

0036127



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS

CAPACIDAD DE ALMACENAMIENTO DE AGUA EN
TALLOS DE *Urera caracasana* (JACQ.) GRISEB.
(ARBOL) Y *Urera eggersii* HIERON (LIANA) DE UNA
SELVA ALTA PERENNIFOLIA.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A

PATRICIA ZENDEJAS LOPEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. PEDRO GUILLERMO ANGELES ALVAREZ

MEXICO, D. F.

NOVIEMBRE 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Dedico este trabajo a:

A mi Madre Sra. Magdalena López Rodríguez, quien me mostró de manera empírica el maravilloso mundo de las plantas, así como por su apoyo y cariño integro.

A mi novio M. en C. Alfredo Ramos Vázquez, a mis Hermanos, Sobrinos y a la Ing. Forestal Inés Morato por el cariño, compañía y confianza que me brindaron.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez le expreso mi especial gratitud, por darme la oportunidad de realizar este trabajo en uno de los proyectos que acertadamente dirige. Así como, por sus constantes asesorías y por la revisión que realizó durante todo el desarrollo de este trabajo.

De igual manera agradezco a las integrantes del Jurado: Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán, Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco, M. en C. Josefina Barajas Morales y M. en C. Esthela Sandoval Zapotitla; por sus valiosos consejos y acertadas sugerencias durante la revisión de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por apoyarme con una beca para la realización de esta tesis, a través del Instituto Nacional de Ecología, A.C., Xalapa Veracruz.

Al Dr. Jorge López-Portillo mi reconocimiento y gratitud por sus asesorías en el trabajo de campo.

Al M. en C. Alfredo Ramos Vázquez por sus valiosas sugerencias y asesorías en el manejo del programa estadístico JMP, así como en la aplicación de las pruebas estadísticas que me ayudaron en la interpretación de mis datos.

Al M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez por sus diversas asesorías e importantes consejos a lo largo de mis estudios de maestría.

A la M. en C. Sara Fuentes y al Sr. Tiburcio Laez Aponte por su colaboración en la toma de las fotomicrografías en el Microscopio Electrónico de Barrido, así como al Biol. Álvaro Campos por su colaboración en la colecta del material biológico.

Al Pas. de Biol. Alejandro Medina Ávila y a la Biol. Bárbara Estrada del Instituto de Biología de la UNAM por sus consejos en la elaboración de las preparaciones histológicas.

A mis compañeros del Laboratorio de Arquitectura Hidráulica del Instituto Nacional de Ecología, A.C.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme dado la oportunidad de llevar a cabo mis estudios, así como por proporcionarme acceso a sus excelentes instalaciones, muy especialmente al Laboratorio de Apoyo a la Investigación –Anatomía Vegetal- a cargo de la M. en C. Esthela Sandoval Zapotitla, al Laboratorio de Microscopía Electrónica y a su Reserva Ecológica "Los Tuxtles", en el Estado de Veracruz, todos del Instituto de Biología.

Por último manifiesto sincero agradecimiento al Instituto Nacional de Ecología, A.C. de Xalapa Veracruz, ya que me brindó todo el apoyo para el uso de sus valiosas instalaciones, laboratorios y materiales.

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
2. OBJETIVOS	4
3. ANTECEDENTES	5
3.1 Mecanismos de almacenamiento de agua en el xilema	5
3.2 Técnicas para cuantificar el agua en tallos	6
3.3 Rutas de transporte y ascenso del agua	8
3.3.1 Estructura del xilema secundario	8
a) Vasos	9
b) Fibras	10
c) Parénquima axial y parénquima radial	10
d) Planos de la madera: sistema axial y sistema radial	11
e) Pared celular	12
3.3.2 Apoplasto y simplasto	12
3.3.2.1 Técnicas para observar el apoplasto en tallos	15
3.4 Ascenso de la savia	15
3.5 Teorías del ascenso de la savia	16
3.5.1 Teoría coheso-tenso-transpiración de Dixon y Jolly	16
3.5.2 Teoría de presión de compensación de Canny	17
3.5.3 Otras aportaciones para explicar el ascenso de la savia	18
a) Presión de raíz	18
b) Rellenado de vasos embolizados	18
3.5.4 Técnicas para medir la presión del agua en el xilema	19
a) Cámara de presión de Sholander-Hammel	19
b) Sonda de presión del xilema de Zimmermann	19
3.6 Características sistemáticas de la familia Urticaceae	20
3.7 Definición de liana y diferencias estructurales con árboles	20
4. MATERIALES Y METODOS	23
4.1 Descripción del área de estudio	23
4.2 Material vegetal	23

a) <i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb.	24
b) <i>Urera eggersii</i> Hieron	24
4.3 Datos cuantitativos de los elementos celulares del xilema	25
4.3.1 Preparaciones permanentes	26
4.3.1.1 Inclusión en parafina	26
4.3.1.2 Inclusión en polietilenglicol (PEG)	27
4.3.2 Preparaciones temporales	27
4.4 Procedimiento para medir el porcentaje de parénquima axial y parénquima radial	28
4.5 Procedimiento para medir el porcentaje de área de contacto vaso-parénquima	28
4.5.1 Preparaciones de elementos de vaso extendidos	28
a) Analizador de imágenes	29
b) Estereología	29
4.6 Estructura del apoplasto	30
4.6.1 Moldes del xilema secundario en silicón	31
4.6.2. Impresiones de secciones longitudinales de xilema	32
4.7 Contenido de agua retenida en el xilema por capilaridad en vasos (libre), en almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y en corteza (parénquima)	34
5. RESULTADOS	36
5.1 Descripción de las características microscópicas de:	
a) <i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Griseb	36
b) <i>Urera eggersii</i> Hieron	37
5.2 Datos cuantitativos de los elementos celulares	39
5.2.1 Análisis de varianza de los datos cuantitativos de los elementos celulares	40
5.3 Porcentajes de área de parénquima axial y radial	51
5.3.1 Análisis de varianza de los porcentajes de parénquima xilemático	54
5.4 Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima (analizador de imágenes y Estereología)	55
5.5 Contenido de agua por capilaridad en vasos (libre) y en almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y en corteza (parénquima)	58
5.5.1 Análisis de los contenidos de agua por mes	59
a) Porcentaje de agua capilar en vasos (libre)	60
b) Porcentaje de agua almacenada en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas)	60

