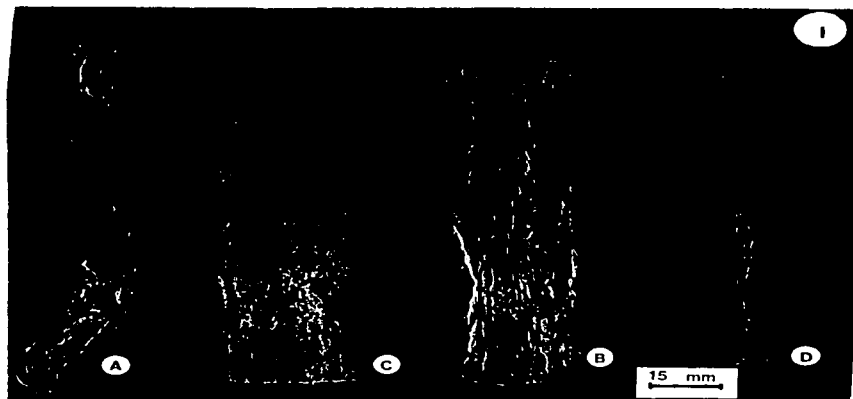


Fig. 15. Morfología externa (I) y sección transversal (II) de las vitáceas estudiadas. A: *Cissus microcarpa*; B: *C. sicyoides*; C: *C. gossypiifolia*; D: *Vitis tiliifolia*.

III. RESULTADOS

1. ESTUDIO ANATÓMICO

El estudio de la arquitectura hidráulica de las vitáceas que habitan en la región de Los Tuxtlas, Ver., fue lo más completo posible; no solo contemplando la conductividad hidráulica y longitud de los elementos conductores, sino también considerando aspectos anatómicos del tallo que son muy importantes para comprender los procesos de transporte del xilema y que muy escasamente se han incluido en este tipo de estudios. Para lograr una mejor interpretación de los resultados obtenidos en cuanto a la conductividad hidráulica, se presenta primero la morfología y el estudio anatómico del xilema realizado en el entrenudo del tallo de cada una de las especies (ver tabla 1).

MORFOLOGÍA

En sección transversal, los tallos jóvenes no son circulares sino más bien elipsoides. En el caso de *C. microcarpa*, la sección transversal es pentagonal, siendo más notable por la presencia de delgadas proyecciones epidérmicas axiales a manera de alas que recorren el tallo; internamente el arreglo del tejido conductor es similar al de las otras especies (Fig. 15).

Los tallos jóvenes son los correspondientes a ramillas de menos de 1 cm de diámetro, cuya coloración externa o cortical difiere notablemente del tallo maduro. En este último, la corteza ya se encuentra bien definida, siendo más gruesa, más oscura y escamosa según la especie. En tallos mayores a 2 cm, su contorno tiende a ser circular, excepto en *C. gossypifolia* que nunca presenta la circularidad a pesar de alcanzar diámetros de más de 5 cm. Para el estudio anatómico se utilizaron tallos de 1 a 3 cm de diámetro (Fig. 16).

***Cissus microcarpa* Vahl.**

Liana que puede alcanzar hasta 30 m de longitud y 4 a 6 cm de D.b.t. El tallo es pentagonal en sección transversal, flexible y con nudos bien notables; los entrenudos de 8 a 10 cm de longitud. La corteza es lisa, de color café amarillento, con grandes lenticelas circulares, café rojizas. Los tallos jóvenes son alados con proyecciones epidérmicas verdes y sinuosas a lo largo del tallo. Se conoce localmente como "tripa de pollo".

***Cissus sicyoides* L.**

Liana que puede alcanzar hasta 30 m de longitud y 4 a 6 cm de D.b.t. El tallo es muy ovalado en sección transversal y muy flexible; con nudos bien marcados y entrenudos de 10 a 20 cm de longitud. La corteza es lisa y escamosa; las escamas son de tipo papiráceo, gruesas; de color verde grisáceo; con notables lenticelas axiales concurrentes en la región del X.M. que originan el proceso de descamación.

***Cissus gossypifolia* Standley**

Liana que puede alcanzar hasta 30 a 50 m de altura y 7 a 10 cm de D.b.t. El tallo es ovalado en sección transversal, muy flexible, pero no tan frágil; con nudos bien notables y entrenudos de 8 a 10 cm de longitud. La corteza es lisa y de color café oscuro; con lenticelas circulares y alargadas axialmente de color más claro. Se conoce localmente como "sanalotodo".

***Vitis tiliifolia* Humb. y Bonpl.**

Liana que puede alcanzar más de 30 m de longitud y 30 cm de D.b.t. El tallo es leñoso y ligeramente tortuoso, con nudos poco marcados y entrenudos de 6 a

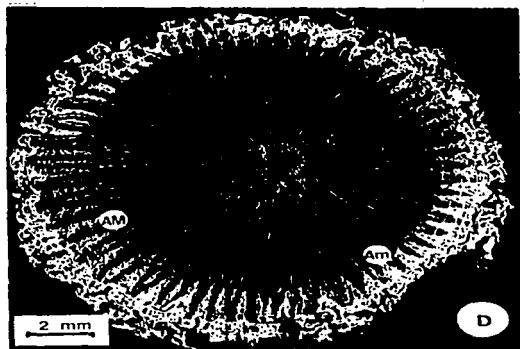
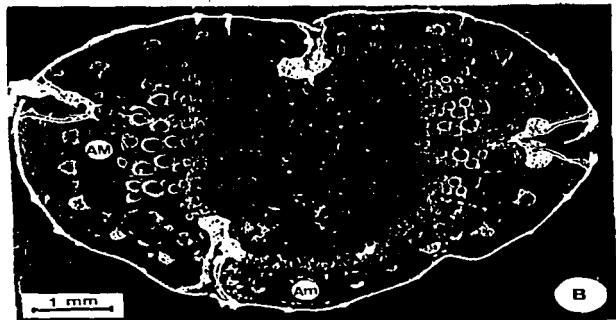
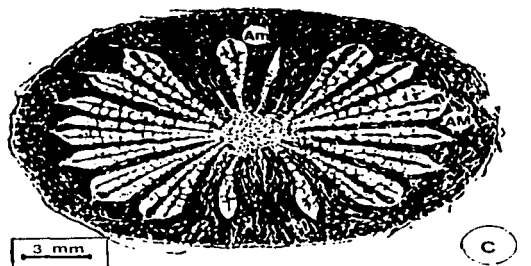
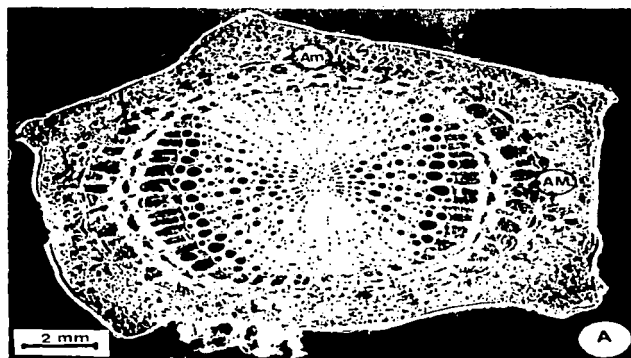


Fig. 16. Estructura anatómica en sección transversal de las vitáceas estudiadas. A: *Cissus microcarpa* 6X; B: *C. sicyoides* 12X; C: *C. gossypifolia* 3.5X; D: *Vitis tiliifolia* 5X. AM: área mayor; Am: área menor.

15 cm de longitud. La corteza es fisurada y escamosa, de color café oscuro. Se le conoce localmente como "chochogo".

2. DESCRIPCIÓN ANATÓMICA DEL XILEMA SECUNDARIO

A simple vista y en sección transversal se observan diferentes áreas de crecimiento de los tejidos vasculares. A este fenómeno se le conoce como "zonación", donde son notables cuatro sectores: dos correspondientes a áreas mayores y dos áreas menores intercaladas entre las mayores (Figs. 16 y 17).

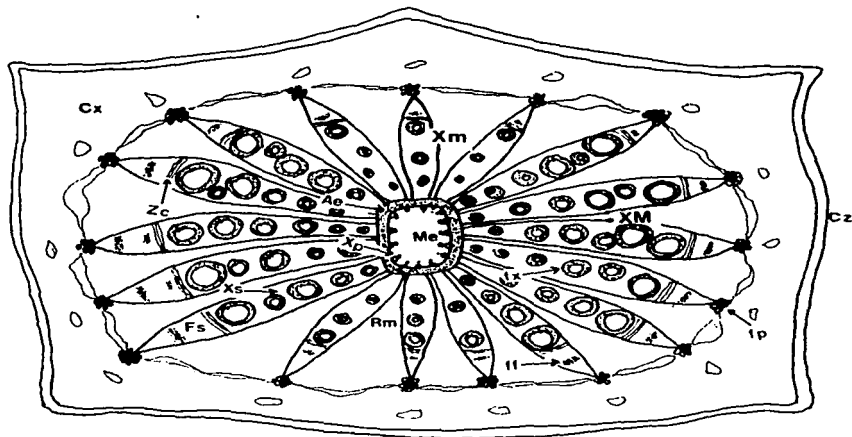


Fig. 17. Esquema de *Cissus microcarpa* en sección transversal. Se ilustran las áreas mayores a los lados del esquema (XM), intercaladas entre las menores (Xm) ubicadas arriba y abajo. Ae: anillo esclerenquimático, Cx: córtex, Cz: corteza, ff: fibras del floema secundario, fp: fibras del floema primario, Fs: floema secundario, fx: fibras del xilema secundario, M: médula, Rm: radios medulares, Xp: xilema primario, Xs: xilema secundario, Zc: zona cambial.

La diferencia principal entre estas dos áreas se establece por el número y diámetro de los vasos del xilema secundario. El xilema mayor (X.M.) se localiza en los extremos de la forma elipsoidal y presenta un crecimiento mayor comparado con el xilema menor (X.m.); el número y diámetro de los vasos también es alto en el xilema mayor. En el X.m. los vasos son muy escasos y de diámetro pequeño, por lo que su crecimiento se ve restringido. Cuando el tallo tiende a ser más circular, se debe al ensanchamiento radial de las células de parénquima apotraqueal (Fig. 18, A y B), como se verá más adelante.

Exceptuando lo anterior, las demás características microscópicas del xilema secundario entre ambas áreas no presentan gran diferencia, por lo que el estudio anatómico se realizó principalmente en el área del xilema mayor.

Cissus microcarpa Vahl.

CARACTERÍSTICAS MICROSCÓPICAS (Figs. 18, 19; Tablas 3a, 3b)

El xilema presenta zonación que tiende a desvanecerse en la madurez del tallo, cuando éste alcanza un diámetro de 16 a 20 mm y es casi circular.

Vasos: Porosidad difusa, con poros de contorno circular y ovalado, principalmente solitarios y algunos en agregados de más de 2; son escasos, 4 a 5 poros/mm². Los vasos son de dos clases de diámetro; vasos anchos, que representan del 60 a 70% son escasos con 3 a 4 poros/mm²; vasos angostos, que representan del 30 al 40% son muy escasos con 1 a 2 poros/mm². Los vasos angostos son de tamaño mediano, con un diámetro tangencial de 119 µm (50 a 279 µm) en promedio; los vasos anchos son de tamaño grande, con un diámetro tangencial de 303 µm (135 a 645 µm) en promedio.

Los elementos de vaso son medianos, con longitud promedio de 433 µm (241

a 655 μm) para los anchos y 437 μm (289 a 636 μm) para los angostos; con placas de perforación simple y una inclinación de 45 a 70° en los angostos y de casi transversal a 10° en los anchos; punteaduras intervasculares pequeñas y alternas de 9 μm y las de vaso a radio grandes, alargadas y coalescentes de 12 a 33 μm de largo. Muchos vasos contienen abundantes tálides.

Parénquima axial paratraqueal y apotraqueal. El paratraqueal en una capa vasicéntrica con 6 a 10 células por segmento y de 48 a 67 x 385 a 616 μm ; el apotraqueal, es abundante con 4 células por segmento que se subdividen hasta 8 a 10 células y se ensanchan radialmente hacia la médula, hasta formar un verdadero parénquima lagunar, quedando sólo una o dos capas concéntricas de células típicas que rodean a grupos de fibras y vasos. El agrandamiento radial de las células parenquimáticas es mucho mayor en el área de xilema menor, lo cual conlleva a lograr un incremento radial para dar origen a un tallo más circular en contorno. Entre el parénquima apotraqueal típico y las fibras que rodean a los vasos (que más adelante les llamaremos perivasculares) se localiza una banda de células cristalíferas de 424 a 655 μm de largo y hasta con 34 cristales polédricos en cámara.

Parénquima radial: los radios son escasos, 3/mm, heterogéneos, multiseriados con 5 a 12 series y 161 a 371 μm de ancho; formados por células procumbentes y cuadradas; son radios muy altos con una altura de más de 10 mm. Se presentan abundantes idioblastos que contienen paquetes de rafidios.

Fibras: de tipo fibrotraqueida, moderadamente cortas, con longitud promedio de 727 μm (395 a 963 μm) y 24 μm (16 a 32 μm) de diámetro tangencial; las

paredes son muy delgadas con un espesor de 3 μm y con abundantes punteaduras con areola pequeña. Con 1 a 3 septos. Se encuentran estratificadas y forman haces perivasculares (alrededor de los vasos) con 3 a 4 capas de células.

Otras características: Anillos de crecimiento Inconspicuos; estratificación de elementos de vaso, fibras y parénquima axial, con 3 líneas/mm.

Cissus sicyoides L.

CARACTERÍSTICAS MICROSCÓPICAS (Figs. 20, 21; Tablas 3a, 3b)

El xilema presenta zonación que se mantiene aún en tallos de 4 a 6 cm de diámetro.

Vasos: Porosidad difusa, con poros de contorno anguloso y circular a ligeramente ovalado, principalmente solitarios y algunos en agregados de 2 y 3; son moderadamente escasos, 6 poros/ mm^2 . Los vasos son de dos clases de diámetro; vasos anchos, que representan del 55 al 60% son escasos con 3 a 4 poros/ mm^2 ; vasos angostos, que representan del 40 al 45% son escasos, con 2 a 3 poros/ mm^2 . Los vasos angostos son de tamaño mediano, con un diámetro tangencial de 104 μm (37 a 148 μm) en promedio; los vasos anchos son de tamaño moderadamente grande, con un diámetro tangencial de 217 μm (160 a 321 μm) en promedio.

Los elementos de vaso son moderadamente cortos, con longitud promedio de 270 μm (125 a 347 μm) para los anchos y 313 μm (270 a 365 μm) para los angostos; con placas de perforación simple y una inclinación de 45 a 60° en los angostos y de casi transversal a 10° en los anchos; punteaduras intervasculares pequeñas y alternas de 9 a 21 μm y las de vaso a radio alternas y alargadas de 12 a 24

µm de largo. Muchos vasos contienen abundantes tñides.

Parénquima axial paratraqueal y apotraqueal. El paratraqueal en una capa vasicéntrica con 6 a 10 células por segmento y de 48 a 67 x 385 a 616 µm; el apotraqueal es abundante, con 4 células por segmento que se subdividen hasta 8 a 10 células y se ensanchan radialmente hacia la médula, hasta formar verdadero parénquima lagunar, quedando sólo una o dos capas concéntricas de células típicas rodeando los haces de fibras perivasculares. El agrandamiento radial de las células parenquimáticas es mucho mayor en el área de xilema menor, lo cual conlleva a lograr un incremento radial para dar origen a un tallo más circular en contorno. Entre el parénquima axial típico y las fibras perivasculares se localiza una banda de células cristalíferas de 424 a 655 µm de largo y hasta con 34 cristales poliédricos en cámara.

Parénquima radial: los radios son muy escasos, 2/mm, heterogéneos, multiseriados con 4 a 13 (y hasta 20 en el xilema menor) series y 124 a 198 µm de ancho; formados por células procumbentes, cuadradas y erectas; se presentan también células envolventes; son radios muy altos con una altura de más de 10 mm. Con abundantes idioblastos que contienen paquetes de rafidios.

Fibras: de tipo fibrotraqueida, extremadamente cortas, con longitud promedio de 444 µm (289 a 636 µm) y 29 µm de diámetro tangencial; las paredes son delgadas con un espesor de 4 µm y con abundantes punteaduras con areola pequeña. Con 1 a 3 septos. Se encuentran estratificadas y forman haces perivasculares con 3 a 4 capas de células.

Otras características: Anillos de crecimiento inconspicuos; estratificación de elementos de vaso, fibras y parénquima axial, con 3.5 líneas/mm.

Gissus gossypifolia Standley

CARACTERÍSTICAS MICROSCÓPICAS (Figs. 22, 23; Tablas 3a, 3b)

El xilema presenta zonación muy notable, que perdura aún en tallos de 6 a 7 cm de diámetro.

Vasos: Porosidad difusa, poros de contorno circular y ovalado, principalmente solitarios y algunos en agregados de más de 2; son escasos, 4 a 5 poros/mm². Los vasos son de dos clases de diámetro; vasos anchos, que representan del 60 al 80% son escasos con 2 a 3 poros/mm²; vasos angostos, que representan del 20 al 40% son muy escasos con 1 a 2 poros/mm². Los vasos angostos son de tamaño mediano, con un diámetro tangencial de 166 µm (74 a 247 µm) en promedio; los vasos anchos son de tamaño grande, con un diámetro tangencial de 381 µm (272 a 531 µm) en promedio.

Los elementos de vaso son moderadamente cortos, con longitud promedio de 348 µm (247 a 457 µm); con placas de perforación simples y una inclinación de 60 a 70° en los angostos y de casi transversal a 10° en los anchos; punteaduras intervasculares y de vaso a radio alternas y alargadas y a veces opuestas, con 12 a 24 µm de largo. Algunos vasos contienen abundantes tálides.

Parénquima axial paratraqueal en una capa vasicéntrica, con 7 a 12 células por segmento, y apotraqueal muy abundante con células de 4 segmentos. Entre el parénquima apotraqueal y las fibras perivasculares se encuentran algunas células cristalíferas, de 35 x 445 µm; contienen 4 a 5 pequeñas drusas en cámara

por segmento y en algunos se presentan en pares.

Parénquima radial: los radios son muy escasos, 2/mm, heterogéneos, multiseriados con 4 a 45 series y 99 a 1210 μm de ancho; formados por células procumbentes y cuadradas; son radios muy altos con una altura de más de 10 mm. Se presentan idloblastos que contienen paquetes de rafidios.

Fibras: de tipo fibrotraqueida, muy cortas con longitud promedio de 693 μm (556 a 926 μm) y 31 μm (25 a 43 μm) de diámetro tangencial; las paredes son delgadas con un espesor de 4.8 μm y con abundantes punteaduras con areola pequeña. Con 1 y 2 septos. Se encuentran estratificadas y forman haces perivasculares con 2 a 6 capas de células.

Otras características: Anillos de crecimiento inconspicuos; estratificación de elementos de vaso, fibras y parénquima axial, con 3 líneas/mm.

Vitis tiliifolia Humb. y Bonpl.

CARACTERÍSTICAS MICROSCÓPICAS (Figs. 24, 25; Tablas 3a, 3b)

El xilema presenta zonación, aunque poco evidente en tallos de más de 10 mm de diámetro.

Vasos: Porosidad difusa, poros de contorno ovalado, principalmente solitarios y algunos en agregados radiales de 2 ó más; son moderadamente numerosos, 14 poros/ mm^2 . Los vasos son de dos clases de diámetro; vasos anchos, que representan un 40% son moderadamente escasos con 5 a 6 poros/ mm^2 ; vasos angostos, que representan el 60% son moderadamente escasos con 8 poros/ mm^2 .

Los vasos angostos son de tamaño pequeño, con un diámetro tangencial de 57 (25 a 99) μm en promedio; los vasos anchos son de tamaño moderadamente grandes, con un diámetro tangencial de 232 (124 a 346) μm en promedio.

Los elementos de vaso son medianos, con longitud promedio de 678 μm (506 a 877 μm) para los anchos y 750 μm (618 a 926 μm) para los angostos; con placas de perforación simples y una inclinación de 60 a 70° en los angostos y de casi transversal a 10° en los anchos; punteaduras intervasculares escalariformes de 21 a 97 μm de largo y de vaso a radio opuestas y alargadas (coalescentes) con 12 a 30 μm de largo. En algunos vasos se presentan abundantes tildes.

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico en dos capas; la interna más diferenciada con divisiones transversales y axiales originando 13 a 25 células por segmento y la externa más escasa y menos diferenciada, con 9 a 11 células por segmento.

Parénquima radial: Los radios son escasos, con 3/mm; heterogéneos y multiseriados, con 4 a 12 series y 86 a 260 μm de anchura; formados por células procumbentes y cuadradas en el cuerpo, ocasionalmente con algunas células envolventes; son radios muy altos con altura mayor a 10 mm. Contienen paquetes de rafidios dentro de pequeños idloblastos.

Fibras: de tipo libriforme a fibrotraqueida y medianas, con longitud promedio de 952 μm (655 a 1173 μm), y 16.6 μm (12 a 23 μm) de diámetro tangencial; las paredes son delgadas con un espesor de 3 μm y con abundantes punteaduras ligeramente areoladas.