c) Porcentaje de agua almacenada en corteza (parénquima)	60
5.5.2 Análisis de los contenidos de agua por especie	60
5.6 contraimpresiones de moldes de polisiloxano	63
5.7 Láminas	65
<i>Estructura anatómica del xilema secundario de <i>Urera caracasana</i></i>	
Lámina 1. Sección transversal de tallo	67
Lámina 2. Sección longitudinal tangencial de tallo	69
Lámina 3. Sección longitudinal radial de tallo	71
<i>Estructura anatómica del xilema secundario de <i>Urera eggersii</i></i>	
Lámina 4a. Sección transversal de tallo Individuo A	73
Lámina 4b. Sección transversal de tallo. Individuo B	75
Lámina 5. Sección longitudinal tangencial de tallo	77
Lámina 6. Sección longitudinal radial de tallo	79
Lámina 7. Radios de <i>Urera eggersii</i> (cuñas)	81
<i>Porcentajes de parénquima axial y radial</i>	
Lámina 8. Parénquima axial y radial de <i>Urera caracasana</i> y <i>Urera eggersii</i>	83
<i>Porcentajes de área de contacto vaso-parénquima</i>	
Lámina 9a. Elementos de vaso extendidos de <i>Urera caracasana</i>	85
Lámina 9b. Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima. Ejemplificado con <i>Urera caracasana</i>	87
Lámina 10a Elementos de vaso extendidos de <i>Urera eggersii</i>	89
Lámina 10b. Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima. Ejemplificado con <i>Urera eggersii</i>	91
<i>Moldes e impresiones de xilema</i>	
Lámina 11 Moldes de silicón del xilema secundario de <i>Urera caracasana</i>	93
Lámina 12. Impresiones de xilema secundario de <i>Urera caracasana</i> en polisiloxano	95
Lámina 13. Moldes de silicón del xilema secundario de <i>Urera eggersii</i>	97
Lámina 14. Impresiones de xilema secundario de <i>Urera eggersii</i> en polisiloxano	99

Lámina 15. Punteaduras Intervasculares de <i>Uretra eggersii</i> en parafina y en polisiloxano	100
6. DISCUSIÓN	101
7. CONCLUSIONES	111
8. RECOMENDACIONES	113
9. BIBLIOGRAFÍA	114
10. APÉNDICES	
Apéndice 1. Tabla resumen de los promedios de los porcentajes de agua en vasos, xilema (parenquima-firotraqueidas) y corteza (parénquima)	122
Apéndice 2. Mediciones del diámetro de punteaduras intervasculares De <i>U eggersii</i> obtenidos por medio de con dos técnicas: parafina y polisiloxano	123

RESUMEN

Se comparó la estructura del xilema secundario y la capacidad de almacenamiento de agua de dos especies del género *Urera*: *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb., de hábito de crecimiento arbóreo y *Urera eggersii* Hieron., de hábito de crecimiento trepador (liana), que habitan en los Tuxtlas, Veracruz

Por medio de preparaciones histológicas de cada una de las secciones del xilema y preparaciones de material disociado, se describieron las características microscópicas del xilema de cada una de las especies, estos resultados se ilustraron mediante láminas elaboradas con fotografías tomadas con cámara digital. Para completar la descripción anatómica de las especies, además se obtuvieron fotomicrografías con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), de moldes de vaso obtenidos por infiltración de silicón e impresiones de madera en polisiloxano.

Por otra parte con dichas preparaciones y por medio de un analizador de imágenes se cuantificaron los diámetros y las longitudes de la mayoría de los tipos celulares y otras estructuras, como: diámetros de punteaduras intervasculares y grosor de pared de las fibrotraqueidas. Estas mediciones se compararon por medio de análisis de varianza para determinar en que caracteres anatómicos son iguales y en cuales difieren ambas especies

Con las preparaciones permanentes de secciones transversales se determinaron los porcentajes de parénquima en el xilema (axial y radial), utilizando para ello un lector de área y un analizador de imágenes. También se cuantificó el porcentaje de pared celular de elementos de vaso individuales que están en contacto con células de parénquima, con un analizador de imágenes y técnicas estereológicas.

Por medio de fuerza centrífuga se cuantificó el agua almacenada o retenida por capilaridad en vasos. Asimismo por medio de deshidratación de tallos, se cuantificó el porcentaje de agua almacenada intracelularmente en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y el porcentaje de agua almacenada en la corteza.

Conjuntado todos estos resultados se propusieron las características anatómicas que pueden estar involucradas en un eficiente almacenamiento y transporte de agua en el xilema.

Se encontró que las especies difieren en la mayoría de los caracteres analizados, siendo los más significativos los diámetros tangenciales de vasos y los porcentajes de parénquima axial y radial- En *U. caracasana* el parénquima más distintivo fue el axial y en *U. eggersii* fue el radial. Se determinó que *U. eggersii* tiene mayor capacidad de almacenamiento de agua capilar y *U. caracasana* tiene tendencias a presentar mayor almacenamiento de agua en xilema (parénquima-fibrotraqueidas).

1. INTRODUCCION

El agua almacenada dentro de los tejidos vegetales representa un recurso de gran importancia, ya que las plantas lo utilizan para sus procesos fisiológicos (como la fotosíntesis y el crecimiento) y para sobrevivir durante períodos de deficiencia de humedad, los cuales, se presentan tanto en forma diurna como en temporadas de sequía estacional. Ante esto, las especies vegetales han desarrollado componentes estructurales para sostener y proteger esta reserva (Tyree & Ewers, 1991; Holbrook, 1995).

Dos áreas de almacenamiento de agua se han identificado en los tallos y ramas. la primera de ellas es la corteza y la segunda el xilema. En la corteza se almacenan pequeños volúmenes de agua, mientras que en el xilema se ubica la mayor capacidad de almacenamiento de agua de las plantas, pudiendo corresponder a un 75% o más (Ewers & Cruiziat, 1991).

Muchos aspectos de la estructura del xilema son relevantes en la habilidad de las plantas para almacenar y distribuir o transportar agua eficientemente (Mauseth, 1993). Tales aspectos están relacionados con muy diversos factores, como la morfología, el tamaño y proporción de sus diferentes tipos de células; como también con las propiedades y estructura de las paredes celulares.

Esto, aunado a las propiedades físico-químicas del agua y a la existencia de gradientes en el potencial hídrico, hace posible el movimiento de agua en el xilema. Este movimiento puede ser en sentido axial y en sentido radial. En el sentido axial el agua se moviliza en grandes volúmenes y a grandes distancias desde el suelo, en contra de la gravedad, por diminutos espacios celulares parecidos a capilares (vasos y traqueidas). En sentido radial el agua se transporta a cortas distancias, esto es entre célula y célula, pudiendo estar involucrado transporte activo y pasivo. A su vez, el agua puede difundirse por todo el xilema ya que todas sus células están interconectadas por diversas conexiones entre sus paredes celulares y membranas (Johansson, *et. al.*, 1999).

En el xilema, el almacenamiento de agua se da intracelularmente y extracelularmente. El primero ocurre principalmente en el parénquima axial y radial en donde se pueden almacenar grandes volúmenes de agua, aunque en algunas especies las fibras vivas que contienen citoplasma, también se consideran reservorios de agua (Carlquist, 1991). Asimismo los lúmenes de fibras (cuando las fibras han muerto por el proceso de lignificación), traqueidas y vasos constituyen el segundo tipo de almacenamiento de agua en el xilema, conocido como almacenamiento de agua por capilaridad (Zimmermann, 1983; Holbrook, 1995).

Debido a la importancia que tiene el agua en las plantas y a que ésta se almacena principalmente en el xilema, se decidió realizar este trabajo, con el fin de conocer como contribuyen en ésta función sus diferentes células (vasos, parénquima y fibrotraqueidas), comparando dos especies del mismo género pero que presentan diferentes formas de crecimiento.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Comparar la capacidad de almacenamiento de agua en tallos de un árbol (*Urera caracasana*) y de una liana (*Urera eggersii*) y determinar los factores anatómicos asociados a ésta capacidad

Objetivos particulares

- i. Determinar las características anatómicas que están asociadas a la eficiencia de almacenamiento de agua para cada especie.
- ii. Determinar los porcentajes de parénquima axial y radial por especie
- iii. Calcular los porcentajes de área de contacto entre células de parénquima y vaso, por especie.
- iv. Determinar el porcentaje de agua retenida por capilaridad en vasos (agua libre) y el porcentaje de agua almacenada intracelularmente en el xilema secundario (parénquima-fibras) por especie y en dos periodos del año.
- v. Determinar el porcentaje de agua almacenada en la corteza de cada especie.

Hipótesis

Ya que el xilema secundario de las lianas y de los árboles presentan marcadas diferencias estructurales debidas a sus diferentes hábitos (parásita mecánica vs. autosuficiencia mecánica), se espera encontrar diferencias en la función de almacenamiento de agua. Ya que una de las tendencias evolutivas observadas en las lianas es la disminución de la función de soporte en favor de la función de conducción, por lo tanto se esperaría también encontrar una mayor capacidad de almacenamiento de agua en los tallos de la liana.

3. ANTECEDENTES

3.1 Mecanismos de almacenamiento de agua en el xilema

De acuerdo con Zimmermann (1983), existen tres mecanismos de almacenamiento de agua en los tallos: 1) elasticidad de tejidos (albura del xilema), 2) en espacios capilares (vasos, traqueidas y fibras) y 3) dentro de células vivas. Estas formas diferentes de almacenar agua en el xilema, son consecuencia de la heterogeneidad de éste tejido (Ewers & Cruiziat, 1991).

1) El primer mecanismo de almacenamiento se debe al movimiento osmótico del agua a través de las paredes celulares elásticas, ubicadas en su mayor parte en la albura del xilema (Zimmermann, 1983) o cercanas al *cambium vascular*, esta forma de almacenamiento provee considerable cantidad de agua a los tejidos vivos.

Se ha observado en las fluctuaciones diametrales diurnos que experimentan los tallos de muchos árboles y se ha detectado que el agua almacenada en la albura está siendo utilizada durante el día, cuando la transpiración excede el ascenso del agua (Waring & Running, 1978). Canny (1997), en estudios con el girasol, encontró que los vasos se recargan de agua en las horas de mayor transpiración y supone que esto se debe a que las células del parénquima aportan agua para la recarga de los vasos.

2) Espacios capilares. El agua atrapada por capilaridad ("agua capilar") es almacenada en los lúmenes de vasos y en los espacios intercelulares de los tejidos inelásticos del xilema. Cuando las plantas empiezan a transpirar, la tensión del agua en los vasos y traqueidas aumenta, provocando la entrada de aire (conocida como el sembrado de burbujas) entre mayor sea la tensión mayor será la expansión de la burbuja provocando el rompimiento de la columna de agua en los capilares conocida como cavitación (del latín *cavidad*). De esta manera, considerables volúmenes de agua quedan atrapados entre las áreas no cavitadas y puede ser en amplios sectores del xilema. Al disminuir la tensión del xilema, al cesar la transpiración, los vasos se vuelven a recargar de agua. (Tyree, *et al.* 1999). Esta recarga se puede dar por presión de

raíz durante la noche, aunque también se ha demostrado que los elementos traqueales pueden extraer agua de las células vivas del parénquima durante el día (Canny, 1995, Holbrook & Zwieniecki, 1999).

Holbrook (1995), señala que bajo condiciones de sequía severa el agua atrapada entre las burbujas de aire (embolismos) puede contribuir a la sobrevivencia al prevenir la desecación de los tejidos meristemáticos

3) Las células vivas en el tallo están localizadas principalmente en la corteza (floema, cambium y parénquima) y en el parénquima del xilema (axial y radial). Un aspecto muy importante del parénquima axial y radial es su habilidad para almacenar agua, especialmente porque el agua está bajo tensión moderada y se puede movilizar libremente. El consumo de agua por las células vivas puede tener variaciones, siempre y cuando el contenido celular de agua o los potenciales hídricos no decaigan por debajo de un límite de daño celular (Zweifel, *et al.* 2000).

3.2 Técnicas para cuantificar el agua en tallos

Se han desarrollado varias técnicas para monitorear cambios estacionales y diurnos en el contenido hídrico en árboles. Holbrook, (1995) clasificó éstas técnicas en destructivas y no destructivas.

Shulze, *et al.*, (1988) al examinar algunas características hídricas de la madera de 41 especies leñosas del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, determinaron que la capacidad de almacenamiento de agua puede ser estimada usando solamente el peso específico de la madera; concluyeron esto al examinar tres características del contenido de agua en la madera (contenido máximo de agua, contenido relativo de agua y el agotamiento absoluto de agua).

La técnica seguida por Shulze, *et al.* (1988), puede considerarse destructiva, ya que se altera la muestra original al someterla a un tratamiento de secado para su posterior análisis. Sin

embargo, por su bajo costo, es la más difundida en estudios para conocer el contenido de agua de diferentes tejidos vegetales (Slavik, 1974).

Por otra parte, las técnicas no destructivas incluyen. tomografía computarizada móvil, emisiones ultrasónicas, métodos termoeléctricos, rayos gama, resonancia magnética, reflectometría y bandas dendrométricas.