Otras características: Anillos de crecimiento conspicuos.

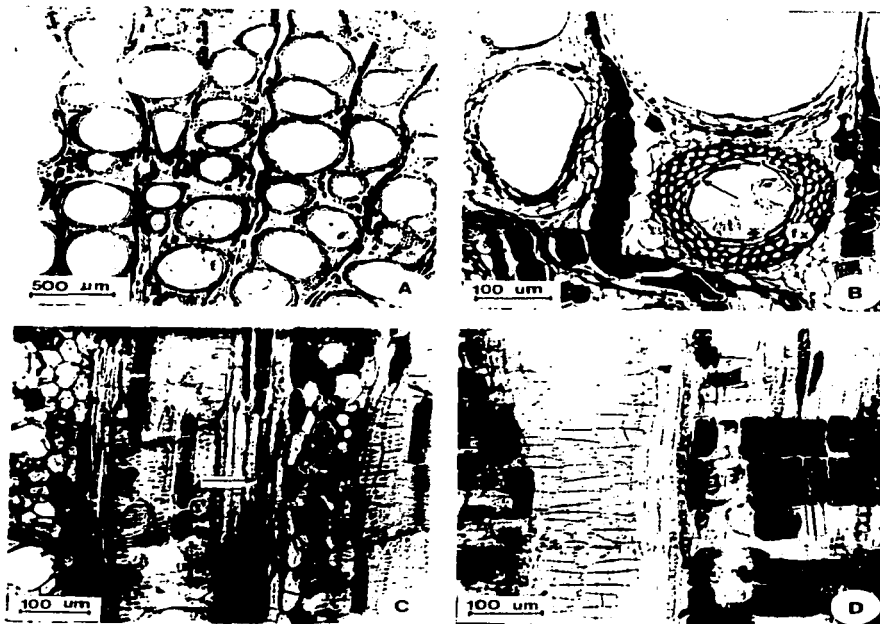


Fig. 18. *C. microcarpa*. Anatomía del xilema secundario. A: Nótese la porosidad difusa y la presencia de tílides (t); secc. transversal 2.5X; **B:** El vaso con tílides (t) es rodeado por tres capas de fibras perivasculares del xilema secundario (fx) y entre vaso y fibras, células de parénquima paratraqueal (flecha); secc. transversal 10X; **C:** Es muy frecuente la presencia de cadenas de cristales en el parénquima axial (flecha); secc. tangencial 10X; **D:** Los radios contienen abundante almidón (flecha); secc. radial 10X.

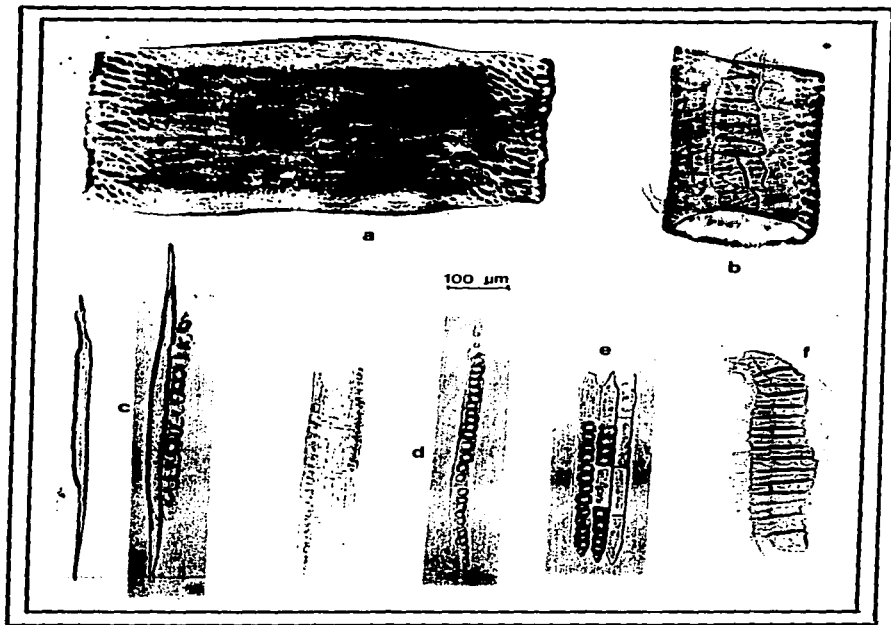


Fig. 19. *C. microcarpa*. Morfograma del xilema secundario. a: elemento de vaso ancho; b: elemento de vaso angosto; c: fibras con abundantes punteaduras; d: parénquima axial cristalífero; e: parénquima apotraqueal con cuatro células por segmento y estratificado; f: parénquima paratraqueal. 10X.

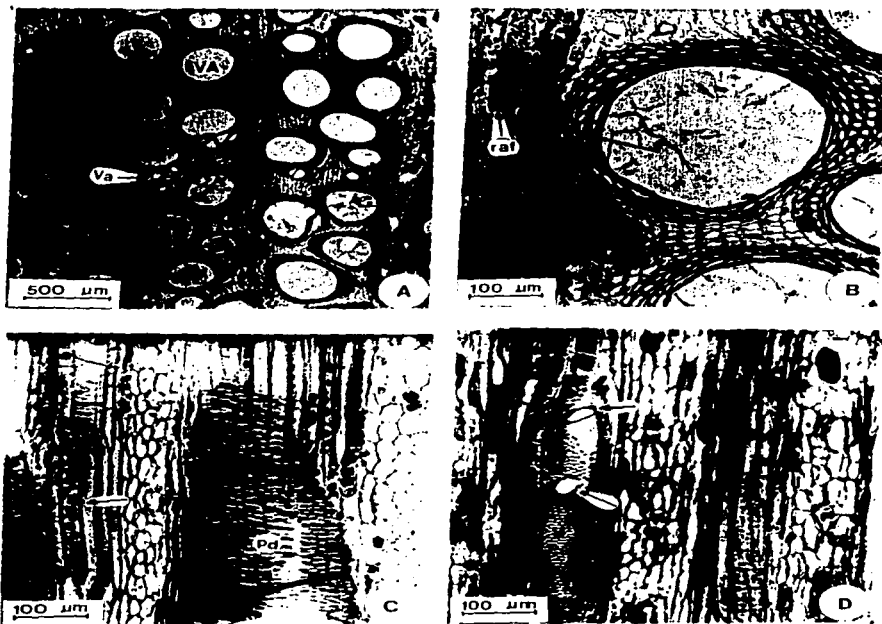


Fig. 20. *C. sicyoides*. Anatomía del xilema secundario. A: Es muy notable la diferencia entre los vasos anchos (VA) y los angostos (Va) los cuales están agregados; secc. transversal 2.5X; **B:** Se aprecian algunas trillides (t) dentro del vaso y un paquete de rafidios (raf) dentro del tejido radial; secc. transversal 10X; **C:** Se observa el gran tamaño de las punteaduras (pd) y las cadenas de cristales en el parénquima axial (flecha); secc. tangencial 10X; **D:** Se apreciam dos placas de perforación simples (flechas) en los pequeños vasos agregados; secc. radial 10X.

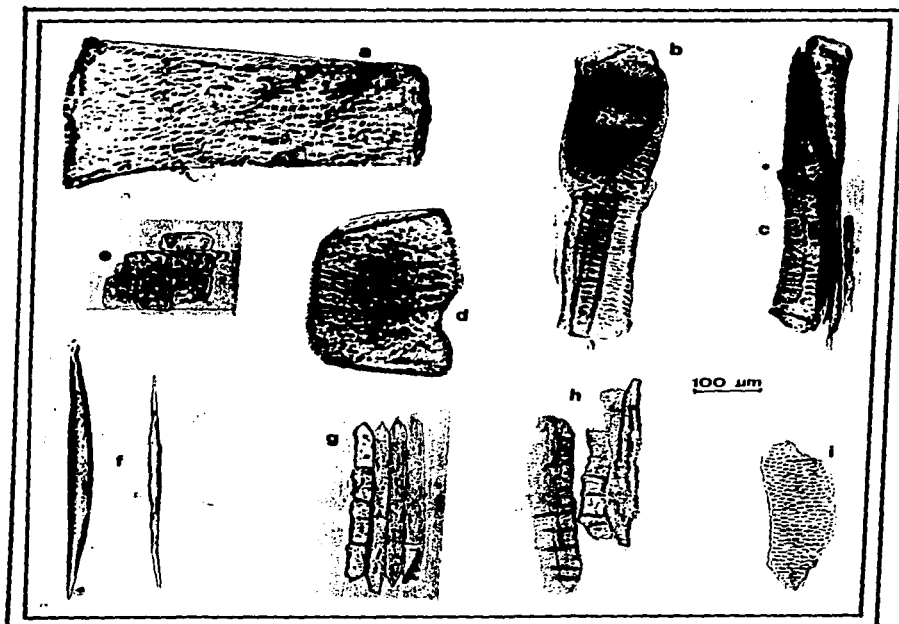


Fig. 21. *C. sicyoides*. Morfograma del xilema secundario. a: elemento de vaso ancho; b, c y d: elementos de vaso angosto; e: células de parénquima radial; f: fibras con abundantes punteaduras; g: parénquima apotraqueal con cuatro células por segmento; h: células de parénquima paratraqueal; i: elemento terminal de un vaso. 10X.

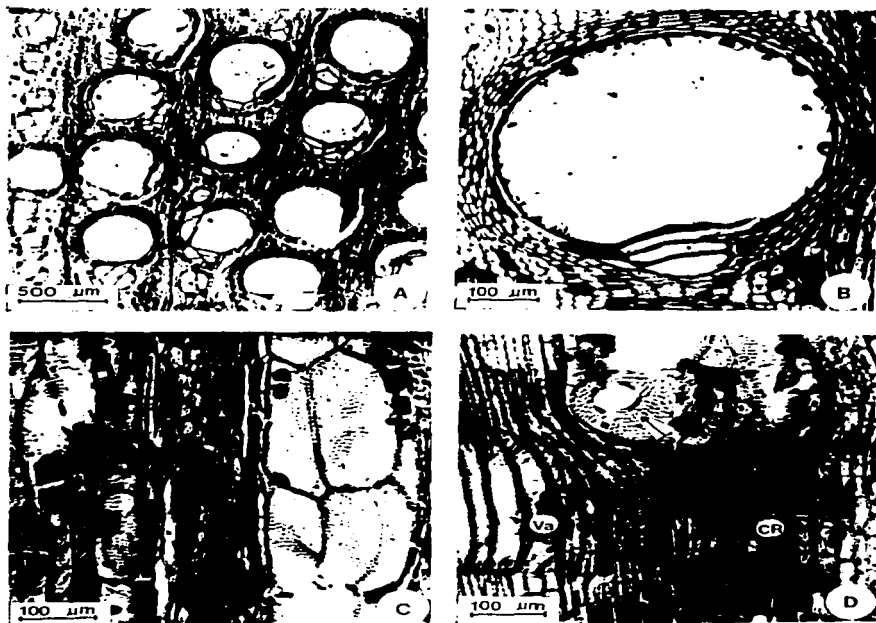


Fig. 22. *C. gossypiifolia*. Anatomía del xilema secundario. A: Nótese que los vasos angostos se encuentran agregados con los anchos; secc. transversal 2.5X; **B:** Esta especie presenta los vasos más anchos; secc. transversal 10X; **C:** Se observa estratificación de los vasos angostos y el parénquima axial; secc. tangencial 10X; **D:** Un agregado de vasos angostos se encuentra estratificado (Va), se observa una placa de perforación simple (flecha) y células radiales taniníferas y con almidón (Cr); secc. radial 10X.

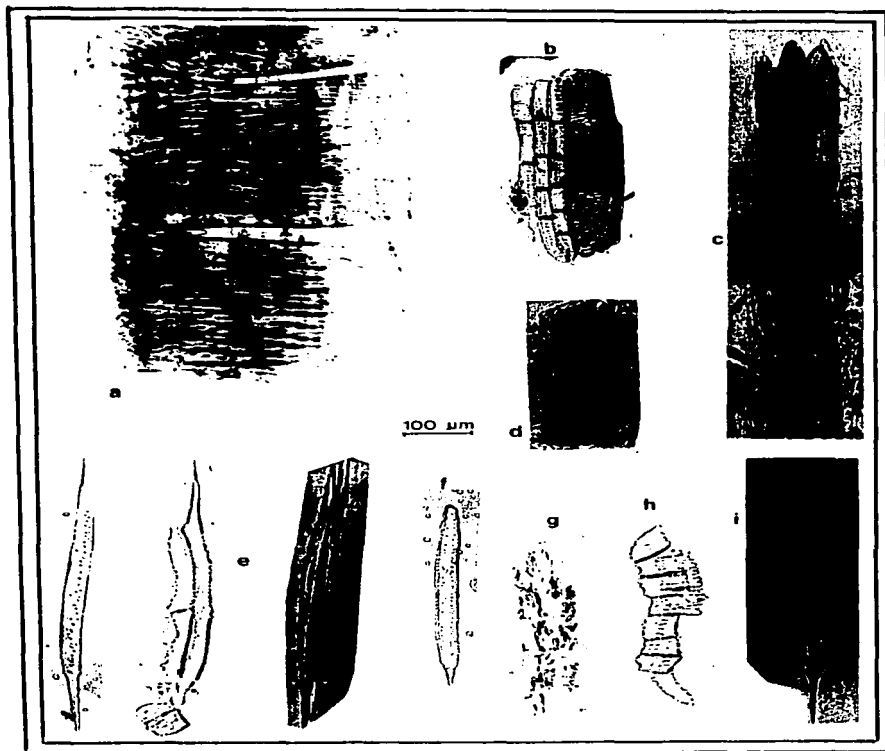


Fig. 23. *C. gossypiifolia*. Morfograma del xilema secundario. a: elementos de vaso ancho; b: elemento de vaso angosto con células de parénquima axial con más de 5 células por segmento; c: grupo de elementos de vaso angosto que se encuentran agregados y estratificados d: paquete de rafidios dentro de un idioblasto; e: fibras con abundantes punteaduras; f: fibra en desarrollo; g: parénquima apotraqueal con abundante almidón; h e i: parénquima paratraqueal. 10X.



Fig. 24. *V. tiliifolia*. Anatomía del xilema secundario. A: En esta especie la porosidad tiende a ser semianular, diferenciándose la madera temprana (Tp) de la tardía (Td); secc. transversal 2.5X; **B:** Los primeros vasos de madera temprana son angostos (Va) y el parénquima axial (Pa) es escaso; secc. transversal 10X; **C:** Las punteaduras de los vasos son alargadas (pd) y las placas de perforación muy inclinadas (flecha); secc. tangencial 10X; **D:** Se aprecian los vasos anchos (VA) y los angostos (Va), algunos mostrando las placas de perforación simple (flechas); secc. radial 10X.

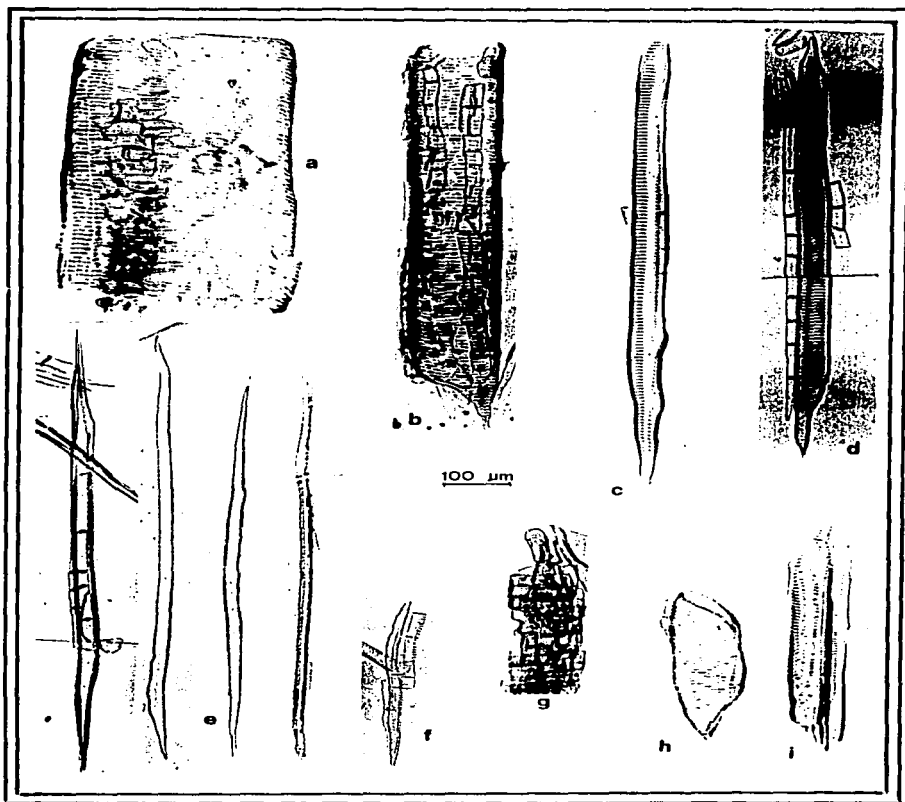


Fig. 25. *V. tiliifolia*. Morfograma del xilema secundario. a: elemento de vaso ancho; b, c y d: elementos largos de vaso angosto con algunas células de parénquima paratraqueal; e: fibras con abundantes punteaduras; f: fibra en desarrollo; g: células de parénquima radial; h e i: elementos cortos de vaso angosto. 10X.

TABLA. 3a. Análisis microscópico cuantitativo de vasos.

ESPECIES	VASOS								
	porosidad	anchos				angostos			
		L	dv	A	%	L	dv	A	%
<i>C. microcarpa</i>	difusa	433	303	3-4	60-70	437	118	1-2	30-40
<i>C. sicyoides</i>	difusa	270	217	3-4	55-60	313	104	2-3	40-45
<i>C. gosypifolia</i>	difusa	348	381	2-3	60-80	348	166	1-2	20-40
<i>V. tillifolia</i>	difusa	678	232	5-6	40	750	57	8	60

A: abundancia (poros/mm²); dv: diámetro tangencial (µm); L: longitud (µm); %: porcentaje de vasos

* Para realizar las mediciones se tomó un número de muestra (n) de 75 y la desviación estándar en términos de coeficiente de variación estuvo dentro del rango de 15 al 20% para los vasos angostos y de 20 al 40% para los anchos.

TABLA. 3b. Análisis microscópico cuantitativo de fibrotraqueidas y radios.

ESPECIES	FIBROTRAQUEIDAS				RADIOS				
	L	d	GPF	Sep	Tip	A	Se	An	Tc
<i>C. microcarpa</i>	727	24	3	1-3	het	3	5-12	161 371	proc cuadr
<i>C. sicyoides</i>	444	28	4	1-3	het	2	4-13	124 198	proc cuadr erect envol
<i>C. gosypifolia</i>	683	31	5	1-2	het	2	4-45	98 1210	proc cuadr
<i>V. tillifolia</i>	952	17	3	no	het	3	4-12	88 260	proc cuadr envol

A: abundancia (radios/mm); An: anchura (µm); cuadr: cuadradas; d: diámetro (µm); envol: envolventes; erect: erectas; GPF: grosor de pared de fibra (µm); het: heterocelulares; L: longitud (µm); proc: procumbentes; Se: series; Sep: septos; Tc: tipos de células; Tip: tipo;

3. CONDUCTIVIDAD Hidráulica (K_h)

Los datos obtenidos sobre conductividad no sólo fueron del tallo, sino también de las partes más alejadas a éste, las cuales por su ubicación, diámetro y distancia se les consideró como ramas de primer orden (R_1) cuando partían directamente del tallo y ramas de segundo orden (R_2) cuando lo hacían de otra rama (Fig. 26). De esta manera, los resultados observados en las muestras de los diferentes individuos (clones) fueron agrupados estadísticamente para realizar homogéneamente su comparación (Tablas 4a-d y 5a-d);

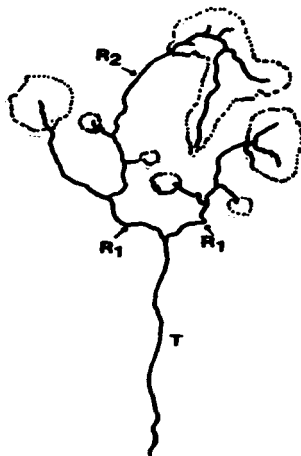


Fig. 26. Distribución de ramas de 1º y 2º orden (R_1 y R_2) con respecto al tallo principal (T).