Por medio de la tomografía computarizada portátil se puede elucidar la dinámica del transporte de agua en el xilema y los patrones generales del contenido de agua en árboles. Esta técnica es una herramienta muy útil para definir las condiciones hídricas en el tallo y predecir el uso del agua y sobrevivencia de plantas individuales; consiste en escanear el tronco en varias direcciones, siguiendo la distribución del agua en su interior. Las secciones pueden ser integradas en mapas. Esta técnica ha sido poco empleada, debido a su alto costo ya que involucra una tecnología compleja (Raschi *et. al.* 1995)

La técnica conocida como reflectometría (RDT=Reflectometría en el Dominio del Tiempo), originalmente se desarrollo para monitorear la humedad en el suelo y posteriormente se adaptó a los árboles, está basada en la velocidad en la cual una onda electromagnética es propagada a través de un material con presencia de agua y en la constante dieléctrica del material, tiene la ventaja de proveer un gran número de mediciones en poco tiempo. Consiste en hacer dos agujeros paralelos en el tronco con un taladro, insertando dos sondas, los pulsos eléctricos son leídos a través de una computadora o un osciloscopio. Con esta técnica se ha podido detectar que un alto porcentaje del agua que transpiran las plantas durante periodos de sequía proviene del agua almacenada en el xilema (Wullschleger, *et.al.* 1996).

Por medio de bandas dendrométricas, se puede medir el contenido de agua de la savia a través de los cambios diametrales a lo largo del día. Los cambios diametrales diurnos se pueden observar en todas las partes del árbol incluyendo el tronco, ramas, raíces, hojas y frutos. Los cambios diametrales pueden ser un buen indicador del status hídrico a lo largo del árbol Usualmente, los cambios diametrales diurnos son medidos en la superficie del floema, sin embargo el status hídrico del árbol puede ser determinado por mediciones de los cambios

diametrales del xilema, siendo este último más preciso. Las ventajas de este método son su bajo costo, peso ligero y su facilidad de uso (Ueda & Shibata, 2001).

3.3 Rutas de transporte y ascenso del agua

3.3.1 Estructura del xilema secundario

El xilema secundario es un tejido complejo, también conocido como madera, se deriva del cambium vascular y se desarrolla en los tallos y raíces de las coníferas y muchas angiospermas como una consecuencia del crecimiento secundario (Butterfield & Meyland, 1980), sus funciones incluyen transporte de agua y minerales, soporte mecánico del cuerpo de la planta, así como almacenamiento de agua y diversas sustancias de reserva (Shau-Ting & Ewers, 1992)

La madera de las angiospermas es considerablemente más compleja que la madera de las gimnospermas (coníferas), ya que presenta una variedad más grande de tipos celulares (vasos, fibras, parénquima axial, parénquima radial). En las gimnospermas por ejemplo las funciones de conducción y soporte son proporcionadas por un tipo de célula -las traqueidas-, mientras que en la mayoría de las angiospermas estas funciones son llevadas a cabo de manera diferencial por vasos y fibras (Butterfield & Meyland, 1980; Marja-Sisko, 1995).

Hablando en términos morfológicos, la estructura del xilema secundario de cada especie presenta características anatómicas que la hacen única. Las descripciones que proporcionan Kribs, (1968), Butterfield & Meyland, (1980), Zimmermann, (1983), Marja-Sisko, (1995) y Carlquist, (1998) son una prueba de ello. Así tenemos que al examinar el xilema secundario nos sorprenden las diferentes combinaciones de cada uno de sus elementos celulares: vasos, fibras y parénquima; los cuales son consecuencia de la adaptación de cada especie.

A continuación se menciona brevemente las características de las células más importantes del xilema:

a) Vasos

Los vasos son estructuras celulares especializadas en la conducción de agua y minerales, están formados de un número variable de elementos de vaso, los cuales son células unidas por sus extremos, por medio de placas de perforación (vasos y elementos de vaso no son sinónimos). (Marja-Sisko, 1995).

Los elementos de vaso muestran una gran variedad de formas (tambor, barril, oblonga y lineal) y diversos tamaños; algunos son de diámetros grandes, otros son estrechos, sus placas de perforación son de muchos tipos (simples o de perforación múltiple: escalariformes, foraminada o reticulada), pueden estar agrupados (de manera lineal o en racimos), o distribuirse de manera solitaria. Asimismo sus paredes pueden ser lisas, o pueden contener rebordes y otras irregularidades, especialmente debidas a la presencia de punteaduras (Zimmermann, 1983).

Los vasos pueden estar en contacto con otros vasos, o bien con células de parénquima radial y/o parénquima axial, así como con fibras o traqueidas peri-vasculares. La densidad y número de las punteaduras varía, dependiendo del número y naturaleza de la células adyacentes (Carlquist, 1998). Son de importancia relevante las punteaduras de contacto entre células de parénquima y elementos de vaso, pues como se verá en el apartado 3.5.3, los vasos reciben un suministro de agua a través de estas comunicaciones en períodos de estrés hídrico.

Las punteaduras que conectan un elemento de vaso con otro elemento de vaso, o con una fibra peri-vascular, son llamadas punteaduras intervasculares, y las punteaduras entre un elemento de vaso y células de parénquima son llamadas punteaduras de contacto o punteaduras vaso-parénquima (Butterfield & Meyland, 1980; IAWA, 1989).

b) Fibras

Las fibras son subdivididas en: fibras libriformes y fibrotraqueidas, dependiendo de su longitud, el engrosamiento de su pared y la naturaleza de su punteaduras. Las fibras libriformes son más largas que las fibrotraqueidas, tienen pared moderadamente gruesa a muy gruesa con punteaduras simples. Su función es principalmente de soporte. Las fibrotraqueidas no son usualmente tan largas como las fibras libriformes. Las fibrotraqueidas tienen paredes delgadas a moderadamente gruesas con punteaduras bordeadas, tienen funciones de conducción y de soporte mecánico (Butterfield & Meyland, 1980). También pueden tener un papel en el almacenamiento de agua (Ewers y Cruiziat, 1991).

Algunas veces en las fibras se forman paredes transversales delgadas, conocidas como septos. Las fibras septadas permanecen vivas por un período más grande y su función es de células de almacenamiento de almidón y pueden depositar cristales de oxalato de calcio (Ewers y Cruiziat, 1991; Marja-Sisko, 1995).

c) Parénquima axial y parénquima radial

1. El parénquima axial es muy variado en cuanto a sus patrones de distribución. De acuerdo a su posición con respecto a los vasos este puede ser paratraqueal (adyacente a los vasos) o apotraqueal (no está en contacto con los vasos), sus funciones son el almacenamiento de agua y nutrientes (Butterfield & Meyland, 1980). El parénquima axial es especialmente abundante en especies tropicales, pudiendo ocupar un volumen por arriba de la mitad del xilema (Marja-Sisko, 1995).