TABLA 4a. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *C. microcarpa* (M). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica			
		D (mm)	K_h exp. $m^3MPa^{-1}s^{-1}$	K_h teórica $m^3MPa^{-1}s^{-1}$	Eficiencia %
T	Xi	15.10	48.08	129.77	37.05
		7.10	33.16	162.71	20.38
		9.40	37.78	254.22	14.86
T	n	3			
		\bar{X}	10.50	39.67	182.23
T	CV	39.00	19.00	35.00	47.00
R1	Xi	14.00	15.76	75.79	20.79
		12.80	14.30	4.89	
R1	n	2			
		\bar{X}	13.40	15.03	40.34
R1	CV	6.00	7.00	124.00	
R2	Xi	10.00	5.64	67.07	8.41
		11.10	4.09	51.57	7.93
		6.80	3.70	35.04	10.56
		11.20	6.08	50.29	12.09
	R2	n	4		
\bar{X}			9.80	4.88	50.99
R2	CV	21.00	24.00	26.00	20.00

CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; exp.: experimental; K_h : conductividad hidráulica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; \bar{X} : valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 4b. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *C. sicyoides* (S). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica				
		D (mm)	K_h exp. $m^3MPa^{-1}s^{-1}$	K_h teórica $m^3MPa^{-1}s^{-1}$	Eficiencia %	
T	Xi	22.03	168.84	3837.29	4.40	
		15.26	107.97	1039.32	10.39	
		15.78	107.94	562.24	19.20	
	n	3				
		\bar{X}	17.69	128.25	1812.95	11.33
		CV	21.00	27.00	98.00	66.00
R1	Xi	12.20	55.29	785.02	7.04	
		15.65	50.18	570.84	8.79	
		15.79	47.33	630.81	7.50	
	n	3				
		\bar{X}	14.55	50.93	662.22	7.78
		CV	14.00	2.00	17.00	12.00
R2	Xi	12.77	16.23	286.61	5.66	
		13.86	8.24	218.69	3.77	
		11.71	17.03	386.06	4.41	
	n	6				
		\bar{X}	12.56	13.80	260.88	5.27
		CV	24.00	43.00	38.00	21.00

CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; exp.: experimental; K_h : conductividad hidráulica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; \bar{X} : valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 4c. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *C. gossypifolia* (G). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica			
		D (mm)	K_h exp.: $m^3 MPa^{-1} s^{-1}$	K_h teórica $m^3 MPa^{-1} s^{-1}$	Eficiencia %
T	Xi	11.33 13.58	50.90 39.73	537.79 455.44	9.46 8.72
	n	2			
	\bar{X} CV	12.46 13.00	45.32 17.00	496.62 12.00	9.09 6.00
R1	Xi	9.77 9.55 9.82	15.71 16.64 12.20	182.12 96.91 112.35	8.63 17.17 10.86
	n	3			
	\bar{X} CV	9.71 1.50	14.85 16.00	130.46 35.00	12.22 36.00
R2	Xi	9.43 8.69 6.61 6.16 9.06 8.15	7.53 6.76 0.10 2.60 4.16 1.69	104.97 30.83 1.66 14.20 33.15 33.23	7.17 21.93 6.02 18.31 12.55 5.09
	n	6			
	\bar{X} CV	8.12 15.00	3.81 76.00	36.34 98.00	11.85 59.00

CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; exp.: experimental; K_h : conductividad hidráulica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; \bar{X} : valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 4d. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *V. tiliifolia* (V). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica			
		D (mm)	K_h exp.: $m^3MPa^{-1}s^{-1}$	K_h teórica $m^3MPa^{-1}s^{-1}$	Eficiencia %
T	Xi	14.44	28.98	411.29	7.05
		14.78	128.56	1151.19	11.17
		12.76	113.48	943.15	12.03
	n	3			
	\bar{X}	13.99	90.34	835.21	10.08
	CV	8.00	59.00	46.00	26.00
R1	Xi	10.45	61.89	453.95	13.63
		10.87	18.99	110.50	17.19
		7.95	20.00	185.47	10.78
	11.94	53.44	156.45	34.16	
	n	4			
	\bar{X}	10.30	38.58	226.59	18.94
	CV	16.00	58.00	68.00	55.00
R2	Xi	9.35	28.52	430.84	6.62
		6.67	9.81	128.47	7.64
		6.20	11.25	95.79	11.74
		n	3		
	\bar{X}	7.41	16.51	218.37	8.67
	CV	23.00	63.00	85.00	31.00

CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; exp.: experimental; K_h : conductividad hidráulica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; \bar{X} : valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 5a. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *C. microcarpa* (M). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica						
		D (mm) K_e^{-1} $m^2MPa^{-1}s^{-1}$		D (mm) $CEFF^{-1}$ $m^2MPa^{-1}s^{-1}$		D (mm) VH m^2/m^2		
T	Xi	15.10	9.49	15.10	106.25	15.10	112.00	
		7.10	15.39	7.10	39.56	7.10	25.71	
		9.40	14.55	9.40	51.67	9.40	35.50	
12.40		13.12						
	n	4		3		3		
	\bar{X}	11.00	13.14	10.53	65.83	10.53	57.74	
	CV	31.70	19.83	39.10	53.97	39.10	81.80	
R1	Xi	13.80	4.52	14.00	34.83	14.00	106.70	
		15.30	5.40	12.80	31.60	12.80	86.61	
		14.00	3.26	7.60	3.93	7.60	14.09	
12.80		3.65	8.60	3.15	8.60	22.85		
7.60		2.44						
8.60		1.38						
		n	6		4		4	
		\bar{X}	12.00	3.44	10.75	18.30	10.75	57.60
	CV	26.30	41.80	29.10	94.70	29.10	79.90	
R2	Xi	10.00	2.72	10.00	29.87	10.00	109.80	
		11.10	1.19	6.80	14.69	6.80	48.35	
		6.80	3.04	11.10	24.14	11.10	167.73	
11.10		1.49	7.20	6.11	7.20	26.53		
15.30		1.60	5.40	8.06	5.40	21.09		
12.60		3.63						
7.20		2.30						
5.40		3.82						
		n	8		5		5	
		\bar{X}	9.94	2.47	8.10	16.60	8.10	74.70
	CV	33.30	40.60	29.20	61.70	29.20	84.10	

CEF: conductividad específica foliar; CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; K_e : conductividad específica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; W: valor de Huber; \bar{X} : valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 5b. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *C. sicyoides* (S). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica					
		D (mm) $m^2MPa^{-1}s^{-1}$		D (mm) $m^2MPa^{-1}s^{-1}$		D (mm) m^2/m^2	
T	Xi	13.80	10.31	10.50	27.61	10.50	41.84
		22.00	6.47	10.10	31.11	10.10	40.68
		15.30	9.04	12.00	17.80	12.00	58.73
		15.80	9.14				
		10.50	6.60				
		10.10	7.65				
		12.00	3.03				
	n	7		3		3	
	\bar{X}	12.03	7.46	10.87	25.51	10.87	47.08
	CV	54.40	32.30	9.21	27.00	9.21	21.46
R1	Xi	17.30	2.11	10.10	18.67	10.10	90.94
		12.20	8.57	8.50	25.05	8.50	62.79
		15.60	4.36	8.80	40.30	8.80	64.98
		15.80	4.31	7.90	28.60	7.90	63.74
		10.10	2.05				
		8.50	3.99				
		8.80	6.20				
		7.90	4.49				
	n	8		4		4	
	\bar{X}	12.00	4.51	8.82	28.15	8.82	70.61
CV	31.20	47.00	10.50	32.25	10.50	7.36	
R2	Xi	14.80	1.45	7.30	24.42	7.30	78.14
		9.60	2.06	9.30	9.17	9.30	129.62
		11.10	2.42				
		8.00	1.07				
		15.80	1.15				
		12.80	2.17				
		13.90	1.05				
		11.70	2.76				
		13.60	1.79				
	16.20	2.30					
7.30	3.12						
n	11		2		2		
\bar{X}	12.25	1.94	8.30	16.80	8.30	103.88	
CV	24.60	36.18	17.00	64.20	17.00	35.04	

CEF: conductividad específica foliar; CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; K_s : conductividad específica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; W: valor de Huber; \bar{X} : valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 5c. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *C. gossypifolia* (G). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica						
		D (mm) $m^2MPa^{-1}s^{-1}$		D (mm) $m^2MPa^{-1}s^{-1}$		D (mm) VH^2 m^2/m^2		
T	Xi	11.30	20.17	11.30	16.60	11.30	8.23	
		13.60	8.40	13.60	14.26	13.60	16.99	
		15.40	26.32	15.40	41.71	12.40	13.39	
		13.80	25.18	13.80	48.25	15.40	15.85	
		15.30	13.45	15.30	37.98	13.80	19.16	
		13.10	15.84	13.10	39.90	15.30	28.24	
		10.20	18.80	10.20	29.48	13.10	25.19	
		12.30	23.29	12.30	43.87	10.20	15.68	
		13.20	9.98	13.20	52.90	12.30	18.84	
			13.20		13.20	53.00		
	n	9		9		10		
	X	12.90	17.94	13.20	36.11	13.16	21.46	
	CV	16.20	36.10	13.50	37.16	12.90	57.90	
R1	Xi	9.80	9.43	9.80	5.23	9.80	10.40	
		9.60	10.49	8.80	3.44	8.80	7.34	
		9.80	5.03	14.10	29.76	14.10	30.62	
		13.90	16.05	10.70	28.15	10.70	29.26	
		8.80	4.68					
		14.10	9.72					
		10.70	9.62					
		n	7		4		4	
		X	11.00	9.29	10.85	16.65	10.85	19.41
		CV	19.60	40.95	21.20	85.60	21.20	63.10
R2	Xi	6.80	4.17	9.10	5.91	9.10	19.12	
		9.40	4.30	8.10	5.49	8.10	36.36	
		8.70	5.38	10.00	58.43	10.00	23.07	
		9.10	3.09	9.9	24.58	9.9	28.30	
		8.10	1.51	6.8	3.69	6.8	9.11	
		10.00	25.33	8.6	14.77	8.6	31.84	
		9.90	8.68	8.0	17.86	8.0	18.83	
		6.80	4.05					
		8.60	4.64					
	8.00	9.48						
	n	10		7		7		
	X	8.54	7.06	8.64	18.68	8.64	23.80	
	CV	13.30	97.01	13.10	102.33	13.10	38.57	

CEF: conductividad específica foliar; CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; K_s : conductividad específica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; VH: valor de Huber; X: valor promedio; Xi: valores individuales.

TABLA 5d. Síntesis de datos de conductividad hidráulica en tallo y ramas de *V. tiliifolia* (V). Para cada parámetro se consideraron diferentes muestras, por lo que su número (n) y diámetro (D) varían.

Muestras		Parámetros de conductividad hidráulica					
		D (mm) $m^2MPa^{-1}s^{-1}$ K_s		D (mm) $m^2MPa^{-1}s^{-1}$ CEF		D (mm) VH_1/m^2	
T	Xi	14.80	14.68	12.40	15.58	12.40	19.55
		12.80	17.97	11.10	16.28	11.10	14.43
		10.50	15.49	12.40	22.01	12.40	21.45
		10.90	22.77	13.10	21.91	13.10	33.79
		12.40	7.97				
		11.10	11.29				
		12.40	10.26				
		13.10	6.49				
	n	8					
	X	12.25	13.37	12.25	18.95	12.25	22.31
CV	11.45	40.60	6.80	18.40	6.80	36.80	
R1	Xi	8.10	5.91	11.60	23.39	11.60	46.64
		7.90	9.47	7.70	27.69	7.70	26.38
		11.90	10.63	9.70	32.82	9.70	36.75
		9.40	9.08				
		6.70	6.11				
		6.20	7.52				
		11.60	5.02				
		7.70	10.49				
	9.70	8.93					
	n	9					
X	8.80	8.13	9.67	27.97	9.67	36.59	
CV	22.80	25.40	20.20	16.90	20.20	27.69	
R2	Xi	10.00	4.19	5.70	7.89	5.70	22.79
		5.70	3.46				
	n	2					
X	7.85	3.82	5.70	7.89	5.70	22.79	
CV	38.10	13.50					

CEF: conductividad específica foliar; CV: coeficiente de variación; D: diámetro del segmento de tallo; K_s : conductividad específica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; VH₁: valor de Huber; X: valor promedio; Xi: valores individuales.

Tabla 6. Valores de conductividad hidráulica para tallo y ramas de las 4 especies de vitáceas, en $10^{-7} \text{ m}^3 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$. Se consideró a ramas de orden 1 (R_1) y de orden 2 (R_2), dependiendo de la distancia y ubicación con respecto a la parte basal del tallo (T) (ver Fig. 30)

Parámetros	C. microcarpa			C. gossypifolia			C. sicyoides			V. tiliifolia		
	T	R ₁	R ₂	T	R ₁	R ₂	T	R ₁	R ₂	T	R ₁	R ₂
n	3	2	4	2	3	6	3	3	6	3	4	3
diam. tallo (mm)	10.5	13.5	9.8	12.5	9.7	8.2	17.7	14.6	12.6	14.0	10.03	7.4
K _p exp.	39.7	15.0	4.9	45.3	14.8	3.8	128.3	50.9	13.8	90.3	38.6	16.5
K _p teórica	182.2	75.8	51.0	497	130	36.3	1813	662	261	835	227	218
Eficiencia Efc(%)	24.1	20.8	9.8	9.1	12.2	11.8	11.3	7.8	5.3	10.1	18.9	8.7

Efc: eficiencia; exp.: experimental; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo.

TABLA 7. Valores de conductividad específica, conductividad específica foliar y valor de Huber para tallo y ramas de las cuatro especies de vitáceas, 10^{-4} , $10^{-7} \text{ m}^3 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ y $10^{-6} \text{ m}^2/\text{m}^2$ respectivamente.

Parámetros	C. microcarpa			C. sicyoides			C. gossypifolia			V. tiliifolia		
	T	R ₁	R ₂	T	R ₁	R ₂	T	R ₁	R ₂	T	R ₁	R ₂
n	4	6	8	7	14	11	9	7	10	6	9	2
diam. (mm)	11	12	9.94	12	12	12.25	12.9	11	6.54	12.3	8.8	7.85
K _p	13.14	3.44	2.47	7.46	4.51	1.94	17.94	9.28	7.06	13.37	8.13	3.82
n	3	4	5	3	4	2	9	4	7	4	3	1
diam. (mm)	10.53	10.75	8.1	10.87	8.82	8.3	13.2	10.85	8.64	12.25	9.67	5.7
CEF	65.83	18.3	16.6	25.51	28.15	16.8	36.11	16.65	16.68	18.95	27.97	7.89
n	3	4	5	3	4	2	10	4	7	4	3	1
diam. (mm)	10.53	10.75	8.1	10.87	8.82	8.3	13.16	10.85	8.64	12.25	9.67	5.7
VH	57.74	57.6	74.7	47.08	70.61	103.9	21.46	19.41	2.8	22.31	36.59	22.79

CEF: conductividad específica foliar; Diam: diámetro del segmento de tallo; K_p: conductividad específica; n: número de muestras; R₁: rama de primer orden; R₂: rama de segundo orden; T: tallo; VH: valor de Huber.

La K_h experimental es siempre mayor en los tallos principales (parte basal) y mucho menor en las partes distales (R_2), para cada una de las especies estudiadas. El valor más alto de K_h para tallo se encontró en *C. sicyoides* con $128.3 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ y el menor en *C. microcarpa* con $39.7 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$. *V. tillifolia* y *C. gossypifolia* presentan valores intermedios de 90.3 y $45.3 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ respectivamente (Tabla 6). En las ramas se observa el mismo comportamiento para las especies con rangos de 50.9 a $14.8 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ para R_1 y 16.5 a $3.8 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ para R_2 .

Con fines de objetividad de los datos de la K_h experimental, se procedió a utilizar la ecuación de Hagen-Poiseuille para determinar la K_h teórica.

La K_h teórica muestra una tendencia similar a la experimental, presentando rangos de 182.2 a $1813 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ para tallos, 662 a $75.8 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ para R_1 y 36.3 a $261 \times 10^{-7} \text{ m}^4\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ para R_2 ; resultando *C. sicyoides* con los valores más altos y *C. microcarpa* con los más bajos (Tabla 6).

4. EFICIENCIA Hidráulica

Para estimar la eficiencia de conducción, de cada uno de los segmentos de tallo, se procedió a relacionar la K_h experimental con respecto a la teórica y los resultados obtenidos contrastan mucho con los anteriores. La eficiencia más alta en tallos la tiene *C. microcarpa* con 24 % y le sigue *C. sicyoides* con 11.3 %; *V. tillifolia* y *C. gossypifolia* tienen una eficiencia de 10.1 y 9.1 % respectivamente. En R_1 las eficiencias más altas las tienen *C. microcarpa* con 20.8 % y *V. tillifolia* con 18.9 %, mientras que *C. gossypifolia* tiene 12.2 % y el valor más bajo se encuentra en *C. sicyoides* con 7.8 %. En R_2 , *C. gossypifolia* tiene el valor más alto de eficiencia con 11.8 % y el más bajo en *C. sicyoides* con 5.3 %; *C. microcarpa*

y *V. tiliifolia* tienen 9.8 y 8.7 % respectivamente (Tabla 6). Aunque los datos de la K_h teórica son mayores con respecto a la experimental, una correlación (r) entre ambas dió valores muy aceptables de 0.8 a 1.0.

5. CONDUCTIVIDAD ESPECÍFICA (K_e)

En la tabla 7 se reúnen los valores de la conductividad específica, relacionados con el diámetro del tallo. Como es de esperar, el tallo principal tiene mayor diámetro que las ramas y una mayor K_h , por lo que los valores de K_e siguen la misma tendencia. Se observan valores mayores de $10 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$, aunque sólo en *C. sicyoides* se presenta un valor mínimo de $7.46 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$. El máximo valor, $17.94 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ lo obtuvo *C. gossypifolia*, mientras que en *C. microcarpa* y *V. tiliifolia* se observó ligeramente por arriba de $13 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$. En R1 y R2 la K_e va siendo cada vez menor. En R1, se presenta desde 3.44 en *C. microcarpa*, hasta $9.29 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$, en *C. gossypifolia*; mientras que para R2 va de 1.94 en *C. sicyoides* a $7.06 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ en *C. gossypifolia*. En términos generales, la K_e disminuye con respecto a una disminución en el diámetro del tallo, aunque para cada especie en particular se presenta una K_e diferente para un mismo diámetro. Esto es, para un diámetro de tallo principal de 12 mm, la K_e es mayor en *C. gossypifolia* y menor en *C. sicyoides*: 17.94 y $7.46 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ respectivamente; mientras que para R1 con el mismo diámetro se presentan valores de K_e de 3.44 a 4.51 y hasta de $1.94 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ para R2.

6. CONDUCTIVIDAD ESPECÍFICA FOLIAR (CEF)

La conductividad específica foliar también presenta un patrón similar a la K_e , siendo mayor en tallo principal que en ramas, de 65.83 a $7.89 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ respectivamente. Para un mismo diámetro de tallo principal (10 a 12 mm), la CEF

fue mayor en *C. microcarpa* con $65.83 \times 10^{-7} \text{ m}^2\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ y menor en *V. tiliifolia* con $18.95 \times 10^{-7} \text{ m}^2\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$. Las otras dos especies presentan valores intermedios de $36.11 \times 10^{-7} \text{ m}^2\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ en *C. gossypifolia* y $25.51 \times 10^{-7} \text{ m}^2\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ en *C. sicyoides* (Tabla 7). En las ramas, los valores encontrados van decreciendo hacia la punta (parte distal), desde $28.15 \times 10^{-7} \text{ m}^2\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ que se presenta en R1 de *C. sicyoides*, hasta $7.89 \times 10^{-7} \text{ m}^2\text{MPa}^{-1}\text{s}^{-1}$ en R2 de *V. tiliifolia*; aunque se puede observar en la tabla que para estas dos especies, la CEF es mayor en R1 que en tallo principal.

7. VALOR DE HUBER (VH)

El valor de Huber encontrado para las especies estudiadas va de 21.46 (m^2/m^2) en el tallo de *C. gossypifolia* a 103.9 en R2 de *C. sicyoides* (Tabla 7). Los valores máximos, tanto para tallo principal como para ramas, son en *C. microcarpa* de 57.6, 74.7 y en *C. sicyoides* de 47.08, 103.9, respectivamente. Para *C. gossypifolia* y *V. tiliifolia* resultaron de 19.41, 23.8 y 22.31, 36.59, respectivamente.

Se observa que existe un incremento de este valor desde el tallo principal hacia las ramas.

8. DIMENSIONES DE VASOS

A. Longitud de vasos

a. Inyección de pintura de látex

La longitud máxima de vasos observada por este método fue muy variable en cada especie y aún dentro de cada individuo (Fig. 27). Algunas lianas colectadas permitieron, por su longitud, obtener 2 ó 3 medidas en cuanto a la

INYECCIÓN DE PINTURA

C. microcarpa
 C. sicyoides
 C. gossypifolia
 V. trilifolia

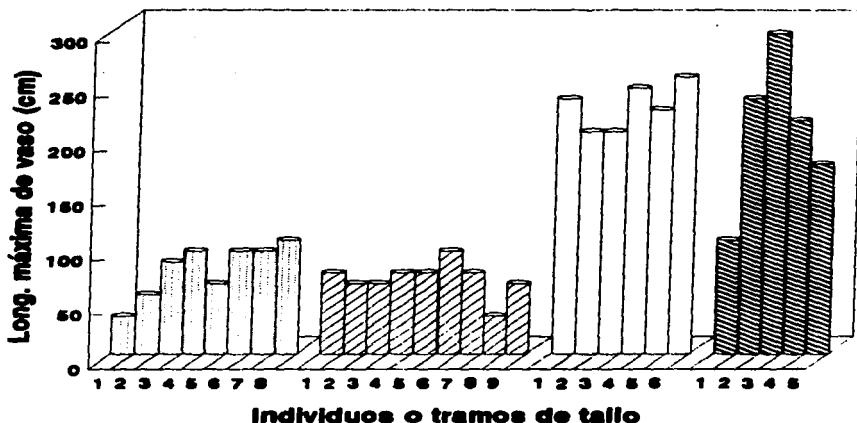


Fig. 27. Longitud máxima de vasos para vitáceas de Los Tuxtlas, obtenida por el método de inyección de pintura. Con este procedimiento se observan dos categorías de longitud máxima de vaso, las cuales tienen relación con las estrategias de supervivencia de cada una de las especies.

longitud de vasos (Fig. 28). Los resultados promedio de longitud máxima y frecuencias de longitud de vasos, obtenidos para cada especie, se muestran en la tabla (8). En promedio, la mayor longitud de vasos se encontró en *C. gossypifolia* con un valor de 2.33 m (2.10 a 2.60 m). En *V. tillifolia* se encontró de 2.10 m (1.80 a 3.00 m). *C. microcarpa* y *C. sicyoides* presentan los promedios más bajos, de 0.84 m (0.40 a 1.10 m) y 0.74 m (0.40 a 1.00 m), respectivamente. Sin embargo, en tallos individuales, la máxima longitud de vasos para *V. tillifolia* casi alcanzó los 3.00 m, siguiéndole *C. gossypifolia* con 2.55 m. Los tallos de *C. microcarpa* y *C. sicyoides* no alcanzaron vasos más largos que 1.10 m.

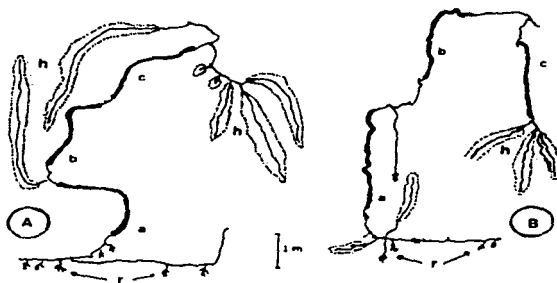


Fig. 28. Lianogramas de *C. gossypifolia* (G9 A y B). Se muestra la longitud máxima de vaso a lo largo del tallo. A: Inyección de pintura; a) 2.45 m, b) 2.25 m, c) 2.55 m; B: Inyección de aire; a) 2.95 m, b) 2.50 m, c) 2.30 m. r: raíces, h: área foliar.

b. Inyección de aire

Con la inyección de aire se obtuvieron datos de longitud máxima de vasos un poco mayores que por inyección de pintura (Fig. 29). En promedio, *V. tillifolia* y *C. gossypifolia* tienen los valores más altos con 2.86 m (1.49 a 3.95 m) y 2.37 m (1.89 a 2.95 m) respectivamente; mientras que *C. sicyoides* tiene 2.06 m (1.31 a 3.35 m) y *C. microcarpa* 1.68 m (1.11 a 3.09 m) (Tabla 9).

En términos generales, se observa una longitud máxima de vasos de 3 a 4 m para las 4 especies con la inyección de aire, mientras que con la de pintura de 1 a 3 m (Tabla 10).

En resumen, *V. tillifolia* y *C. gossypifolia* se muestran como especies con mayor longitud máxima de vasos (2.60 a 3.95 m); en tanto que, *C. microcarpa* y *C. sicyoides* como especies con menor longitud máxima de vasos (1.00 a 3.35 m).

c. Frecuencia de longitud de vasos

Como resultado de la inyección de pintura, se pudo obtener la distribución de frecuencias de longitud de vasos a través del tallo de cada una de las especies. Las curvas de distribución presentan un sesgo (inclinación) hacia la izquierda indicando que los vasos cortos son más frecuentes que los largos. El 80 % de los vasos en *C. microcarpa* y *C. sicyoides* tienen una longitud menor a 0.40 y 0.30 m respectivamente; mientras que el 85 % de ellos en *C. gossypifolia* y *V. tillifolia* son menores a 0.80 y 0.90 m respectivamente (Fig. 30). Los vasos más largos encontrados para cada una de las especies sólo están representados en un 1 a 8 %.

INYECCIÓN DE AIRE

C. microcarpa
 C. gossypifolia
 C. skyoides
 V. thilifolia

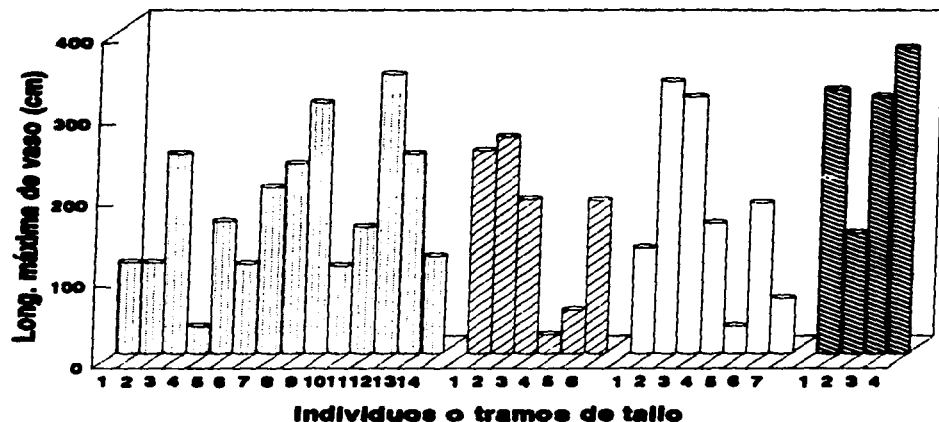


Fig. 29. Longitud máxima de vasos para vitáceas de Los Tuxtlas, obtenida por el método de inyección de aire. Esta técnica muestra una gran variación en cuanto a la longitud del vaso más largo, pero uniforme para las cuatro especies.

Tabla 8. Frecuencias de longitud de vasos (%).
Método: Inyección de pintura de látex.

Clases de longitud (CM)	Especies			
	<i>C. microcarpa</i>	<i>C. gossypifolia</i>	<i>C. sicyoides</i>	<i>V. tillifolia</i>
10	21.00	25.83	40.77	22.90
20	17.97	8.28	22.88	18.15
30	25.67	7.91	18.26	18.00
40	15.90	6.30	3.16	4.33
50	7.82	11.13	4.32	4.33
60	2.05	5.97	4.35	3.43
70	1.70	9.84	3.92	6.23
80	2.43	8.36	0.66	5.88
90	4.67	4.88	0.66	5.51
100	0.68	3.05	0	4.62
110	0	1.70		5.12
120		1.74		0.57
130		1.74		0.34
140		0.23		0.33
150		1.59		0.33
160		0.14		0.38
170		0.32		0.34
180		0.22		0.26
190		0.18		0.11
200		0.14		0.06
210		0.05		0.11
220		0.15		0.08
230		0.10		0.02
240		0.12		0
250		0.04		0
260		0		0
270				0
280				0.05
290				0.05
300				0
n	8	8	8	5
\bar{x}_{max}	0.64	2.33	0.74	2.10
C.V.	29.12	8.87	21.38	33.67
Rango	0.70	0.50	0.80	1.90

C.V.: coeficiente de variación; n: número de muestras; \bar{x}_{max} : promedio de longitud máxima.

Tabla 9. Longitud máxima de vasos (m).
Método Pneumático.

Diam. tallo (mm)	Especies			
	<i>C. microcarpa</i>	<i>C. gossypifolia</i>	<i>C. sicyoides</i>	<i>V. tiliifolia</i>
6	(0.34)			3.85
7				2.54 3.25
8	1.11	1.89		2.42
9	1.58 1.63	(0.54)	1.86	1.48 3.07
10	(1.20)		3.16	2.09 2.69
11	1.08 2.05	2.23		2.35
12	2.34 (2.46) 3.09	2.45 2.95		3.76
13			1.45 1.70	
14			3.35	2.69
15		(0.24)	(0.69)	3.76
16				3.17
17	(3.44)	1.81		
18		2.50 2.67		
19	1.12 1.13			
20			1.61	
21			(0.34) 1.31	
22				
23				
24				
25				2.57

Tabla 10. Longitud máxima de vasos (m) por los métodos de inyección de pintura y aire.

Método de inyección	Especies			
	<i>C. microcarpa</i>	<i>C. gossypifolia</i>	<i>C. sicyoides</i>	<i>V. tilifolia</i>
Pintura	1.10	2.60	1.00	3.00
Aire	2.34	2.95	3.35	3.95

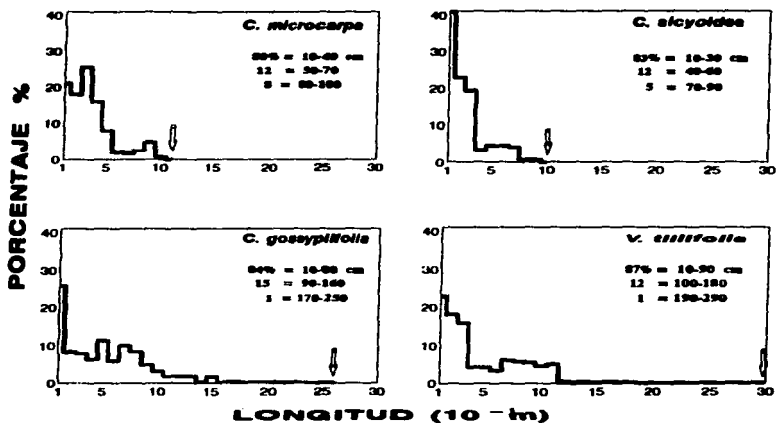


Fig. 30. Distribución de la longitud de vasos en las cuatro especies estudiadas. Las flechas indican el vaso más largo para cada especie obtenido por el método de inyección de pintura. El porcentaje en el eje de las ordenadas es para cada clase de longitud (10 cm). En el eje de las abscisas, las frecuencias se reunieron y sumaron en tres grupos de clases, las cuales se muestran dentro de la gráfica con sus respectivos rangos de longitud.

B. Diámetro de vasos

Las vitáceas de Los Tuxtlas, Ver., muestran un marcado dimorfismo de vasos. Un muestreo aleatorio de los dos tipos de vasos muestran, por separado, una distribución normal de los diámetros (Fig. 31). Si se grafican en conjunto, se ve claramente la tendencia de un mayor número de vasos angostos. Esto queda de manifiesto en los resultados que se obtuvieron a partir del análisis de la K_n teórica. Los vasos conductores, teñidos de safranina, fueron principalmente los de menor diámetro y los más abundantes, al menos en el caso de *C. sicyoides* y *C. gossypifolia* (Figs. 32 y 33). Los vasos amplios tienen un diámetro de 150 a 500 μm y se presentan en un 20 a 40 % en *Cissus*, en tanto que los angostos van de 30 a 150 μm y se encuentran en un 60 a 80 % en el mismo género. En *Vitis*, el porcentaje de los vasos angostos con respecto a los anchos está invertido, se encuentran más angostos, hasta con un 60 % (Tabla 3).

De manera particular para cada segmento de tallo estudiado, la frecuencia del diámetro de los vasos conductores hacia la base del tallo corresponde a los más anchos; mientras que hacia la punta son más frecuentes, pero poco numerosos, los vasos angostos como conductores.

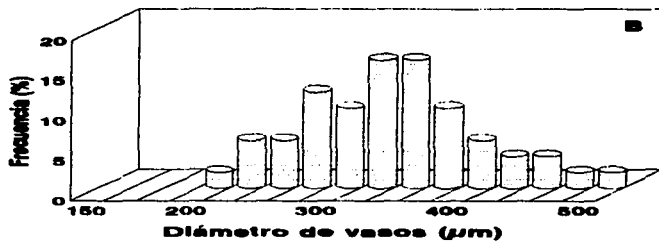
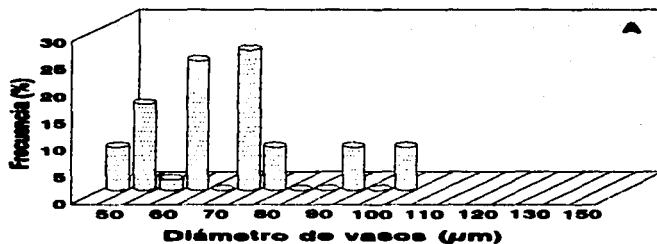


Fig. 31. Frecuencias del diámetro de vasos en *C. microcarpa*. A: vasos angostos, con rango de 30 a 150 μm ; B: vasos anchos, con rango de 150 a 500 μm . Se midieron 100 vasos para cada tamaño.

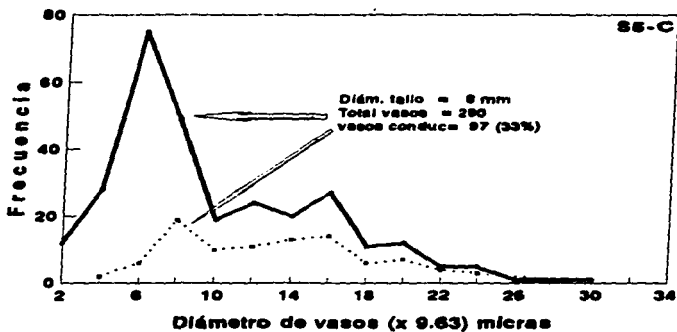


Fig. 32. Distribución de diámetro de vasos en *C. sicyoides*, donde se muestra el total de vasos del xilema (línea continua) y los vasos conductores (línea punteada) para el segmento 1. Es notable la abundancia de vasos angostos, los que en su mayor parte no intervienen en la conducción.

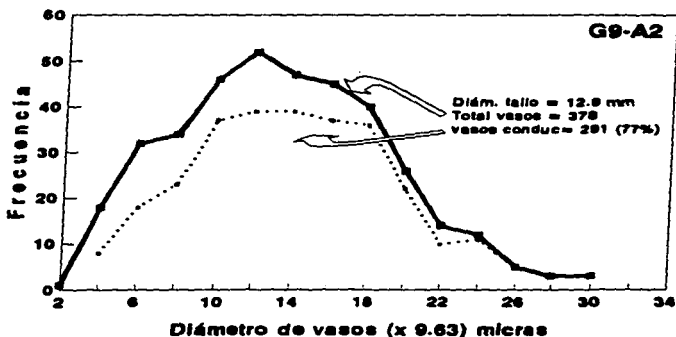


Fig. 33. Distribución de diámetros de vaso en *C. gossypifolia*, mostrando la frecuencia de vasos conductores (línea punteada), con respecto al total de los vasos presentes en el xilema (línea continua) del segmento 2. Se observa que los vasos mayores a 180 μ m de diámetro, casi todos son conductores.

IV. DISCUSIÓN

1. ANATOMÍA

Como parte del hábito trepador, en las vitáceas se observa una variante del cámbium vascular que produce una estructura anatómica anómala, muy particular, del xilema secundario. Los tallos marcadamente elípticos en sección transversal, el xilema secundario en placas radiales longitudinales (debido a la falta de lignificación en la pared celular de las células parenquimáticas radiales) y la presencia de zonas "fibrosas" dispersas en el parénquima abundante, son las características anatómicas más comunes presentes en las vitáceas estudiadas. Estas características coinciden con el tipo de variante del cámbium vascular que Carlquist (1988) denomina como "cámbium normal en productos pero anormal en conformación o dispersión".

En primer término, el tallo elipsoide como se ve transversalmente, se debe fundamentalmente a la diferente velocidad de crecimiento de los tejidos vasculares, en las zonas designadas en este trabajo como área mayor y área menor. Como consecuencia de este tipo de crecimiento, el número y diámetro de los vasos del tejido conductor en el área menor se ve reducido. Este fenómeno representa una adaptación para el logro de mayor adherencia hacia las plantas tutoras, en un movimiento elíptico ascendente (Lacroix y Posiuszny, 1989). Finalmente, cuando el tallo alcanza una cierta madurez, restaura su circularidad al dilatarse radialmente el parénquima apotraqueal del xilema secundario en estas áreas. La existencia de diferentes áreas con características muy particulares ha sido citada como "zonación" por D'Ambroggio (1982), la cual es más notable en *Cissus*.

La disposición radial de los vasos acompañados por radios anchos y muy altos, con numerosas series de células de pared no lignificada, ocasionan que el xilema se muestre como una serie de placas longitudinales radiales. De acuerdo con las observaciones de Zimmermann y Jeje (1981), éste es un aspecto de compartimentación del xilema que le permite cierta seguridad y estabilidad en el transporte de agua.

En las especies estudiadas del género *Cissus*, el tejido más abundante es el parénquima apotraqueal y los elementos imperforados (fibrotraqueidas) se localizan en paquetes dentro del mismo, rodeando a los vasos. Carlquist (1988, 1991) ubica a esta distribución de los elementos fibrosos como un patrón de restricción de vasos, donde los vasos, por estar rodeados de una envoltura de fibras, raramente se encuentran en contacto con células de parénquima axial y radial. En *C. microcarpa*, *C. sicyoides* y *C. gossypifolia* el patrón de restricción de vasos es aún más particular, puesto que estas especies presentan una capa de células parenquimáticas entre la pared del vaso y la envoltura de fibras. La presencia de estas células de parénquima paratraqueal podría estar relacionada, como lo sugiere Canny (1995), con el ascenso de la savia por medio de potenciales hídricos y con la formación de tálides como un mecanismo de seguridad contra daños físicos y biológicos (Bonsen y Kucera, 1990).

Aunque la estructura anatómica en las cuatro especies es muy similar, a nivel de género se observan algunas diferencias. Mientras *Cissus* spp. presentan sus fibras rodeando a los vasos, las fibras en *Vitis tillifolia* se encuentran distribuidas de manera dispersa, ocupando la mayor parte del volumen del xilema y proporcionando además una consistencia más leñosa al tallo, en comparación con las otras especies. *C. microcarpa* y *C. sicyoides* exhiben una anatomía muy semejante, principalmente por los vasos que en su mayoría son solitarios; mientras

que *C. gossypifolia* y *Vitis tiliifolia* presentan los vasos agregados. Aunque las plantas estudiadas presentan estas similitudes, cada una de las especies es característica en su anatomía. *C. microcarpa* difiere de las otras especies estudiadas de *Cissus* por la presencia de una envoltura externa de parénquima apotraqueal cristalífero (Fig. 18-B) que rodea a los haces de fibras y vasos y porque el parénquima apotraqueal del xilema menor se expande radialmente recuperando la circularidad del tallo para permitir alcanzar mayor diámetro. *C. gossypifolia* presenta el mayor diámetro de vasos y sus vasos angostos están agregados; sus radios son de gran amplitud con un mayor número de series. *C. sicyoides* presenta una envoltura de parénquima cristalífero, después de las fibras, pero no se observa la expansión de las células apotraqueales del xilema menor; además, esta especie tiene en promedio el menor diámetro de vasos y es la única en que se presentan células erectas en los radios. Como se dijo antes, *Vitis tiliifolia* tiene una estructura anatómica que corresponde a la generalidad presente en los árboles, desde el punto de vista de distribución de los tejidos; las fibrotraqueidas están distribuidas de manera abundante, formando la masa de tejido xilemático; los vasos escasamente presentan parénquima paratraqueal y son más abundantes los vasos angostos, siendo éstos más largos que aquellos que se encuentran en *Cissus* spp. También, al igual que en *C. gossypifolia* son más comunes los vasos agregados.

Por otra parte, se observó que *C. microcarpa* y *C. sicyoides* comparten la misma estrategia de sobrevivencia. Se les encuentra principalmente en lugares perturbados, donde los daños físicos al tallo son frecuentes, de tal forma que se convierten fácilmente en hemiepífitas secundarias por un tiempo (Putz y Holbrook, 1986), cuando por algún corte del tallo pierden contacto con el suelo, generando abundantes raíces aéreas, las cuales al llegar al suelo restablecen el contacto con

el agua y minerales. Para que esto suceda, la anatomía de la especie entra en juego. La vulnerabilidad de los vasos es disminuida por la formación de tálides, a la vez que se exuda a través de la herida un mucílago que al ocluir los vasos, evita la desecación de los tejidos y los protegen contra infección por patógenos (Rittinger y cols., 1987). Esto le va a permitir a la liana seguir viviendo mientras no tenga contacto con el suelo, estado que puede durar entre 1 y 3 meses, dependiendo de las condiciones climáticas.

Un hecho que no debe pasarse por alto y que está muy relacionado con las estrategias de sobrevivencia de las plantas, es el de la compartimentación. Los árboles han sobrevivido gracias a que su evolución ha hecho de ellos unos organismos altamente compartimentados (Shigo, 1985a). Esto se ha dado por la necesidad de defenderse contra daños mientras están fijos al suelo. Se dice que cada año crece un nuevo árbol sobre el viejo, por lo que los anillos de crecimiento son compartimentos que se encuentran limitados por gruesas fibras de madera tardía. Los radios de parénquima forman otros compartimentos, mientras que las células longitudinales, traqueidas, vasos y fibras lo son a un nivel más pequeño entre los radios. Esto da como consecuencia una jerarquía de compartimentos. Shigo (1984, 1985a) indica que los árboles responden a daños o infección por compartimentación, la cual da a los árboles la oportunidad de sobrevivir por largos períodos bajo el estrés de estos daños e infecciones.