A su vez de acuerdo al arreglo y a la cantidad de ambos tipos de parénquima, Kribs (1968) los subdividió en los siguientes subtipos:

Parénquima paratraqueal:

- i. Parénquima vasicéntrico. Rodea a los vasos de manera circular o oval y puede estar formado de una a varias células de ancho. Si son pocas células y estas no rodean completamente al vaso se dice que es irregular y escaso.
- ii. Parénquima aliforme. Rodea a los vasos y forma una ala que se extiende lateralmente-
- iii. Parénquima aliforme confluyente. Cuando el parénquima aliforme se une entre si formando bandas diagonales

Parénquima apotraqueal:

- i. Parénquima difuso. Bandas de parénquima simple o células distribuidas irregularmente entre los elementos fibrosos
- ii. Parénquima agregado difuso. Es una mezcla de parénquima difuso y parénquima en arcos tangenciales cortos.
- iii. Parénquima apotraqueal en bandas confluentes. Forma bandas concéntricas de una a varias células de ancho.

- II. El parénquima radial en las angiospermas tienen alto grado de variabilidad, ya que sus radios van desde uniseriados a multiseriados, cortos a altos, las células de parénquima varían en forma pudiendo ser: células procumbentes (células arregladas de manera horizontal), células erectas (células rectangulares con su eje longitudinal alineado a lo largo del eje vertical del tallo) y células cuadradas. Asimismo, dependiendo de la combinación de las formas de las células de parénquima pueden ser homocelulares (compuestos de un tipo de célula) o heterocelulares (compuestos de dos o tres tipos e células). Sus funciones son para almacenar y distribuir nutrientes en dirección horizontal (Kribs, 1968; Marja-Sisko, 1995).

d) Planos de la madera: sistema axial y sistema radial

La estructura celular de la madera es analizada en sus tres planos (transversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial), ya que los vasos, las fibras y el parénquima axial

tienen orientación axial (a lo largo del eje longitudinal) y el parénquima radial como su nombre lo indica tiene orientación radial (transversal al eje). Si un cubo de una muestra de madera es cortada en sentido perpendicular al eje longitudinal tenemos la sección transversal y si es cortada a lo largo del plano axial podemos tener las secciones longitudinal tangencial y longitudinal radial. De cada una de estas secciones, así como de preparaciones obtenidas al disociar la muestra de madera por estudiar se obtiene diferente información que analizada en conjunto nos da las características globales de la madera de una especie (I.A.W.A., 1989).

Debido a las dos orientaciones en las que están arregladas las células del xilema secundario de gimnospermas y de angiospermas se distinguen también dos rutas de movimiento del agua: la radial, que permite el paso del agua a través de las células radiales y la axial, la cual se lleva a cabo en el sentido longitudinal o paralelo al eje del tallo, a través de las traqueidas y miembros de vaso. También hay transporte, aunque más lento, a través de las células no vasculares.

e) Pared celular

Las paredes celulares de la madera están compuestas de una capa intercelular, una pared primaria y una pared secundaria. La pared primaria es una delgada capa producida durante la división celular y el crecimiento subsecuente de las células madres del xilema, mientras que la pared secundaria es una delgada capa depositada al interior de la pared primaria. La pared secundaria, ocupa mayor volumen y esta subdividida en una capa externa (S_1), una capa intermedia (S_2) y una capa interna (S_3); en cada una de las cuales hay una diferente orientación de las microfibrillas de celulosa (Higuchi, 1997).

3.3.2 Apoplasto y simplasto

El cuerpo de las plantas en su totalidad, hablando en términos fisiológicos, consiste de dos componentes biológicos: el simplasto y el apoplasto. Los cuales tienen propiedades fisiológicas y mecánicas bien diferenciadas (Niklas, 1992).

Los términos apoplasto y simplasto describen conceptos que son muy útiles para describir la translocación en las plantas vasculares. El apoplasto es un 'tejido' muerto, interconectado, constituido de paredes celulares, espacios intercelulares y xilema funcional, a través del cual el agua, y las sustancias disueltas en ella, pueden fluir o difundirse libremente. El simplasto está constituido por todo el citoplasma y membranas de las células que forman la planta. Potencialmente, el citoplasma de todas las células vivas que existen en un árbol, está interconectado a través de los plasmodesmos (conexiones citoplasmáticas existentes entre dos células vecinas). Como se mencionó anteriormente, el transporte de agua en la planta se lleva a cabo a través del xilema. El concepto del apoplasto hace evidente que el agua, con los minerales disueltos en ella, no solamente se eleva a través de la porción del árbol inmediatamente en contacto con la región cambial, sino que tiene también acceso a las células vivas del xilema, al cambium y al floema, a todo lo largo de su trayectoria. Las paredes celulares, externas al citoplasma de las células vivas del xilema, son parte del apoplasto y permiten que el citoplasma de dichas células esté en contacto con la corriente de transpiración (Mauseth, 1988).

Entre las muchas funciones del simplasto está la de mantener la función circulatoria del árbol. La capa formada por la endodermis de las raíces, cuyas paredes celulares están formadas por compuestos impermeables al agua, tiene la función de controlar la entrada de agua al tejido xilemático de la raíz, por medio del control osmótico y de la transpiración. Al otro extremo de la planta, en las hojas, las células guardas de los estomas de las hojas controlan la velocidad de la transpiración y, por lo tanto, el flujo del agua a través de la planta. En principio, el citoplasma de las células de la endodermis de la raíz está conectado al de las células guardas de los estomas de la hoja, ya que, como se mencionó anteriormente, el citoplasma de todas las células vivas del árbol forman el simplasto.

El movimiento de agua por el xilema puede suceder a través del simplasto y apoplasto. Además, Steudle, (1990) menciona que puede existir una tercera ruta conocida como transcelular (vacuolar). La ruta transcelular involucra transporte a través de la membrana plasmática y de la membrana vacuolar, es difícil distinguir entre los componentes simplásticos y los transcelulares, por lo que estos dos últimos se han llamado también ruta de célula a célula.

El agua puede transportarse por estas rutas. Sin embargo, la ruta seguida depende de la resistencia relativa de cada una y del área de la ruta. Por ejemplo, tálides, paredes muy lignificadas, zonas condensadas de taninos y áreas suberizadas, pueden aumentar la resistencia al flujo de agua, por lo que es difícil descubrir las rutas del movimiento de agua a través de los árboles. También se ha visto que la resistencia de la ruta transcelular puede ser más baja debido a las aquaporinas, (Peterson, *et. al.* 1999).

Las aquaporinas son proteínas formadoras de una especie de canales en las membranas celulares, permiten el flujo de agua a través de ellas de una forma más rápida y eficiente, tienen una alta especificidad para el agua. Su importancia fisiológica es relevante ya que muchos eventos requieren rápida translocación de grandes volúmenes de agua a través de membranas, por ejemplo la elongación celular y los movimientos estomáticos. Las aquaporinas ocurren de manera general en plantas, animales, hongos y bacterias (Johansson, *et. al.* 2000).

El agua es transportada en grandes volúmenes y a grandes distancias en el xilema y en el floema y prácticamente no existen membranas como barreras, en contraste el agua también puede ser transportada a cortas distancias en tejidos no vasculares en donde frecuentemente están involucradas membranas. El transporte de agua a través de membranas ocurre por difusión a través de la bicapa lipídica y por transporte a través de las aquaporinas (Johansson, *et al* 2000).

Cabe resaltar que el movimiento de agua a través de los vasos del xilema, no involucra directamente a las aquaporinas, ya que los elementos de vaso no tienen membranas. Sin embargo las aquaporinas pueden estar asociadas de alguna manera en el flujo de agua desde el xilema hacia otras células. Las aquaporinas están asociadas a respuestas rápidas de adaptación de las plantas en condiciones de estrés hídrico, cuando un tejido u órgano se deshidrata, la presencia de aquaporinas en la membrana plasmática puede facilitar el suministro de agua a las células vivientes desde el xilema (Chrispeels & Maurel, 1994).

3.3.2.1 Técnicas para observar el apoplasto en tallos

Debido a las diferentes técnicas desarrolladas para obtener moldes de los espacios interiores de las células que conforman el apoplasto, consistentes en rellenar con resinas líquidas espacios o cavidades dentro del cuerpo de la planta como lúmenes de vasos, fibras y espacios intercelulares, se han obtenido fotomicrografías de estos espacios. Este rellenado o infiltrado se logra por medio de inyección de resinas usando vacío. Estas resinas se polimerizan y se pueden obtener moldes tridimensionales de los espacios del tejido original, en los que es posible observar las punteaduras, las cámaras de las punteaduras, placas de perforación, lúmenes de vasos y fibras, de manera tridimensional. Los moldes pueden ser examinados con microscopio electrónico de barrido, para observar la parte interna de estos. Las resinas o plásticos empleados deben tener la propiedad de endurecerse y no ser degradados o disueltos con las sustancias empleadas para digerir la pared celular original. Además, deben garantizar que en sus superficies quede la impresión de la pared celular (Mauseth y Fujii, 1994).

Existen pocos trabajos que describan el apoplasto de especies maderables. Entre estos destaca el de Mauseth y Fujii (1994) quienes obtuvieron moldes del apoplasto de muestras de madera tomadas de un herbario, empleando resinas sintéticas (Mercox y Poliestireno), así como los trabajos de André (1998), quien ha obtenido moldes de vaso de varias especies de bambú (Poaceae) por medio de la infiltración de un elastómero de silicona. Las ventajas de obtener moldes son que permiten observar el apoplasto de manera tridimensional y la manera como se dan las múltiples conexiones entre las diferentes paredes celulares. Sin embargo, las resinas comerciales que se han empleado son muy costosas y difíciles de conseguir en México.

3.4 Ascenso de la savia

Numerosas investigaciones han aportado conceptos y teorías así como nuevas metodologías para conocer la manera en la que se da el ascenso de la savia. Estos conceptos incluyen las propiedades físicas y químicas del agua, así como de los conductos (traqueidas/vasos) o rutas (apoplasto y simplasto) a través de los cuales fluye y los tejidos o espacios en los cuales se almacena.

Tales investigaciones han dado lugar a interesantes teorías como la *teoría de cohesión* de Dixon y Jolly (1914) y la teoría de presión de compensación de Canny (1995), así como a valiosos conceptos como la presión de raíz, el rellenado de vasos embolizados y más recientemente el conocimiento de las proteínas de membrana (Zimmermann, 1983; Canny, 1995; Holbrook & Zwieniecki, 1999; Tyree, *et al.* 1999).

3.5. Teorías del ascenso de la savia

3.5.1 Teoría coheso-tenso-transpiración de Dixon & Jolly

La *teoría de cohesión* atribuida a Dixon y Jolly quienes la expusieron en 1914. Sin embargo, fue primero expuesta por Böhm en 1893, citado por (Zimmermann, 1983), considera que el agua en el xilema está bajo tensiones elevadas debido a la transpiración y a la fuerza de gravedad, permaneciendo así por períodos prolongados de tiempo (estado metaestable) y que existe una continuidad de la columna de agua desde la raíz hasta las hojas. Esta teoría trata de explicar el ascenso de la savia en los árboles con base en gradientes de potenciales hídricos desde el suelo hasta la atmósfera, a través de la planta, y a la propiedad del agua de alcanzar niveles de tensión elevados (Salisbury & Ross, 1994; Grace, 1993).

Para comprender esta teoría es necesario enunciar algunas propiedades fisico-químicas del agua. Dentro de éstas sobresalen su estructura polar y su capacidad de formar puentes de hidrógeno, además de ser un excelente solvente (Salisbury & Ross, 1994). El agua, por ser una molécula polar, tiene dos propiedades químicas sobresalientes: adhesión (atracción entre moléculas distintas) y cohesión (atracción entre moléculas semejantes). En ambos casos intervienen los puentes de hidrógeno y ambos intervienen en la capilaridad.

Por la adhesión, el agua se ve atraída a sustancias como las moléculas de proteína y hacia los polisacáridos de la pared celular, que también son moléculas polares. La cohesión entre las moléculas de agua le confiere la capacidad de resistir al estiramiento, sin romperse (tensión superficial). Las fuerzas de cohesión pueden ser muy grandes en tubos capilares de diámetros

pequeños, como son los vasos y traqueidas, originando que el agua pueda permanecer unida de manera continua, formando largas columnas.