En las lianas, además se presentan otros niveles de compartimentación, dentro de los cuales están las cuñas y los anillos concéntricos de floema incluido. Estos compartimentos se originan de las variantes cambiales (Carlquist, 1988). También se ha hecho referencia al dimorfismo de vasos como un aspecto de compartimentación.

En las vitáceas estudiadas se han encontrado todos los niveles de

compartimentación antes citados; algunos menos desarrollados como el de los anillos de crecimiento, pero otros, como los radios muy elaborados, que sólo permiten la comunicación entre haces vasculares radiales a nivel de los nudos (Figs. 15 y 16). Los nudos en el tallo de estas especies son muy notables y son los sitios donde se originan hojas, zarcillos y ramas. De acuerdo a Tyree y Ewers (1991), la inserción de hojas y ramas al tallo (y en consecuencia, los nudos) se consideran como constricciones hidráulicas. En estas zonas, el arreglo de las células impide que haya una conducción directa, de entrenudo a entrenudo y de tallo a rama (Shigo, 1985b). Este hecho permite suponer que se presente cierta interferencia en la conducción y, que además, los entrenudos funcionen como otro nivel en la compartimentación.

2. CONDUCTIVIDAD

El movimiento del agua a través de la planta puede estar sujeto a muchos factores, algunos de los cuales ya han sido estudiados; sin embargo, los factores más determinantes están dados por la construcción del tejido conductor (Helikvist, Richards y Jarvis, 1974; Tyree, Caldwell y Dainty, 1975; Zimmermann, 1978; Tyree y cols., 1983; Ewers y Zimmermann, 1984a, 1984b; Tyree, 1988). Anatómicamente, muchas especies muestran estrategias especiales que les permiten minimizar las pérdidas de agua en momentos de estrés (condiciones desfavorables), ya sea por reducción del número de hojas o por bloqueo de los vasos leñosos durante daños causados al xilema. Además, la presencia de cristales de cualquier tipo intervienen en la estabilización del contenido de humedad dentro del tallo, vía presión osmótica.

A. Conductividad hidráulica (K_h)

Como se comentó en los resultados, la K_h observada es mayor en el tallo, principalmente por la parte basal de la liana y va disminuyendo hacia arriba, hasta los ápices. Generalmente el tallo de la liana se mantiene en un diámetro casi constante en toda su extensión; sin embargo, se puede apreciar ligeramente mayor hacia la base. Con respecto a este diámetro, la conductividad hidráulica (K_h) se presenta en una relación directa, al mismo tiempo que lo hace con el número y diámetro de los vasos conductores del segmento estudiado (Fig. 33). En términos generales, éste es el aspecto de los tallos de las vitáceas estudiadas; sin embargo, de las observaciones realizadas durante la colecta se encontró que en *C. microcarpa*, *C. sicyoides* y *C. gossypifolia* el crecimiento no es continuo a lo largo del tallo, presentándose ocasionalmente diámetros menores hacia su base, con respecto a la parte media. Se vió que en ocasiones al presentarse un nuevo periodo de crecimiento, algunas raíces adventicias aéreas se desarrollan hasta llegar al suelo. Al penetrar el suelo, estas raíces comienzan a funcionar como rutas anexas para el suministro de agua. De esta manera, las ramas que son suministradas directamente por estas raíces, tienen un mayor desarrollo que aquellas del tallo inmediatamente anterior. Por esta razón, al medir la conductividad hidráulica de un segmento de tallo anterior a estas raíces, es menor que aquella del tallo más reciente (ver Figs. 34a a 39a). Estas observaciones permiten considerar a las especies de *Cissus* como hemiepífitas secundarias (Putz y Holbrook, 1986), pues en algún momento de su vida, el tallo pierde contacto con el suelo dependiendo únicamente de las raíces aéreas para su sobrevivencia.

Otra manera de interpretar los resultados es calculando la eficiencia hidráulica o conductora de cada uno de los segmentos de tallo estudiados, en

términos del número y diámetro de los vasos conductores, como se explica en la metodología. La eficiencia representa el uso óptimo del sistema hidráulico para la conducción de agua. En las vitáceas de Los Tuxtlas, se observa una eficiencia baja, de alrededor del 20 %, aunque no se observa una exacta congruencia entre los datos de K_h y la eficiencia para tallos y ramas de estas vitáceas (Tabla 6). Esto es, que al contrario de la conductividad hidráulica, se presenta mayor eficiencia en las ramas que en los tallos (ver S3-B1, S3-B2 de la Fig. 36c). Pero esta condición no es general, ya que en algunos individuos la eficiencia es irregular a lo largo de la liana (S3-A de la Fig. 36a). Estas irregularidades y la menor eficiencia de las porciones basales de los tallos puede explicarse en términos anatómicos. El contacto íntimo entre la envoltura de células parenquimáticas paratraqueales y los vasos, promueven la formación de tílides cuando el tallo sufre un daño mecánico (Fig. 20 A y B). La presencia de grandes punteaduras en la pared de los vasos permite que en la planta intacta existan fluctuaciones de presión hidrostática a lo largo y en el interior de los vasos; estas a su vez, son transmitidas a las células de contacto del parénquima paratraqueal adyacente, las cuales cambian su presión osmótica a través de la entrada y salida de sucrosa. Cuando el tallo sufre algún daño, la liberación de azúcares no se logra efectuar, de tal forma que la presión osmótica de las células de contacto aumenta y provoca que la pared de estas células sea empujada hacia el interior de los vasos, originándose las tílides (Čzaninsky, 1977; Bonsen y Kůčera, 1990). Las tílides funcionan entonces como una barrera contra patógenos y para evitar embolismos. Pero como las tílides se encuentran bloqueando el lúmen de los vasos, también se bloquea el paso de líquidos usados experimentalmente.

En las vitáceas estudiadas son muy frecuentes las tílides y éstas pueden ser la razón para explicar las bajas eficiencias en la conducción del agua. Además,

los resultados sobre mayor eficiencia en ramas permiten suponer que en éstas hay menos producción de tálides o que los mecanismos por los cuales se forman, aún no están bien desarrollados.

Sin embargo, en términos generales, se puede decir que la mayor eficiencia hidráulica para tallos, se encuentra en *C. microcarpa* y *C. sicyoides*.

B. Conductividad específica (K_e)

Mientras que la conductividad hidráulica (K_h) se presenta en valores absolutos, la conductividad específica (K_e) se expresa en valores relativos, en términos de eficiencia del xilema por área en sección transversal. Por esta razón, en los resultados se hace evidente que los tallos principales son menos eficientes en el transporte de agua que las ramas más alejadas a éste. Esto puede causar confusión debido a que la K_h es mayor hacia la base de los tallos y se debería esperar una mayor eficiencia en estos sitios. Sin embargo, la expresión relativa en términos de conducción por área de xilema, nos aclara que es de la eficiencia del xilema de la cual estamos tratando, y que por lo tanto, es menor en este caso. La disminución de los valores de K_e hacia las ramas, indican que existe cada vez mayor cantidad de xilema con respecto a la cantidad de agua que está conduciendo; a medida que avanzamos hacia los ápices de la liana encontramos menos eficiencia conductora del xilema. Lo que sucede es que en tales regiones el xilema está compuesto de pocos vasos muy estrechos, de los cuales no todos son conductores, como se observa en la Fig. 12. Los resultados concuerdan con los de Zimmermann (1978), quien encontró que los gradientes de presión debido a la resistencia al flujo son mayores a lo largo de las ramas que a lo largo del tallo. Esta resistencia es consecuencia de las características anatómicas antes

señaladas. Además, esta situación confirma el que se presente menor conductividad hidráulica en las ramas que en los tallos, como se encontró en este estudio.

C. Conductividad específica foliar (CEF)

Si la CEF expresa la suficiencia hidráulica del xilema en cuanto a la cantidad de hojas a las que suministra agua, un tallo con mayor área foliar exhibirá un valor menor de CEF (o insuficiencia del xilema) que otro con menor área foliar, del mismo diámetro. En el caso particular de las lianas, su hábito permite desarrollar una mayor área foliar por arriba del dosel que cualquier otra forma de vida; ésto, aunado al tallo delgado, ocasiona que las lianas siempre muestren valores de CEF bajos. La existencia de valores mayores de CEF en el tallo principal de *C. microcarpa* y *C. gossypifolia*, se debe principalmente a que estas dos especies tienen tallos largos con una defoliación natural hacia las partes basales, como en todas las lianas, quedando hojas sólo en las ramas de formación más reciente. Sin embargo, en estas especies se conserva una porción de hojas considerablemente menor en la parte basal de los tallos principales que para las ramas de menor diámetro.

Por la misma razón, los tallos de *C. sicyoides* y *V. tiliifolia* presentan valores menores que las ramas, debido a que conservan más las hojas y ramas cercanas al tallo principal, dando lugar a una insuficiencia del xilema del tallo para tal cantidad de hojas. Sin embargo, debe quedar claro que esta situación se debe principalmente a la defoliación natural de estas lianas, lo cual depende de las condiciones microambientales donde se desarrollen.

D. Valor de Huber (VH)

Este parámetro indica la relación que existe entre el área de xilema conductor y el área foliar a la que este xilema le suministra el agua, por lo que a mayor área foliar, el valor de Huber será menor. Esto es, que hacia los ápices de las ramas habrá menos hojas y el VH será mayor si el área de xilema transversal se mantiene constante. En las cuatro especies estudiadas se observa esta tendencia.

A lo largo del tallo, las hojas se van distribuyendo hasta la parte distal en las puntas de las ramas. Según Leonardo Da Vinci en su nota NQ 394 (Richter, 1970) "Todas las ramas de un árbol tomadas a cualquier altura, si se juntan, son iguales en grosor al tronco inmediatamente bajo de ellas" y lo mismo puede suceder para el flujo de agua a través del tallo. Shinozaki y cols. (1964), explican ésto último con su teoría del modelo capilar. Con esta teoría se ve a la planta como un ensamblaje de unidades capilares, cada una de las cuales suministra a unidades de hojas.

La observación de Da Vinci ha sido uno de los principios básicos del diseño de construcción de los árboles, aunque no del todo correcto, ya que si el área transversal del tallo es igual a la suma del área de todas las ramas por encima de él, entonces el valor de Huber sería el mismo a diferentes alturas del tallo principal, puesto que se estaría considerando cada vez menor área transversal y menor área foliar para cada rama. Como el diámetro del tallo va disminuyendo hacia las ramas, a la vez que el área foliar, tendríamos una relación entre área de xilema y área foliar (HV) de la misma magnitud para un segmento determinado del tallo. En las lianas, cuyo tallo es largo y delgado existe muy poca diferencia en su diámetro a distancias de 10 m ó más y sus hojas se llegan a encontrar muy por arriba del origen de las ramas. Esto conduce a que el HV pueda ser casi del

mismo valor a largas distancias. Esto es así en algunos casos, pero hay muchas excepciones. El valor de Huber disminuye o aumenta hacia el ápice del árbol o liana. En *C. microcarpa*, *C. sicyoides* y *C. gossypifolia* el VH encontrado sufre un aumento hacia las ramas terminales (Figs. 34-39), fenómeno que Huber (1928) resaltó como una interesante expresión de dominancia apical en donde el líder se ve favorecido con un mejor sistema de suministro de agua que las ramas más bajas. Esta ventaja permite que los meristemos apicales de las ramas distales sean los últimos afectados en caso de una sequía (Zimmermann y Brown, 1971; Zimmermann, 1978).

De los resultados obtenidos para la conductividad hidráulica se hace notar que la agrupación de los datos se hizo para fines prácticos, aunque no es conveniente hacerlo. Los resultados que se observaron para cada uno de los individuos de cada especie, si bien presentan el mismo comportamiento en general, debe tomarse en cuenta que en lo particular están en función de toda una serie de condiciones que se presentaron durante el crecimiento de ese individuo o segmento de tallo en particular.

Si analizamos un individuo en particular, por ejemplo *C. microcarpa* M2-A (Fig. 34a), observamos que el diámetro del tallo disminuye ligeramente hacia el extremo apical y lo mismo debe suceder con la K_h , puesto que ésta está en función del número y diámetro de vasos, los cuales son más abundantes y de mayor diámetro hacia la base, como se observa en las gráficas; sin embargo, el segmento 4, que tiene un diámetro mayor que el segmento 5, presenta una K_h menor. Lo anterior se puede interpretar en términos de eficiencia ya que el segmento 5 tiene que suministrar agua a las hojas que aún están presentes en esa rama, mientras que la rama donde se encuentra el segmento 4 carece de

hojas. La K_s del segmento 4, que también indica el grado de porosidad, es menor que la del segmento 5; pero como está en función de la K_h , no quiere decir que tenga pocos poros, sino más bien, que éstos se encuentran obstruidos por tñlides y ya no son funcionales; esto es, que el xilema, aún siendo mayor en este segmento de tallo, es menos eficiente que en el segmento 5, como se observa en M2-A4 de la Fig. 34a. La misma situación puede observarse en las gráficas S3-A7, S3-A8 y S3-A9 de la Fig. 36c. Los valores de conductividad que hemos analizado, muestran la intervención de la estructura anatómica como parte importante del sistema de conducción. En este caso, para impedir la pérdida de agua en un tallo traumatizado, se recurre a la presencia de los nudos como un aspecto de la compartimentalización y con la formación de tñlides.

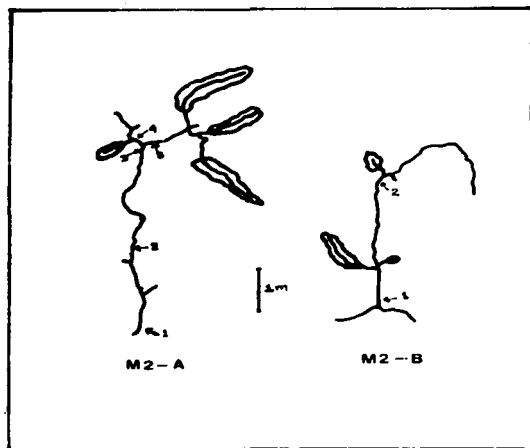


Fig. 34a. Lianograma de *C. microcarpa* (M2-A, M2-B) que muestra donde fueron tomados los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica. A la derecha se dan los valores hidráulicos para cada segmento. D: diámetro del segmento de tallo; K_s : conductividad hidráulica; K_f : conductividad específica foliar; CEF: conductividad específica de Huber; VH: valor de Huber; Efc: eficiencia hidráulica.

M2-A5. D = 9.8
 K_s = 5.9
 K_f = 2.4
 CEF = 14.1
 VH = 58.1
 Efc = 4221.4

M2-A4. D = 11.5
 K_s = 3.2
 K_f = 0.9
 CEF = 91.4
 VH = 953.0
 Efc = 176.2

M2-A3. D = 12.8
 K_s = 14.3
 K_f = 3.8
 CEF = 31.8
 VH = 88.8
 Efc = 293.0

M2-A2. D = 14.0
 K_s = 15.8
 K_f = 3.3
 CEF = 34.8
 VH = 108.7
 Efc = 20.8

M2-A1. D = 15.1
 K_s = 48.1
 K_f = 8.5
 CEF = 108.2
 VH = 112.0
 Efc = 37.1

M2-B2. D = 11.1
 K_s = 4.1
 K_f = 1.2
 CEF = 102.2
 VH = 888.0
 Efc = 7.9

M2-B1. D = 10.0
 K_s = 8.8
 K_f = 2.7
 CEF = 28.9
 VH = 108.8
 Efc = 8.4

UNIDADES

D = mm
 K_s = 10^{-7} (m²/m²·s)
 K_f = 10^{-4} (m²/m²·s)
 LHC = 10^{-7} (m²/m²·s)
 VH = 10^{-6} (m²/m²)
 Efc = %

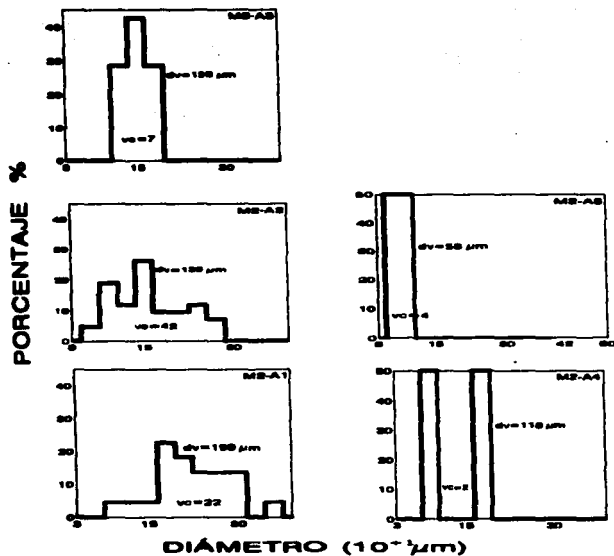
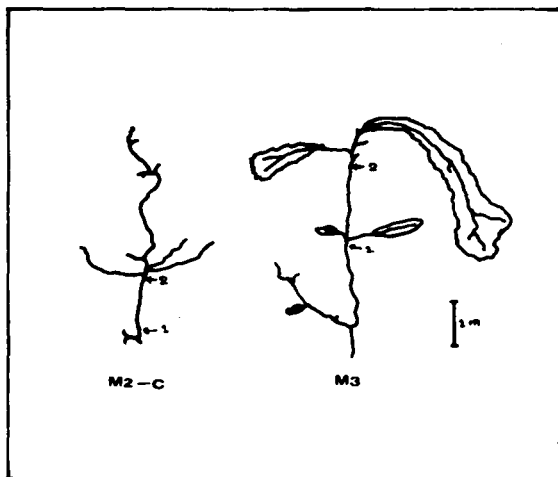


Fig. 34b. Distribución del diámetro de vasos conductores en *C. microcarpa* (M2-A). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 34a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_h teórica.



M3-2. D = 9.4
 $K_h = 37.8$
 $K_s = 14.5$
 CEF = 51.7
 VH = 35.5
 Efc = 14.9

M3-1. D = 7.1
 $K_h = 33.2$
 $K_s = 15.4$
 CEF = 39.6
 VH = 25.7
 Efc = 20.4

M2-C2. D = 11.1
 $K_h = 6.1$
 $K_s = 1.4$
 CEF = 24.1
 VH = 197.7
 Efc = 12.1

M2-C1. D = 6.8
 $K_h = 3.7$
 $K_s = 3.0$
 CEF = 14.7
 VH = 48.3
 Efc = 10.8

Fig. 35a. Lianograma de *C. microcarpa* (M2-C, M3) que muestra donde fueron tomados los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica. A la derecha se dan los valores hidráulicos para cada segmento. D: diámetro del segmento de tallo; K_h : conductividad hidráulica; K_s : conductividad específica foliar; CEF: conductividad específica foliar; VH: valor de Huber; Efc: eficiencia hidráulica.

UNIDADES

D = mm
 $K_h = 10^{-7} \text{ m}^4 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$
 $K_s = 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$
 LFC = $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$
 HV = $10^{-6} \text{ (m}^2/\text{m}^2)$
 Efc = %

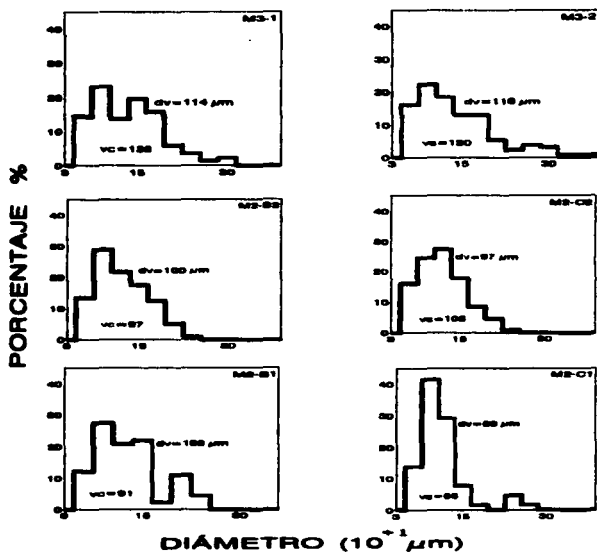
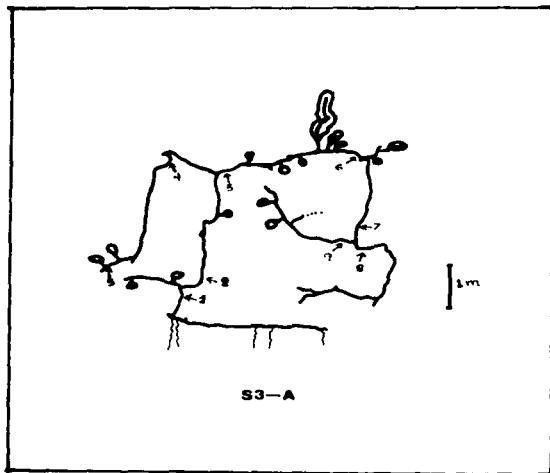


Fig. 35b. Distribución del diámetro de vasos conductores en *C. microcarpa* (M2-B, M2-C, M3). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 35a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_h teórica.



S3-A5.	D	=	12.8	S3-A10.	D	=	13.6
	K _s	=	18.2		K _s	=	14.2
	K _f	=	2.2		K _f	=	1.8
	CEf	=			CEf	=	
	VH	=	8.6		VH	=	8.7
	Efc	=			Efc	=	
S3-A4.	D	=	12.2	S3-A9.	D	=	11.7
	K _s	=	58.3		K _s	=	17.0
	K _f	=	8.0		K _f	=	2.8
	CEf	=			CEf	=	
	VH	=	7.1		VH	=	4.4
	Efc	=			Efc	=	
S3-A3.	D	=	15.8	S3-A8.	D	=	13.8
	K _s	=	107.9		K _s	=	8.2
	K _f	=	8.1		K _f	=	1.0
	CEf	=			CEf	=	
	VH	=	18.2		VH	=	3.8
	Efc	=			Efc	=	
S3-A2.	D	=	15.3	S3-A7.	D	=	15.8
	K _s	=	108.0		K _s	=	47.3
	K _f	=	9.0		K _f	=	4.3
	CEf	=			CEf	=	
	VH	=			VH	=	
	Efc	=	10.4		Efc	=	7.5
S3-A1.	D	=	22.0	S3-A6.	D	=	15.8
	K _s	=	188.8		K _s	=	50.2
	K _f	=	8.5		K _f	=	4.4
	CEf	=			CEf	=	
	VH	=			VH	=	
	Efc	=	4.4		Efc	=	8.8

Fig. 36a. Lianograma de *C. sicyoides* (S3-A) que muestra donde fueron tomados los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica. A la derecha se dan los valores hidráulicos para cada segmento. D: diámetro del segmento de tallo; K_s: conductividad hidráulica; K_f: conductividad específica; CEF: conductividad específica foliar; VH: valor de Huber; Efc: eficiencia hidráulica.

UNIDADES

D	=	mm
K _s	=	10 ⁻⁷ g cm ⁻¹ s ⁻¹
K _f	=	10 ⁻⁹ g cm ⁻¹ s ⁻¹
CEf	=	10 ⁻⁷ g cm ⁻¹ s ⁻¹
VH	=	10 ⁻⁶ g cm ⁻¹ s ⁻¹
Efc	=	%

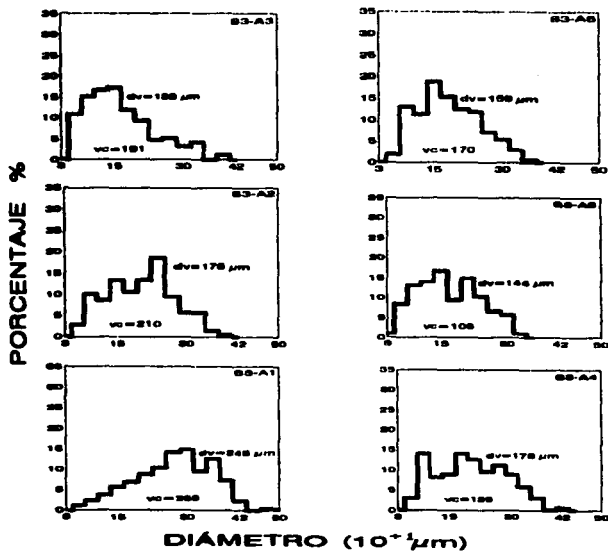


Fig. 36b. Distribución del diámetro de vasos conductores en *C. sicyoides* (S3-A). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 36a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_h teórica.

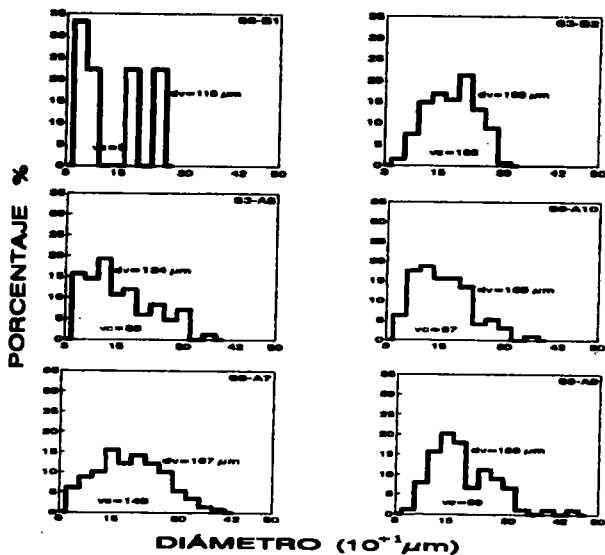
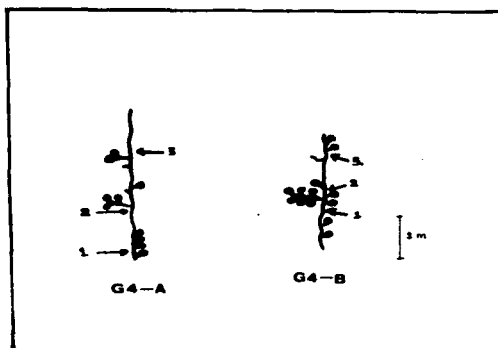


Fig. 36c. Distribución del diámetro de vasos conductores en *C. sicyoides* (S3-A, S3-B). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 36a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_h teórica.



G4-B3.	D =	8.6
	K_h =	0.1
	K_s =	0.1
	CEf =	
	VH =	
	Efc =	8.1
G4-B2.	D =	8.7
	K_h =	8.7
	K_s =	5.4
	CEf =	
	VH =	
	Efc =	21.6
G4-B1.	D =	9.4
	K_h =	7.5
	K_s =	4.3
	CEf =	
	VH =	
	Efc =	7.2
G4-A3.	D =	6.8
	K_h =	2.8
	K_s =	4.2
	CEf =	
	VH =	
	Efc =	18.3
G4-A2.	D =	9.5
	K_h =	16.8
	K_s =	10.5
	CEf =	
	VH =	
	Efc =	17.2
G4-A1.	D =	9.8
	K_h =	15.7
	K_s =	9.4
	CEf =	
	VH =	
	Efc =	8.6

Fig. 37a. Lianograma de *C. gossypifolia* (G4-A, G4-B) que muestra donde fueron tomados los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica. A la derecha se dan los valores hidráulicos para cada segmento. D: diámetro del segmento de tallo; K_h : conductividad hidráulica; K_s : conductividad específica; CEF: conductividad específica foliar; VH: valor de Huber; Efc: eficiencia hidráulica.

UNIDADES

D	=	mm
K_h	=	$10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$
K_s	=	$10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$
CEf	=	$10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$
VH	=	$10^{-8} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$
Efc	=	%

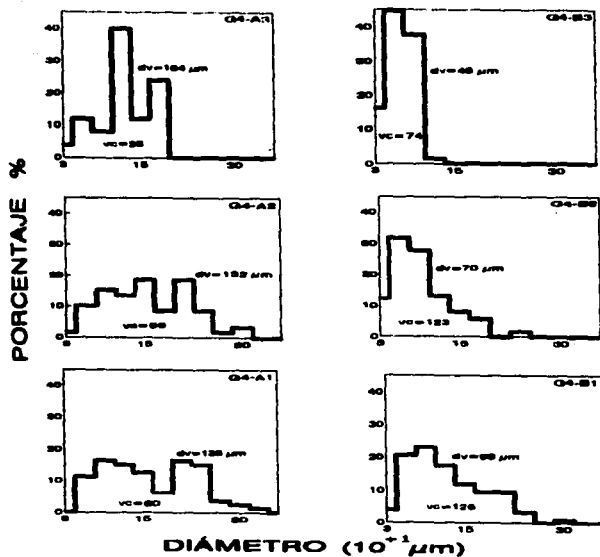
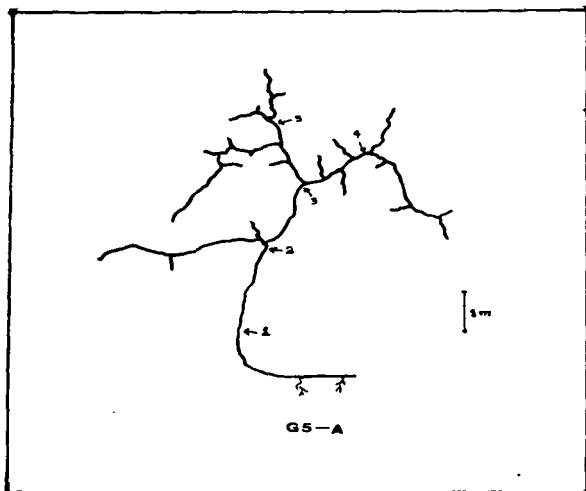


Fig. 37b. Distribución del diámetro de vasos conductores en *C. gossypifolia* (G4-A, G4-B). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 37a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_h teórica.



G5-A5. D = 8.1
 K_h = 1.7
 K_s = 1.5
 CEF = 5.5
 VH = 38.4
 Efc = 5.1

G5-A4. D = 8.1
 K_h = 4.2
 K_s = 3.1
 CEF = 5.8
 VH = 18.1
 Efc = 12.8

G5-A3. D = 9.8
 K_h = 12.2
 K_s = 5.0
 CEF = 5.2
 VH = 10.4
 Efc = 10.8

G5-A2. D = 13.8
 K_h = 38.7
 K_s = 8.4
 CEF = 14.3
 VH = 17.0
 Efc = 8.7

G5-A1. D = 11.3
 K_h = 50.9
 K_s = 20.2
 CEF = 18.8
 VH = 8.2
 Efc = 9.5

Fig. 38a. Lianograma de *C. gossypifolia* (G5-A) que muestra donde fueron tomados los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica. A la derecha se dan los valores hidráulicos para cada segmento. D: diámetro del segmento de tallo; K_h : conductividad hidráulica; K_s : conductividad específica; CEF: conductividad específica foliar; VH: valor de Huber; Efc: eficiencia hidráulica.

UNIDADES

D = mm
 K_h = 10^{-7} $\frac{m^3}{m^2 \cdot s}$
 K_s = 10^{-4} $\frac{m^3}{m^2 \cdot s}$
 LEC = 10^{-7} $\frac{m^3}{m^2 \cdot s}$
 MV = 10^{-8} $\frac{m^3}{m^2}$
 Efc = %

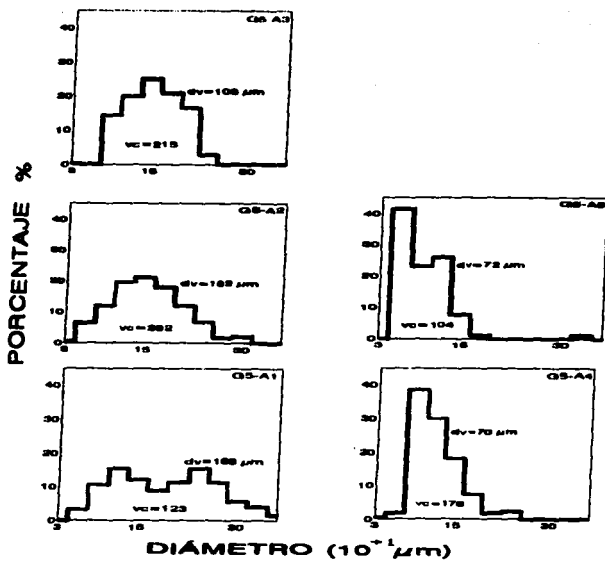


Fig. 38b. Distribución del diámetro de vasos conductores en *C. gossypifolia* (G5-A). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 38a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_h teórica.

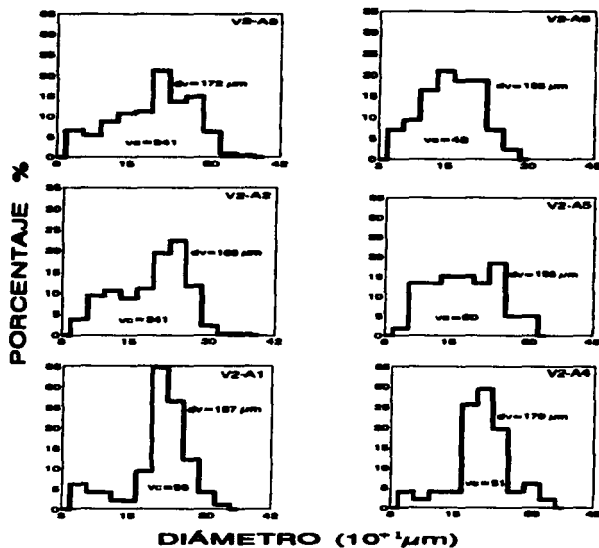
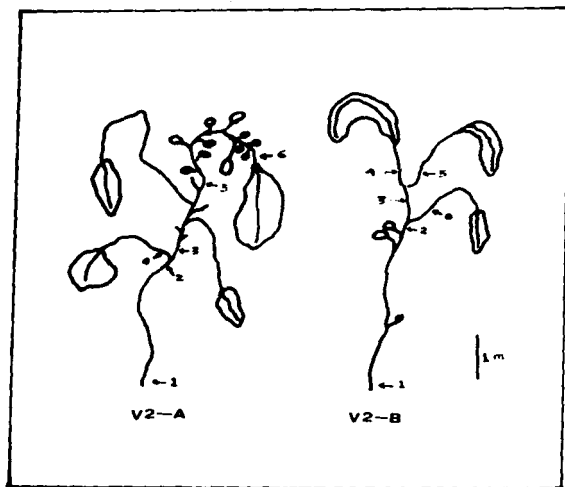


Fig. 39b. Distribución del diámetro de vasos conductores en *V. tiliifolia* (V2-A). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 39a. dv: diámetro promedio de vasos; vc: vasos conductores obtenidos de K_p teórica.



V2-A9.	D = 9.3	V2-B9.	D = 6.2
K_h	= 8.9	K_h	= 11.2
CE_F	= 2.5	CE_F	= 7.5
VH	=	VH	=
Efc	= 13.5	Efc	= 11.8
V2-A5.	D = 11.9	V2-B5.	D = 6.7
K_h	= 53.4	K_h	= 8.8
CE_F	= 10.6	CE_F	= 6.1
VH	=	VH	=
Efc	= 34.2	Efc	= 7.6
V2-A4.	D = 7.9	V2-B4.	D = 8.3
K_h	= 20.0	K_h	= 28.5
CE_F	= 9.5	CE_F	= 9.1
VH	=	VH	=
Efc	= 10.8	Efc	= 6.6
V2-A3.	D = 12.8	V2-B3.	D = 10.9
K_h	= 113.5	K_h	= 19.0
CE_F	= 12.0	CE_F	= 22.8
VH	=	VH	=
Efc	= 12.0	Efc	= 17.2
V2-A2.	D = 14.8	V2-B2.	D = 10.4
K_h	= 128.6	K_h	= 61.9
CE_F	= 14.7	CE_F	= 15.5
VH	=	VH	=
Efc	= 11.2	Efc	= 13.7
V2-A1.	D = 14.4	V2-B1.	D = 10.9
K_h	= 29.0	K_h	= 3.9
CE_F	= 2.6	CE_F	= 0.7
VH	=	VH	=
Efc	= 7.1	Efc	= 3.8

Fig. 39a. Lianograma de *V. tiliifolia* (V2-A, V2-B) que muestra donde fueron tomados los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica. A la derecha se dan los valores hidráulicos para cada segmento. D: diámetro del segmento de tallo; K_h : conductividad hidráulica; K_s : conductividad específica; CE_F : conductividad específica foliar; VH: valor de Huber; Efc: eficiencia hidráulica.

UNIDADES

D	=	mm
K_h	=	$10^{-7} \frac{m^3}{m^2 \cdot s} \cdot \frac{m}{m^2}$
K_s	=	$10^{-7} \frac{m^3}{m^2 \cdot s} \cdot \frac{m}{m^2}$
LSC	=	$10^{-7} \frac{m^3}{m^2 \cdot s} \cdot \frac{m}{m^2}$
VH	=	$10^{-6} \frac{m^3}{m^2}$
Efc	=	s

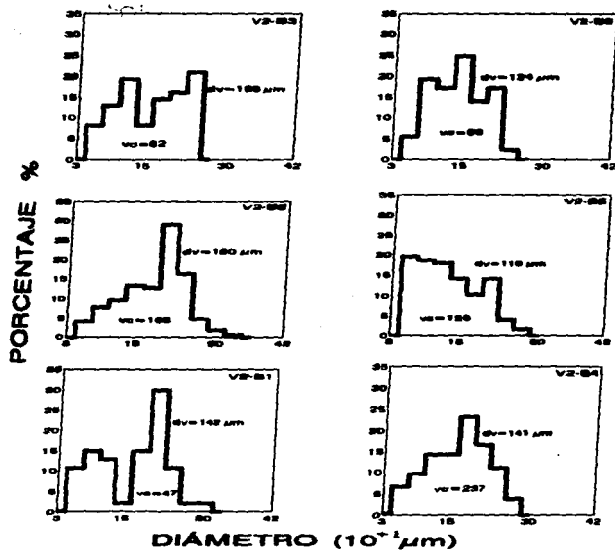


Fig. 39c. Distribución del diámetro de vasos conductores en *V. tiliifolia* (V2-B). Cada gráfica representa a un segmento de tallo de la Fig. 39a. dv : diámetro promedio de vasos; vc : vasos conductores obtenidos de K_h teórica.

3. LONGITUD DE VASOS

A. Inyección de pintura

La longitud máxima que un vaso puede alcanzar es un factor muy importante para el transporte de agua. Como ya se dijo antes, corresponde a la mayor distancia que el agua puede viajar a través de un vaso sin que tenga que atravesar por las membranas de las punteaduras para pasar a otro vaso. Esto permite que las moléculas de agua puedan recorrer una distancia larga sin disminuir su flujo al no pasar por membranas. El vaso más largo que se encontró con esta técnica, fue de 2.95 m en *V. tillifolia*, mientras que los vasos más pequeños (0.35 m) se presentaron en *C. microcarpa* y *C. sicyoides*. Es común que dentro de una especie o un mismo individuo haya variación en la longitud máxima de los vasos (Fig. 27). En las vitáceas estudiadas esta variación puede ser de 33-34%, como se muestra en la Tabla 8, con un rango de longitud máxima hasta de 2.00 m entre el vaso más corto y el más largo. La variación en estos valores tiene mucho que ver con las estrategias de sobrevivencia y la forma de crecimiento de estas plantas. Se ha visto que las dimensiones celulares del xilema aumentan radialmente de la médula hacia el cámbium vascular en un proceso cronológico (Panshin y De Zeeuw, 1970; León-Gómez y Barajas-Morales, 1987); y lo mismo sucede con la longitud de los vasos (Fisher, 1970; Zimmermann y Jeje, 1981). Esta es una de las razones que justifica una correlación positiva de la longitud con respecto al diámetro del tallo (Fig. 40). Como a lo largo del tallo en las especies estudiadas, se llega a notar una ligera disminución del diámetro hacia las ramas, las dimensiones de los vasos pintados de látex se compararon con ésta, y se observó que disminuyen su diámetro y longitud conforme se asciende hacia las ramas (Figs. 34-39 y 41). Debería ser así en toda su longitud, pero como se mencionó antes, el crecimiento no siempre es continuo y algunas partes superiores

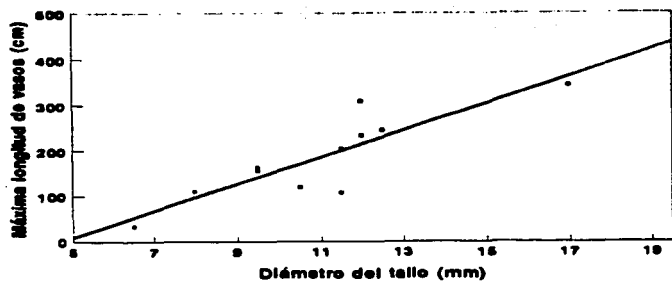


Fig. 40. La gráfica muestra una correlación positiva ($r = 0.86$) entre el diámetro del tallo y la longitud máxima de vasos en *C. microcarpa*. Valores obtenidos por el método neumático.

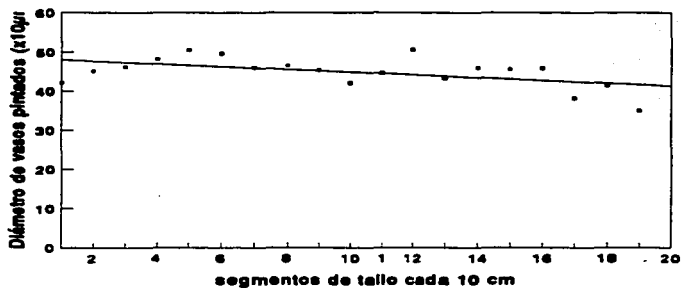


Fig. 41. Existe una disminución en el diámetro promedio de los vasos pintados con látex, a lo largo del tallo, desde el extremo proximal hacia el distal ($r = -0.51$).

de la liana se ven favorecidas para crecer, aumentando su diámetro, y los nuevos vasos formados son de mayor longitud, como se aprecia en la Fig. 28a.