La teoría de cohesión requiere que la columna de agua en el xilema resista tensiones elevadas (-20 bares), sin que se presente cavitación, para levantar el agua a la copa de los árboles, es decir requiere suficiente fuerza cohesiva en las columnas de agua para resistir la tensión. Sin embargo, diversas investigaciones ha demostrado la formación de embolismos en los elementos conductores, dando como resultado el incremento de la resistencia hidráulica, ya que la columna de agua se interrumpe, pudiendo esto influir en el status hídrico de la planta

3.5.2 Teoría de presión de compensación de Canny

Canny (1995) publicó una nueva teoría del ascenso de la savia ya que consideró que la teoría de Cohesión presenta una serie de inconsistencias, como son las siguientes:

- a. Las tensiones altas que se necesitan en la teoría de la cohesión no se presentan en la naturaleza, de acuerdo con las nuevas técnicas de medición. Estas últimas mediciones que se realizan con métodos directos establecen el umbral de cavitación es aproximadamente de -2 bares, y no de -20, como lo establece la teoría de cohesión
- b. El gradiente necesario de tensión que debe existir conforme a la altura, no existe, según Canny.
- c. Las mediciones de tensión con la cámara de presión de Sholander son diferentes de las que se realizaron con la sonda de presión en el xilema desarrollada por Zimmermann y colaboradores (1994).

Para resolver estos conflictos, se requiere alguna fuente de presión de compensación en el xilema para reducir la tensión de -20 bares a -2 bares, por lo que propuso que esta presión debe ser osmótica.

Canny (1995) propuso que la presión de compensación es causada por la presión del tejido del parénquima xilemático, presionando sobre los estrechos espacios de fluido de los

elementos traqueales y presionados por ellos. A su teoría del ascenso de la savia la llamó - *Presión de Compensación* - y ha mostrando diferentes conflictos con la teoría de cohesión.

3.5.3 Otras aportaciones para explicar el ascenso de la savia.

a) *Presión de raíz*. La presión positiva del xilema, usualmente es atribuida a la presión de raíz. La presión de raíz es producida por la secreción de iones y moléculas de azúcares hacia los vasos de la raíz por las células vivientes que los rodean a savia del xilema, creando una presión osmótica en la savia del xilema (Fisher, *et.al.* 1997).

Es ampliamente aceptado que la presión de raíz puede facilitar la recuperación de la conductividad hidráulica de los conductos del xilema embolizados, mecanismo que se ha observado en hierbas, arbustos y árboles pequeños, pero se desconoce si en árboles altos también ocurre. La presión de raíz algunas veces se evidencia por la gutación (que es la descarga de los conductos durante la noche, la cual sucede a través de los hidátodos y se observa agua en las hojas durante la noche y antes de que la planta empiece a transpirar) (Tyree *et. al.*, 1999).

Se cree que la presión de raíz puede jugar un papel en el relleno de los vasos amplios de las lianas los cuales pueden estar propensos a la cavitación provocada por los muy bajos potenciales hídricos del xilema durante periodos de estrés hídrico (Ewers, *et. al.*, 1991).

b) *Relleno de vasos embolizados*. Otro mecanismo de recuperación de la conductividad hidráulica después de inducir embolismo en vasos de árboles en las que no hay presión de raíz, se explica por el flujo de agua desde células de parénquima axial paratraqueal vasicéntrico hacia los conductos embolizados. Este flujo se da a través de las punteaduras que existen entre las células de parénquima axial y vasos y otros elementos traqueales. Estas evidencias se basan en observaciones del relleno de vasos de tallos congelados bajo el microscopio electrónico de barrido de congelación (Tyree *et. al.*, 1999). Holbrook y Zwieniecki (1999) mencionan que este transporte contiene un alto grado de complejidad y la existencia de

propiedades específicas que todavía no han sido verificadas, y que las proteínas de membrana pueden ayudar a revelar posibles rutas de exudación de agua dentro del lumen de los vasos.

3.5.3 Técnicas para medir la presión del agua del xilema.

a) Cámara de presión de Scholander-Hammel.

La cámara de presión de Scholander-Hammel (también conocida como bomba de Scholander), es comúnmente usada para medir la presión del agua del xilema. Este método se considera indirecto ya que no se mide en la planta viva, siendo necesario cortar un tallo o una hoja con su pecíolo para posteriormente medirlos en la cámara mediante la aplicación de presión hasta extraer el agua (Zimmermann, *et. al.* 1994).

b) Sonda de presión del xilema de Zimmermann.

Zimmermann, *et. al.* (1994) diseñaron un dispositivo para medir la presión del xilema *in situ* en hojas transpirando en árboles arriba de 35 m, sugirieron que este método proporciona mediciones más reales en comparación con las obtenidas a través de la cámara de Scholander-Hammel, a la cual consideran que sobreestima los valores de la presión del xilema. A este dispositivo lo llamaron 'Sonda de presión del xilema', y consiste esencialmente de un microcapilar, cuya punta tiene un diámetro de 10 μm y es llenado con agua sin gas y deionizada conectada a una cámara que contiene un medidor de presión. Zimmermann, *et. al.* (1994) insertaron la punta del microcapilar dentro de los vasos de la vena media de las hojas en árboles altos.

Ellos mostraron que la presión del xilema es menos negativa (la tensión es menor) que las obtenidas de mediciones tomadas en la cámara de presión, asimismo mostraron que la cámara de Scholander-Hammel no tiene, por tanto mediciones correctas de la presión del xilema (potencial hídrico). Es decir obtuvieron valores menos negativos en la presión del xilema con la sonda que con la cámara de Scholander-Hammel.

3.6 Características sistemáticas de la familia Urticaceae

La familia Urticaceae está ampliamente distribuida en regiones tropicales y subtropicales; pocas de sus especies ocurren en las partes frías del mundo. Está representada por hierbas anuales o perennes, arbustos o árboles pequeños y lianas. Consta de entre 40-45 géneros y cerca de 1500 especies (Standley & Steyermark, 1952; Cronquist, 1981; Ribero, *et. al.*, 1999). Algunas de las especies de esta familia presentan fibras útiles para la industria textil. Sin embargo, es más conocida por sus hojas urticantes al tacto, reacción causada por tricomas que inyectan acetilcolina, provocando una sensación de quemadura (Ribero, *et. al.*, 1999). La madera de esta familia presenta una rica diversidad anatómica, pero una característica en común es la presencia de parénquima axial no lignificado, el cual ocurre en bandas o islas semejando floema incluido (Metcalfe & Chalk, 1950).