B. Inyección de aire

La longitud máxima de vasos obtenida por el método neumático muestra un patrón muy variable, semejante al obtenido por el método de la pintura (Tabla 9). La variación es más notable en *C. microcarpa* y *C. sicyoides*, hasta de un 40%, mientras que en *C. gossypifolia* y *V. tiliifolia* ésta es del 20%. A lo largo de los tallos de las lianas se nota una disminución en la longitud de los vasos, desde la base hacia los ápices, pero ya en las ramas, aumenta hacia el ápice (Fig. 28b). Esto se explica en términos de un desarrollo más reciente en las ramas y de una mayor eficiencia para la conducción. Las ramas, cuando están más elevadas del suelo, se encuentran menos sujetas a los diversos daños, mecánicos y por insectos, a los cuales están sujetos los tallos (obs. pers.). Por ejemplo, *C. microcarpa* y *C. sicyoides*, que se desarrollan principalmente en ambientes perturbados y con una mayor dinámica, muestran un tallo principal tortuoso, con entrenudos muy cortos, huecos con insectos y tejidos desgarrados o pisados. Por esta razón, las ramas que se desarrollan en las partes superiores del tallo, lo hacen de una manera más continua y extensa (obs. pers.), ocasionando que los vasos también sean más largos, como se ilustra en la Fig. 42.

En promedio, la longitud máxima de vasos medida por medio de inyección de aire fue mayor para *C. gossypifolia* y *V. tiliifolia*, y menor para *C. microcarpa* y *C. sicyoides* (Tabla 9). El vaso más largo se midió en *V. tiliifolia* (4.00 m), mientras que los menores se midieron en *C. microcarpa* y *C. gossypifolia* (3.00 m). En términos generales, las 4 especies presentan un valor de longitud máxima de vasos de 3.00-4.00 m. Se puede apreciar que por medio de la inyección de aire,

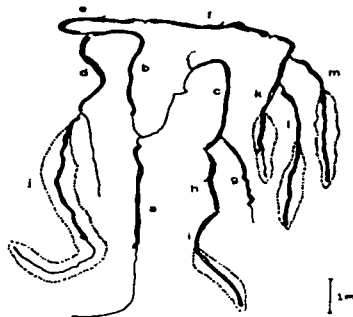


Fig. 42. Distribución de la longitud máxima de vasos, a lo largo del tallo de *V. citrifolia* (V5), por método de inyección de aire; a: 2.50 m, b: 3.71 m, c: 3.20 m, d: 2.22 m, e: 2.47 m, f: 3.74 m, g: 1.69 m, h: 2.12 m, i: 3.00 m, j: 6.00 m, k: 3.80 m, l: 4.35 m, m: 4.00 m. El diámetro proximal del tallo es de 15x33 mm.

los valores obtenidos fueron mayores que con el método de la pintura de látex (1.00-3.00 m). Esta diferencia puede ser debida a la presencia de tñlides y mucílago que se observó en los vasos que estuvieron expuestos al agua y que de alguna manera pudieron evitar un flujo óptimo de la pintura.

Como la tñlides se encuentran bloqueando el lúmen de los vasos a partir de los daños ocasionados en los tallos (en este caso, los cortes efectuados al colectarlos), es posible pensar que los resultados obtenidos para la máxima longitud de vasos por inyección de pintura hayan sido alterados por estas estructuras y si es así, entonces se puede comprender por qué los datos son menores con este método. Se puede decir que las tñlides impidieron que las

partículas de pintura lograran recorrer la totalidad de los vasos. El fenómeno es más claro en las dos especies, *C. microcarpa* y *C. sicyoides*, en las cuales se observaron mayor cantidad de tñldes y que a su vez presentaron los valores más pequeños de máxima longitud de vasos. Por otra parte, estas especies son muy comunes en ambientes perturbados y tienen una gran tolerancia al estrés hídrico cuando por algún daño, pierden contacto con el suelo y permanecen vivas, hasta que logran, por medio de raíces aéreas, establecer otra vez contacto con el suelo.

Quizás la variación que se encontró en la longitud de los vasos más largos pueda anexar más información al respecto. En *C. microcarpa* y *C. sicyoides* se encontró un coeficiente de variación muy grande, del 40 %, mientras que para *C. gossypifolia* y *V. tillifolia* solo se observó el 20 % de variación. Por otra parte, y de acuerdo a la forma de crecimiento del xilema, en donde nuevos incrementos de crecimiento, con elementos más grandes se van adicionando en forma de conos, se espera que los vasos más largos se encuentren correlacionados positivamente con el diámetro del tallo. Esta correlación positiva, aunque ligera, puede observarse en *C. gossypifolia* y *V. tillifolia*; mientras que en *C. microcarpa* y *C. sicyoides*, los vasos más largos parecen situarse hacia las partes más jóvenes de los tallos. Pero en términos generales, se puede establecer que la longitud máxima de vasos para estas especies de vitáceas se presentan entre 3.0 y 4.0 m.

En cuanto al diámetro de los tallos, se estableció una correlación entre éste y la longitud máxima de vasos, encontrándose que *C. gossypifolia* y *V. tillifolia* tienden hacia una ligera correlación positiva; esto es, que a mayores diámetros del tallo, los vasos son más largos, lo que quiere decir que los vasos más largos se encuentran hacia las partes basales, más viejas del tallo (Tabla 9). Por lo contrario, *C. microcarpa* y *C. sicyoides* presentan una ligera correlación negativa, más pronunciada en *C. sicyoides*, lo que quiere decir que los vasos más largos

se encuentran hacia las partes más jóvenes o recientes, hacia arriba.

Esto no es concluyente, ya que el número de muestras no es suficientemente grande y aunque se consideraron diámetros de tallo de 7 a 25 mm y 9 muestras (en promedio) para cada especie, es necesario estudiar diámetros mayores, hasta unos 30 mm, que es, en promedio, la talla alcanzada por algunos ejemplares de estas especies.

C. Frecuencias de Longitud de vasos

El método de inyección de pintura permite conocer no solo la longitud del vaso más largo, sino también cómo se encuentran distribuidos los vasos de diferente longitud a lo largo del tallo inyectado. Muchos estudios realizados al respecto, desde Greenidge (1952) y Zimmermann y Jeje (1981) a la fecha, han mostrado que existe una correlación entre el diámetro del vaso y su longitud. Los vasos más largos son siempre los más anchos. Además, se encuentran hacia las capas de crecimiento más reciente del tallo. También se ha mostrado que los vasos más cortos son los más frecuentes. De modo que las gráficas de distribución de clases de longitud de vasos, obtenidas a partir del número de vasos pintados con látex, tienden a sesgarse hacia la izquierda. En las vitáceas de Los Tuxtlas también se presenta este comportamiento, donde los vasos cortos, menores de 0.90 m representan el 80 a 90% del total de vasos pintados, en tanto que, los mayores a 1.50 m sólo corresponden al 1 ó 2% (Fig. 30). Sin embargo, en diferentes individuos de la misma especie pueden presentarse frecuencias que corresponden a la distribución normal o a otra forma de distribución. Esta situación puede deberse tanto a factores intrínsecos de la anatomía del xilema como a factores relacionados con el proceso de inyección. Parte de esta situación es con respecto a la desviación de algunos vasos pintados hacia ramas, hojas o zarcillos (Shigo,

1985b), alterándose su ruta normal hacia segmentos de tallo inmediatamente posteriores, y por efectos del algoritmo de la doble diferencia para calcular las frecuencias (Zimmermann y Jeje, 1981; Tyree, 1993).

Aún así, la distribución de frecuencias de la longitud de los vasos se mantiene acorde con lo establecido por primera vez por Skene y Balodis (1968) (Figs. 8 y 30): los vasos de corta longitud son los de mayor frecuencia y muy pocos son los que alcanzan la longitud máxima que pueda caracterizar a una especie en particular.

4. DIÁMETRO DE VASOS

Las lianas se caracterizan por tener vasos abundantes y que llegan a tener un mayor diámetro que los de árboles. Los resultados de este trabajo confirman lo anterior, puesto que se encontraron diámetros hasta de 500 μm . Sin embargo, se hace notar que la abundancia que se aprecia de ellos, se debe principalmente a la presencia de una gran cantidad de vasos de diámetro pequeño, entre 30 y 100 μm . Este fenómeno, denominado dimorfismo de vasos por Carlquist (1981, 1985) es muy común en las lianas y es interpretado por Zimmermann (1978, 1982), Zimmermann y Brown (1971) y Zimmermann y Jeje (1981), como un factor de compartimentación, donde los vasos anchos proporcionan mayor eficiencia en la conducción y los angostos, mayor seguridad para la misma.

De hecho, el dimorfismo de vasos está involucrado en la distribución de frecuencias de la longitud de los mismos, ya que en algunos segmentos de tallo, los vasos angostos se encuentran en mayor o menor cantidad, dependiendo de la etapa de crecimiento de dicho segmento y por lo tanto habrá igual número de vasos cortos.

V. CONCLUSIONES

Uno de los aspectos que se debe destacar en este tipo de estudios, es la estrecha relación que existe entre la estructura anatómica y los mecanismos de utilización del agua.

El agua juega un papel importante para el desarrollo de las plantas y numerosas observaciones desde el siglo XVIII (Hales, 1727) hasta la actualidad (Kramer, 1983; McIntyre, 1987) han puesto de manifiesto que el agua es un factor limitante para la actividad metabólica y el crecimiento de las plantas. Los efectos del agua sobre la funcionalidad de la planta completa sugieren, según McIntyre (1987) que el agua puede estar jugando un papel principal en la evolución de los diversos mecanismos fisiológicos que regulan el patrón del desarrollo vegetal. En otras palabras, la disponibilidad de agua y la capacidad de la planta para obtener y conservar un adecuado suministro de ella, se ve reflejada en su estructura anatómica y, dicho más adecuadamente, en su arquitectura hidráulica.

En la actualidad, con técnica y métodos novedosos, se ha incrementado el conocimiento acerca de las relaciones hídricas en las plantas y se ha demostrado que la división celular es muy sensible a cambios en el potencial hídrico del tejido (Hsiao, 1973) y además, que la fuerza impulsora para el aumento de tamaño celular durante la diferenciación proviene de la absorción de agua (Boyer, 1968; Cleland, 1971, 1977; Ray y cols., 1972). También, se ha encontrado que los factores que afectan el contenido de agua en las plantas, así como la turgencia de las células, son importantes en la regulación de la actividad metabólica (Hsiao, 1973; Hsiao y cols., 1976; Zimmermann, 1978). Estos factores endógenos, que afectan el contenido de agua en las plantas, son las hormonas y se han estado estudiando desde hace más de 50 años. Tales estudios han establecido su papel de control

sobre el desarrollo vegetal (Aloni, 1979, 1980, 1982); sin embargo, como lo han notado Trewavas (1981) y Wareing (1982) existen ciertas discrepancias entre el nivel endógeno de la hormona y el evento del desarrollo. Lo cierto es que el balance hormonal de la planta es seriamente afectado por el estrés de agua (Chapin y cols. 1988; Chapin, 1991) y este desbalance es el causante directo de la reducción en el crecimiento (Chapin, 1991).

Aloni y Zimmermann (1983) han observado que el tamaño y densidad de los vasos está ligado directamente a la concentración de auxinas a lo largo del tallo. Una alta concentración de auxinas determina una rápida diferenciación celular y ésto a su vez impide que el vaso adquiera un diámetro mayor. El diámetro pequeño de los vasos observados en los ápices de las vitáceas estudiadas, supone la existencia de altas concentraciones de hormonas que, correlacionadas con las bajas conductividades hidráulicas, explican el tamaño de estos vasos con respecto a los que se encuentran hacia la base del tallo.

Los vasos más anchos y más largos se han registrado en las raíces de cualquier planta del reino vegetal (Carlquist, 1975; Jenik, 1978). La explicación puede darse en términos de dilución de hormonas, debido a la abundancia de agua por la cercanía a la fuente de suministro y a las bajas tensiones hídricas que se presentan con respecto a los tallos (Scholander y cols., 1965). A medida que el agua asciende a lo largo del tallo, ésta se difunde radialmente de los vasos conductores a las células adyacentes (Läuchli, 1972), de tal manera que el flujo va disminuyendo cada vez más hacia los ápices, a la vez que la concentración de hormonas aumenta. Los valores de K_h obtenidos en este estudio confirman la disminución del flujo desde la base del tallo, hacia su extremo distal.

De acuerdo a lo anterior, la disponibilidad de agua determina en buena medida la estructura de las plantas, ya que además, la elongación vegetal y el

crecimiento sostenido se atribuye completamente a los potenciales hídricos dentro de la planta (Boyer, 1985; Molz y Boyer, 1978; Monroy, 1989; Silk y Wagner, 1980).

El potencial hídrico de la planta está directamente relacionado al potencial hídrico de la atmósfera circundante. Una atmósfera saturada de humedad establece una ligera diferencia de potencial hídrico entre el aire y la planta y por lo tanto provocará una menor tensión por transpiración en la planta, a la cual ésta responderá con una menor diferencia de potencial hídrico a través del tallo. El agua permanecerá por más tiempo en los tejidos, reduciendo la concentración de hormonas y propiciando una mayor elongación celular. De esta manera, para un desarrollo óptimo de la planta se resalta la importancia de la evapotranspiración que confiere a la atmósfera de un grado de humedad (Margalef, 1995). Además, la humedad del aire permitirá que el CO_2 se hidrate y sea mejor absorbido por los tejidos estomáticos, gracias a las diferencias de potencial hídrico.

Margalef (1995) opina que se ha descuidado el significado del espacio periférico de los organismos y de las energías que en él operan; es decir, que los organismos operan con el entorno de tal manera que responden a los cambios que se suscitan en él (Jones y cols., 1994). Matsuno (1978) apela al "principio de Margalef" para indicar que los organismos y ecosistemas constituyen un centro de cambios que se manifiestan en forma de un aumento de entropía en un espacio que abarca organismos y todo un sistema periférico. La entropía aumenta cuando acompaña la ejecución de un trabajo, el cual se puede reconocer en este aspecto bajo la forma de alguna modificación en la estructura material.

La regularidad del principio de Margalef establece la noción de un sistema termodinámicamente abierto, que intercambia materia y energía con el mundo exterior, de manera que adquiere y mantiene estructuras. Esta idea fue desarrollada por Ilya Prigoginè (1969) y resulta perfectamente aplicable a los

sistemas vivos. Lejos del equilibrio termodinámico, se crean nuevos estados de organización. Muchas de las plantas estresadas por agua llegan a alejarse del equilibrio. En este sentido, Blanck-Cerejido y Cerejido (1988) opinan que cuando los sistemas están muy alejados del equilibrio, el desequilibrio provoca crisis tras la cual aparecen nuevas estructuras. Estas se conocen como estructuras disipativas y son configuraciones espaciales o temporales que adoptan los procesos para continuar existiendo. Muchas de estas estructuras disipativas se ven como adaptaciones que sufren los organismos ante la presión del estrés ambiental (Cerejido, 1981). Existen ambientes donde las características anatómicas y morfológicas de las plantas están perfectamente adaptadas a ellos y es evidente que las modificaciones impuestas son con apego a las relaciones hídricas. Cuando el agua es escasa, se presenta un síndrome de xeromorfia (Fahn y cols., 1985; Baas y Carlquist, 1985), a tal grado que en tales regiones pueden observarse características anatómicas avanzadas evolutivamente (Carlquist y Hoekman, 1985; Baas y Carlquist, 1985).

En hábitats específicos se pueden establecer correlaciones muy significativas y confiables entre aspectos anatómicos y la influencia fisiológica y ecológica del ambiente. Estas correlaciones son más fácilmente alcanzadas en plantas xerófilas, donde las relaciones hídricas juegan un papel dominante en la supervivencia (Bailey, 1966). Los ecólogos han notado un síndrome con rasgos característicos en las plantas de ambientes con escasos recursos (áridos, alpinos o árticos, suelos poco profundos e infértiles) que incluyen: bajo crecimiento, baja tasa fotosintética y baja capacidad para absorber nutrientes (Chapin, 1980; Grime, 1977, Parsons, 1968). Estos rasgos generales abarcan de manera particular una reducción en tamaño de la mayoría de los órganos de la planta: A nivel morfológico está el tallo con menos altura, las hojas con menos área foliar hasta

su total ausencia; y a nivel anatómico, una reducción generalizada de todas las células: fibras, elementos de vaso, parénquima (Barajas-Morales, 1985; Baas y Carlquist, 1985). Estos efectos son sin duda, debidos a la escasa disponibilidad de agua en tales ambientes, pero aclarando que tales efectos se dan a través de una señal hormonal desde las raíces y no a través de un efecto directo de turgencia sobre el aumento de tamaño celular (Chapin, 1991).

Por otra parte, para contrarrestar la escasa disposición de agua, muchas plantas de ambientes estresantes, han desarrollado diversos mecanismos para optimizar y almacenar el agua: Tejidos de almacenamiento que son útiles tanto para asegurarse contra la pérdida de tejido por daño, como para apoyar un rápido crecimiento durante períodos breves, aún cuando las condiciones son favorables (Chapin y cols., 1990). Quizás en este punto sea adecuado recordar que el fenómeno de dominancia apical, observado en las vitáceas estudiadas y apoyado por los resultados (Kh) esté apoyado por el hecho anterior.

La arquitectura hidráulica de las vitáceas de los Tuxtias refleja las condiciones hídricas del ambiente en el cual se desarrollan. En primer lugar, exhiben vasos con un diámetro muy amplio (hasta 500 μm), congruente con el suficiente suministro de agua que prevalece en la selva tropical lluviosa; Sin embargo, los vasos anchos son vulnerables al embolismo. Por lo tanto, la presencia de punteaduras muy grandes (hasta 30 μm) y la capa de células paratraqueales alrededor de los vasos, favorecen la formación de tálides, evitando así un daño mayor al sistema conductor e impidiendo la entrada de patógenos al xilema. En segundo lugar, asegurando la continuidad en el transporte de la savia, se presenta un dimorfismo de vasos, en donde los vasos angostos suplen a los vasos embolizados. En este punto, comienzan a entrecerse las características del hábito trepador. El dimorfismo de vasos no es privativo de las lianas, pero si es muy

constante en ellas. Además, se presentan otras características que nos señalan a las vitáceas como lianas, lo que Carlquist (1988) llama patrón de restricción de vasos: las fibrotraqueidas alrededor de los vasos, y no de la manera más común (excepto *Vitis tiliifolia*). Este patrón de distribución de los elementos imperforados, además de dar resistencia y protección a los vasos, permite flexibilidad al tallo y previene la ruptura de vasos cuando el tallo está bajo torsión, que es lo muy común en lianas (Carlquist, 1975).

Cabe esperar que, de acuerdo a lo anterior, las vitáceas estudiadas presentaran una eficiencia hidráulica alta. Los resultados dicen lo contrario. Sin embargo, el éxito de estas especies en su ambiente indican que no necesariamente debe existir una conductividad hidráulica alta para que cumplan con sus necesidades de supervivencia. En algunas plantas puede ser preferible sacrificar la eficiencia por la conveniencia, dadas las limitantes que existen en el mundo real. Un proceso particular energéticamente ineficiente puede existir debido a su conveniencia para la planta en ciertas situaciones y el eliminarlo puede restringir seriamente las condiciones ambientales bajo las cuales la planta puede sobrevivir (Charles-Edwards, 1975). Analizando las estrategias de supervivencia, como se mencionó antes, *C. microcarpa* y *C. sicyoides* se encuentran en ambientes perturbados, donde existen más presiones ambientales que en selva adentro; sin embargo, el éxito que tienen para mantenerse en tales situaciones no se debe a una eficiencia hidráulica alta, sino a la mejor utilización del recurso hídrico. Los daños en su tallo son muy constantes y a pesar de ello, logran sobrevivir después de haber desarrollado un nuevo sistema radical. Los tallos de estas especies están adecuados para impedir la deshidratación. Presentan abundante parénquima radial y axial que retiene la humedad y exudan un mucílago para sellar las heridas.

La integración de estas observaciones y el estudio anatómico, aunado al estudio de la conductividad hidráulica nos permiten apreciar mejor el concepto de la arquitectura hidráulica.

VI. LITERATURA CITADA

- Adkinson, J. 1913. Some features of the anatomy of the Vitaceae. *Ann. Bot.* 27: 133-139 + Plate 15.
- Aloni, R. 1979. Role of auxin and gibberellin in differentiation of primary phloem fibers. *Plant Physiol.* 63: 609-614.
- Aloni, R. 1980. Role of auxin and sucrose in the differentiation of sieve and tracheary elements in plant tissue cultures. *Planta* 150: 255-263.
- Aloni, R. 1982. Role of Cytokinin in differentiation of secondary xylem fibers. *Plant Physiol.* 70: 1631-1633.
- Aloni, R. and M.H. Zimmermann. 1983. The control of vessel size and density along the plant axis. A new hypothesis. *Differentiation* 24: 203-208.
- Askenasy, E. 1895. Ueber das Saftsteigen. *Verh. naturwiss.-med. Ver.* Vol. 5 Heidelberg (Ref. in: *Bot. Cbl.* 62: 237-238. 1985).
- Ayensu, E.S. and Stern, W.L. 1964. Systematic anatomy and ontogeny of the stem in Passifloraceae. *Contributions from the US National Herbarium* 34:45-71.
- Baas, P. and S. Carlquist. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *IAWA Bull.* n.s. 6(4): 349-353.
- Baas, P. and Schweingruber, F.H. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bull.* n.s. 8: 245-274.
- Bailey, I.W. 1966. The significance of the reduction of vessels in the Cactaceae. *Journ. Arnold Arboretum* 47: 288-292.
- Bamber, R.K. 1984. Wood anatomy of some Australian rainforest vines. In *Proceedings of Pacific Regional Wood Anatomy Conference*, ed. Syoji Sudo, pp. 58-60. Forest and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Ibaraki, Japan.
- Barajas-Morales, J. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bull.* n.s. 6(4): 355-364.
- Blanck-Cerejido, F. y M. Cerejido. 1988. La vida, el tiempo y la muerte. *La ciencia desde México* 52.
- Böhm, J. 1893. Capillarität und Saftsteigen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 11: 203-212.
- Bonsen, K.J.M. and L.J. Kucera. 1990. Vessel occlusions in plants: morphological, functional and evolutionary aspects. *IAWA Bull.* n.s. 11(4): 393-399.
- Bonsen, K.J.M. and L.J. Kučera. 1990. Vessel occlusions in plants: morphological, functional and evolutionary aspects. *IAWA Bull.* n.s. 11(4): 393-399.
- Boyer, J.S. 1968. Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.* 43: 1056-1062.
- Boyer, J.S. 1985. Water transport. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 473-516.
- Calkin, H.W., A.C. Gibson and P.S. Nobel. 1986. Biophysical model of xylem conductance in tracheids of the fern *Pteris vittata*. *J. Exp. Bot.* 37: 1054-1064.
- Canny, M.J. 1995. A New theory for the ascent of sap-cohesion supported by tissue pressure. *Ann. Bot.* 75: 343-357.
- Carlquist, S. 1975. *Ecological Strategies of Xylem Evolution*. University of California Press, Berkeley, Ca.
- Carlquist, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheid, vascentric tracheid, narrow vessel, and parenchyma. *Aliso* 11(2): 139-157.
- Carlquist, S. 1985 [1986]a. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vascentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma. *Aliso* 11: 139-157.

- Carlquist, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy: systemic, ecological and evolutionary aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag, Berlin.
- Carlquist, S. 1991. Anatomy of vines and liana stem: a review and synthesis. In: F.E. Putz and H.A. Mooney (eds.), *Biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carlquist, S. and D.A. Hoekman. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Bull.* n.s. 6(4): 319-347.
- Cerejido, M. 1978. Orden, equilibrio y desequilibrio. Nueva Imagen, México.
- Cerejido, M. 1981. Enfoques termodinámicos de la biología. *Segundo coloquio de Matemáticas*, Centro de Investigación y Estudios Avanzados, Oaxtepec, México.
- Chalk, L. and M.M. Chattaway. 1934. Measuring the length of vessel members. *Trop. Woods* 40: 19-26
- Chapin, F.S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 233-260.
- Chapin, F.S. III, C.H.S. Walter and D.T. Clarkson. 1988. Growth response of barley and tomato to nitrogen stress and its control by abscisic acid, water relations, and photosynthesis. *Planta* 173: 352-366.
- Chapin, F.S. III, E.D. Schulze, and H.A. Mooney. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- Chapin, F.S. III. 1991. Integrated responses of plants to stress. A centralized system of physiological responses. *BioScience* 41(1): 29-36.
- Charles-Edwards, D.A. 1975. Efficiency and Expediency in plant Growth. *Ann. Bot.* 39: 161-162.
- Chattaway, M.M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Trop. Woods* 29: 20-28.
- Chlu, S.T. and Ewers, F.W. 1992. Xylem structure and water transport in a twiner, a scrambler, and a shrub of *Lonicera* (Caprifoliaceae). *Trees* 6: 216-224.
- Cleland, R.E. 1971. Cell wall extension. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 22: 197-222.
- Cleland, R.E. 1977. The control of cell enlargement. In. Integration of activity in the higher plant. Edited by D.H. Jennings. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 31: 101-115.
- Critchfield, W.B. 1970. Shoot growth and leaf dimorphism in Boston ivy (*Parthenocissus tricuspidata*). *Am. J. Bot.* 57: 535-542.
- Croat, T.C. 1978. *flora of Barro Colorado*. Standford. Univ. Press Standford, Co. pp. 566-571.
- Cruziat, P. y M.T. Tyree, 1989. La subida de la savia en los árboles. *Mundo Científico* 10(103): 630-638
- Czaninski, Y. 1977. Vessel-associated cells. *IAWA Bull.* 3: 51-55.
- D'Ambroggio de Argüeso, A. 1982. Estudio anatómico de los tallos de las especies argentinas de *Cissus* (Vitaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 20: 241-254.
- Dixon, H.H. 1914. *Transpiration and the ascent of sap in plants*. MacMillan, London.
- Dixon, H.H. and J. Joly. 1896. On the ascent of sap. *R. Soc. London Philos. Trans.*, B186, 563.
- Ewers, F.W. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bull.* n.s. 6: 309-317.
- Ewers, F.W. and Fisher, J.B. 1989a. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany* 76:645-656.

- Ewers, F.W. and Fisher, J.B. 1989b. Variation in vessel length and diameter in stem of some tropical and subtropical lianas. *American Journal of Botany* 76: 1452-1459.
- Ewers, F.W. and Zimmermann, M.H. 1984a. The hydraulic architecture of balsam fir (*Abies balsamea*). *Physiologia Plantarum* 60: 453-458.
- Ewers, F.W. and Zimmermann, M.H. 1984b. The hydraulic architecture of eastern hemlock (*Tsuga canadensis*). *Canadian Journal of Botany* 62: 940-946.
- Ewers, F.W. and J.B. Fisher. 1987. A survey of vessel lengths and diameters in stems of some tropical lianas. *Am. J. Bot.* 75: 613 (abstract).
- Ewers, F.W. and Fisher, J.B. 1991. Why vines have narrow stems: Histological trends in *Bahinia* (Fabaceae). *Oecologia* 88: 233-237.
- Ewers, F.W., and P. Cruziat. 1991. Measuring water transport and storage. In: Lassole, J.P., T.M. Hinckley (eds). *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. CRC, Boca Raton, Boston. pp. 91-115.
- Ewers, F.W., J.B. Fisher, and S.T. Chiu. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84: 544-552.
- Ewers, F.W., Fisher, J.B. and Fichtner, K. 1991. Water flux and xylem structure in vines. In *The Biology of vines*, ed. by F.E. Putz & H.A. Mooney. Cambridge University Press, New York.
- Fahn, A., E. Werker and P. Baas. 1985. *Wood anatomy of trees and shrubs from Israel and adjacent regions*. Israel Academy of Science Press, Jerusalem.
- Fiscus, E.L. 1975. The interaction between osmotic- and pressure-induced water flow in plant roots. *Plant Physiol.* 55: 917-922.
- Fiscus, E.L. and P.J. Kramer. 1975. General model for osmotic and pressure-induced flow in plant roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 72: 3114-3118.
- Fiscus, E.L. 1983. Water transport and balance within the plant: resistance to water flow in roots. In: Taylor, H.M., W.R. Jordan, T.R. Sinclair (eds). *Limitations to efficient water use in crop production*. American Society of Agronomy, Madison. pp.183-194.
- Fisher, J.B. 1970. Xylem derived from the intercalary meristem of *Cyperus alternifolius*. *Bull. Torrey Bot. Club* 97: 58-66.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM. México. 252 p.
- Gartner, B.L. 1991. Stem hydraulic properties of vines vs shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversifolium*. *Oecologia* 87: 180-189.
- Gartner, B.L., Bullock, S.H., Mooney, H.A., Brown, V.B. and Whitbeck, J.L. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *American Journal of Botany* 77: 742-749.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: F.E. Putz and H.A. Mooney (Ed.), *The Biology of Vines*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 3-49.
- Gerrath, J.M. and U. Posluszny. 1988. Morphological and anatomical development in the Vitaceae. I. Vegetative development in *Vitis riparia*. *Can. J. Bot.* 66: 209-224.
- Gibson, A.C., H.W. Calkin and P.S. Nobel. 1984. Xylem anatomy, water flow, and hydraulic conductance in the fern *Cyrtomium falcatum*. *Am. J. Bot.* 71(4): 564-574.
- Gibson, A.C., H.W. Calkin and P.S. Nobel. 1985. Hydraulic conductance and xylem structure in some tracheid-bearing plants. *IAWA Bull., n.s.* 6: 293-302.
- Giordano, R., A. Salleo, S. Salleo, and F. Wanderlingh. 1978. Flow in xylem vessels and Poiseuille's law. *Can. J. Bot.* 56: 333-338.

- Greenidge, K.N.H. 1952. An approach to the study of vessel length in hardwood species. *Am. J. Bot.* 39: 570-574.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111: 1169-1194.
- Hales, S. 1727. *Vegetable staticks*. In W. Innys, J. T. Woodward, eds. Scientific Book Guild, London. Ed. 1961 Oldbourne Science Library. Oldbourne Book Co. Ltd. London. 216 p.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman, and P.B. Tomlinson. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Handley, W.R.C. 1936. Some observations on the problem of vessel length determination in woody dicotyledons. *New Phytol.* 35: 456-471.
- Hellkvist, J., Richards, G.P. and Jarvis, P.G. 1974. Vertical gradients of water potential and tissue water relations in Sitka spruce trees measured with the pressure chamber. *Journal of Applied Ecology* 11: 637-668.
- Heywood, V.H. 1985. *Las plantas con flores*. Reverté, S.A. España. 331 p.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- Hsiao, T.C., E. Acevedo, E. Fereres and D.W. Henderson. 1976. Stress metabolism. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philos. Trans. R. Soc. London B.* 273: 479-500.
- Huber, B. 1928. Weitere quantitative Untersuchungen über das Wasserleitungssystem der Pflanzen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 67, 877.
- IAWA, Committee on the Standardization of Terms of Cell Size. 1937. Standard terms of lengths of vessel members and wood fiber. *Trop. Woods* 51: 21.
- IAWA, Committee on the Nomenclature. 1939. Standard terms of size for vessel diameter and ray width. *Trop. Woods* 59: 51-52.
- IAWA, Committee on Nomenclature. 1964. Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Konkordia, Winterthur.
- IAWA, Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10(3): 219-332.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca C. 1987. Estación de Biología tropical Los Tuxtlas. Listados florísticos de México VII. Instituto de Biología. Univ. Nal. Autón. Méx., México. 51 pp.
- Jenik, J. 1978. Discussion. In: Tomlinson P.B., Zimmermann M.H. (eds). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 529.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York. 523 pp.
- Jones, C.G., J.H. Lawton and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 376-386.
- Klotz, L.H. 1978. Observations on diameters of vessels in stem of palms. *Principes* 22: 99-106.
- Kramer, P.J. and Kozlowski, T.T. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York.
- Kramer, P.J. 1983. *Water relations of plants*. Academic Press, New York.
- Kukachka, B.F. 1977. Sectioning refractory wood for anatomical studies. USDA. *Forest Service Research*. Note-0236
- Lacroix, C.R. and Posluszny, U. 1989. Phyllotactic patterns in some members of the Vitaceae. *Bot. Gaz.* 150(3): 303-313.
- Larson, P.R., and J.G. Isebrands. 1978. Functional significance of the nodal constricted zone in *Populus deltoides* Bartr. *Can. J. Bot.* 56: 801-804.
- Läuchli, A. 1972. Translocation of organic solutes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 23: 197-218.

- León-Gómez, C. y J. Barajas-Morales. 1987. Variación de la estructura de la madera en *Cordia alliodora* DC. *Biótica* 12(2): 121-129.
- Lewis, A.M. 1988. A test of the air-seeding hypothesis using *Sphagnum* hyalocysts. *Plant Physiology* 87: 577-582.
- Lisboa, P.L.B., J.C.A. da Silva, A.A. Loureiro, and G.M. dos A. dos Santos. 1987. Morphology of the vessel elements in the secondary xylem of the Myristicaceae from Brazilian Amazonia. *IAWA Bull. n.s.* 8(3): 202-212.
- Liu, W.T., W. Wenkert, L.H. Allen, and E.R. Lemon. 1978. Soil-plant-water relations in a New York vineyard: resistances to water movement. *Journ. Am. Soc. Hort. Sci.* 103: 226-230.
- Mabberley, D.J. 1987. *The Plant-Book: a portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Margalef, R. 1995. La ecología, entre la vida real y la física teórica. *Investigación y Ciencia*. Junio 1995: 66-73.
- Matsuno, K. 1978. Evolution of dissipative system: A theoretical basis of Margalef's principle on ecosystem. *Journal of Theoretical Biology* 70: 23-31.
- Mauseth, J.D. 1988. *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings Publ. Co. Inc., Menlo Park, California.
- McIntyre, G.I. 1987. The role of water in the regulation of plant development. *Can. J. Bot.* 65: 1287-1298.
- Metcalfe, C.R. and L. Chalk, 1983. *Anatomy of the dicotyledons*. 2nd ed. Vol. II. *Wood structure and conclusion of the general introduction*. Clarendon Press, Oxford.
- Molz, F.J. and J.S. Boyer. 1978. Growth-induced water potentials in plant cells and tissues. *Plant Physiol.* 62: 423-429.
- Monroy Ata, A. 1989. Le réseau hydrique du xylème comme un possible système de coordination fonctionnelle de la plante entière. In: *Installation de plantes pérennes de la zone aride soumises à des contraintes hydriques contrôlées et à des coupes*. Ph.D. Dissertation, Université des Sciences et des Techniques du Languedoc, Montpellier, France.
- Mullins, M.G., A. Bouquet, and L.E. Williams. 1992. *Biology of the Grapevine*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, 239 pp.
- Newbanks, D., Bosch, A. & Zimmermann, M.H. 1983. Evidence for xylem dysfunction by embolization in Dutch elm disease. *Phytopathology* 73: 1060-1063.
- Nobel, P.S. 1983. *Biophysical plant physiology and ecology*. W.H. Freeman and Company, San Francisco/New York.
- Obaton, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormales des forêts denses d'Afrique occidentale. *Ann. Sci. Nat. (Botanique)*, Sér. 12 1: 1-220.
- Panshin, A.J. and De Zeeuw. 1970. *Textbook of Wood Technology*. McGraw-Hill Co. New York. 705 pp.
- Parsons, R.F. 1968. The significance of growth rate comparisons for plant ecology. *Am. Nat.* 102: 595-597.
- Pickard, W.F. 1981. The ascent of sap in plants. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 37: 181-229.
- Posluszny, U., and J.M. Gerrath. 1986. The vegetative and floral development of the hybrid grape cultivar 'Ventura'. *Can. J. Bot.* 64: 1620-1631.
- Prigogine, I. 1969. Structure, dissipation and life. *Theoretical Physics and Biology* N^o 23. M. Marois (comp.) North-Holland, Amsterdam.
- Putz, F.E. and N.M. Holbrook. 1986. Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana* 9: 61-69.

- Putz, F.E. and H.A. Mooney. 1991. *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Radcliffe, D.E., R.E. Phillips, D.B. Egli, and L. Meckel. 1986. Experimental test of a model of water uptake by soybean. *Agron. J.* 78: 526-530.
- Raghavendra, A.S. 1991. *Physiology of trees*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 509 pp.
- Ray, P.M., P.B. Green and R.E. Cleland. 1972. Role of turgor in plant cell growth. *Nature* (London), 239: 163-164.
- Record and Hess, 1943. *Timbers of the New World*.
- Renner, O. 1911. Experimentelle beiträge zur kenntnis der wasserbewegung. *Flora* 103: 173-247.
- Renner, O. 1915. Theoretisches und experimentelles zur kohäsionstheories der wasserbewegung. *Jahrb. Wiss. Bot.* 56: 617-667.
- Richter, H. 1970. Frictional potential losses and total water potential in plants: a re-evaluation. *J. Exp. Bot.* 24: 983.
- Rittinger, P.A., A.R. Biggs, and D.R. Pearson, 1987. Histochemistry of lignina and suberina deposition in boundary layers formed after wounding in various plant species and organs. *Can. J. Bot.* 65: 1886-1892.
- Rojas-Garcidueñas, M. 1979. *Fisiología vegetal aplicada*. McGraw-Hill, 2^a ed. México. 262 pp.
- Sass, J.E. 1956. *Botanical Microtechnique*. Iowa State College. Press Omas, Iowa.
- Scholander, P.F. 1958. *The rise of sap in lianas*. In: K.V. Thimann (ed.), *The physiology of forest trees*. Ronald Press, New York. p. 3-17.
- Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet, and E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressures in vascular plants. *Science* 148: 339-346.
- Schulte, P.J. and A.C. Gibson. 1988. Hydraulic conductance and tracheid anatomy in six species of extant seed plants. *Can. J. Bot.* 66: 1073-1079.
- Schultz, H.R. and M. Matthews, 1988. Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L. *Plant Physiol.* 88: 718-724.
- Shigo, A.L. 1984. Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Ann. Rev. Phytopathol.* 22: 189-214.
- Shigo, A.L. 1985a. Compartmentalization of decay in trees. *Scientific American* 252(4): 76-83.
- Shigo, A.L. 1985b. How tree branches are attached to trunks. *Can. J. Bot.* 63: 1391-1401.
- Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi, and T. Kira. 1964. A quantitative analyses of plant form - the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology.* 14: 97-132.
- Siau, J.F. 1984. *Transport Processes in Wood*. Springer-Berlag, Berlin.
- Silk, W.K. and K.K. Wagner. 1980. Growth sustaining water potential distributions in the primary corn root. *Plant Physiol.* 66: 859-863.
- Skene, D.S. and V. Balodis, 1968. A study of vessel length in *Eucalyptus obliqua* L'Hérit. *J. Exp. Bot.* 19: 825-830.
- Sperry, J.S. 1985. Hydraulic architecture and xylem embolism in the palm *Rhapis excelsa*. Ph.D. Diss. Harvard Univ., Cambridge, MA.
- Sperry, J.S., J.R. Donnelly, and M.T. Tyree. 1987. A Method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant cell and environment* 11: 35-40.
- Sperry, J.S. and Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88: 581-587.

- ter Welle, B.J.H. 1985. Differences in wood anatomy of lianas and trees. *IAWA Bull.* n.s. 6: 70 (abstract).
- Trewavas, A. 1981. How do plant growth substances work? *Plant Cell Environ.* 4: 203-228.
- Tyree, M.T. 1988. A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiology* 4: 195-217.
- Tyree, M.T. 1993. Theory of vessel-length determination: the problem of non-random vessel ends. *Can. J. Bot.* 71: 297-306.
- Tyree, M.T. and Zimmermann, M.H. 1971. The theory and practice of measuring transport coefficients and sap flow in the xylem of red maple stems (*Acer rubrum*). *J. Exp. Bot.* 22: 1-18.
- Tyree, M.T., and F.W. Ewers. 1991. Tansley review N^o 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.* 119: 345-360.
- Tyree, M.T., Caldwell, C. and Dainty, J. 1975. The water relations of hemlock (*Tsuga canadensis*). V. The localization of resistances to bulk water flow. *Can. J. Bot.* 53: 1078-1084.
- Tyree, M.T., Graham, M.E.D., Cooper, K.E. and Bazos, L.J. 1983. The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis*. *Can. J. Bot.* 61: 2105-2111.
- Tyree, M.T., H. Cochard, P. Cruziat, B. Sinclair, and T. Ameglio. 1993a. Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. *Plant Cell Environ.* 16: 879-882.
- Tyree, M.T., B. Sinclair, P. Lu, and A. Granier. 1993b. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann. Sci. For.* 50: (in press).
- Tyree, M.T., S.D. Davies, and H. Cochard. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA J.* 15(4): 335-360.
- Van den Honert, T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process. *Discuss. Faraday Soc.*, 3, 146.
- Van Vleet, G.J.C.M. 1981. Wood anatomy of the palaeotropical Melastomataceae. *Blumea* 27: 395-462.
- Waisel, Y., N. Lipshchitz, and Z. Kuller. 1972. Patterns of water movement in trees and shrubs. *Ecology* 53(3): 520-523.
- Wareing, P.F. 1982. A plant physiological odyssey. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33: 1-26.
- Wheeler, E.A., and C.A. LaPasha. 1994. Woods of the Vitaceae-Fossil and modern. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 80: 175-207.
- Willis, J.C. 1973. *A dictionary of the flowering plants and ferns*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 8th ed. (revised by H.K. Airy Shaw). 1245 pp.
- Zimmermann, M.H. 1978. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can. J. Bot.* 56: 2286-2295.
- Zimmermann, M.H. 1982. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In: *New perspectives in wood anatomy* (ed. P. Baas). Nijhoff/Junk. The Hague. pp. 59-70.
- Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Berlag, Berlin.
- Zimmermann, M.H. and Brown, C.L. 1971. *Trees. Structure and Function*. Springer-Berlag, New York.
- Zimmermann, M.H. and Jeje, A.A. 1981. Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Can. J. Bot.* 59: 1882-1892.

- Zimmermann, M.H. and D. Potter, 1982. Vessel-length distribution in branches, stems and roots of *Acer rubrum* L. *IAWA Bull.* n.s. 3: 103-109.
- Zimmermann, U. 1978. Physics of turgor and osmoregulation. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29: 121-148.