El género *Urera* está representado por alrededor de 35 spp., y su distribución es pantropical. Principalmente árboles pequeños, arbustos y algunas lianas. Presentan tricomas urticantes. Los árboles ocasionalmente alcanzan alturas hasta de 10 m de altura (*U. capitata*). Algunas veces con pequeñas espinas urticantes sobre tallos o pecíolos. Principalmente caulifloros, las inflorescencias en panículas, más o menos corimbosas. Fruto, una drupa comúnmente de color naranja intenso (Gentry, 1993).

3.7 Definición de liana y diferencias estructurales con árboles

Las lianas son plantas leñosas que germinan y enraizan en el suelo y suben por árboles que usan como soporte mecánico, razón por la cual son consideradas parásitos mecánicos que están en competencia con su hospedero por la luz, agua y recursos minerales. Sus tallos tienen un área transversal pequeña con relación a la cantidad de follaje que sustentan (Ewers & Fisher, 1991). En general presentan hojas hasta el dosel, por lo que es difícil asociar sus hojas con el tronco, principalmente cuando varias especies de lianas están sobre un mismo árbol. Las diferentes especies de lianas presentan diversas estrategias para subir por una planta hospedera. Algunas especies presentan estructuras especializadas para sostenerse y subir, como zarcillos, ganchos y espinas; otras presentan un leño que se enrolla en la planta de soporte

(torsión). En algunos casos las lianas jóvenes pueden parecer arbustos o árboles. Asimismo, las hemiepífitas pueden parecer lianas. Sin embargo, estas últimas germinan en el dosel desde donde proyectan sus raíces al suelo (Tosco, 1973; Ribero, *et. al.* 1999).

Las lianas están incluidas en numerosas familias. Sin embargo la mayor proporción de ellas se encuentra en: Bignoniaceae, Leguminosae (Papilionoideae y Caesalpinioideae), Menispermaceae, Sapindaceae, Hippocrateaceae, Passifloraceae, Malpighiaceae, Dileniaceae, Convolvulaceae, Apocynaceae, Polygonaceae y Cucurbitaceae.

En árboles, el principal tipo de crecimiento secundario es el denominado crecimiento secundario típico, el cual consiste en la diferenciación celular del cambium vascular (que se ubica de manera cilíndrica y continua en el tallo) en xilema hacia el interior y en floema hacia el exterior. El otro tipo de crecimiento secundario es denominado atípico, anómalo o también se le conoce como variante cambial, es particularmente característico en lianas tropicales. Este tipo de crecimiento presenta variaciones, de las cuales Fisher & Ewers (1992) describen 7 tipos

La estructura del leño de las lianas es generalmente diferente a la estructura del leño de los árboles y arbustos, Ewers, *et. al.* (1991); Ewers y Fisher (1991); Carlquist (1991); Lev-Yadun & Aloni (1995); y Ribero, *et. al.* (1999). Estos autores mencionan que las lianas presentan las siguientes características.

- i) Sus tallos normalmente tienen tasas de crecimiento secundario mucho más bajas que los árboles o arbustos.
- ii) Tienen vasos de diámetro y longitud mayor, a pesar de tener tallos estrechos
- iii) Frecuentemente tienen tipos peculiares de anatomía del xilema
- iv) Es más frecuente encontrar variantes del crecimiento secundario (crecimiento anómalo) entre las lianas tropicales que entre las formas arbustivas o arbóreas. Se presume que las variantes en este tipo de crecimiento incrementan la flexibilidad en los tallos, protegen al floema, incrementan el parénquima de almacenamiento, limitan el rompimiento de los tejidos vasculares durante el enrollamiento y promueven la formación de corteza cuando ésta es destruida por lesiones.
- v) Para especies congéneres, las lianas tienen vasos más anchos que los árboles

- vi) Contienen más área vascular y menos área de sostén que los árboles.
- vii) Una característica anatómica muy importante es la formación de radios anchos, los cuales ocasionan que el tallo se segmente sin fracturarse y pueda regenerarse fácilmente después de algún daño

Ewers *et. al* (1989) al estudiar comparativamente el transporte de agua en árboles, arbustos y lianas de un mismo género (*Bahuinia*), encontró que las formas arbustivas tienen la mayor área de albura dedicada a mantener el follaje, las lianas tienen la menor área y los árboles de manera intermedia; es decir las lianas producen poca madera por área de follaje, pero la madera que ellas producen es extremadamente eficiente para llevar agua a sus hojas

Carlquist (1991) señaló que los árboles y las lianas tienen importantes diferencias estructurales en el xilema secundario, a consecuencia del hábito trepador de estas últimas, que repercuten en una mayor eficacia en la conducción de agua. A su vez Shau-Ting & Ewers (1992) observaron que el xilema de un arbusto contribuye más en el soporte mecánico que el de una liana, es decir en un arbusto se espera que la conductividad hidráulica sea baja en relación con una liana

Ewers & Fisher (1991) al estudiar tallos de árboles, arbustos y lianas del género *Bahuinia* encontraron que se produce más xilema, floema y tejido cortical en árboles y arbustos que en lianas con equivalente área foliar. También encontraron que tanto los tubos cribosos del floema como los vasos son más anchos en lianas que en árboles o arbustos. Utilizando la ecuación de Hagen-Poiseuille dedujeron que los vasos anchos en lianas compensan hidráulicamente su reducida área de xilema y que las variantes en el crecimiento secundario pueden incrementar el área de floema y/o parénquima en el xilema secundario.

4. MATERIALES Y METODOS

4.1 Descripción del área de estudio

Sitio de estudio. La estación de biología tropical "Los Tuxtlas" del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) está localizada a 30 km al noreste de la ciudad de Catemaco, y a 4 km al sur del Golfo de México (95°04'- 09'W, 18°34'- 36N). La reserva comprende 640 hectáreas y la elevación sobre el nivel del mar oscila entre 150 a 700 m

Clima. Temperatura promedio anual de 24 °C y un promedio de precipitación anual de 4,725 mm. El clima es húmedo presentando una estación seca de marzo a mayo, y una temporada de tempestades (nortes) de noviembre a febrero (Ibarra-Manríquez, *et. al.* 1997).

Geología. El suelo es principalmente volcánico, constituido por el macizo de San Andrés o de Los Tuxtlas (Martín-Del Pozzo, 1997).

Vegetación. De acuerdo con Miranda y Hernández X. (1993), el tipo de vegetación de la reserva corresponde al de selva alta perennifolia.

4.2 Material Vegetal

El género *Urera* en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", al sur de Veracruz está representado por tres especies: *Urera caracasana*, *U. elata* y *U. eggersii* (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1996). Las dos primeras son árboles pequeños, mientras que *U. eggersii* es un bejuco leñoso (liana).

El presente estudio está basado en *Urera caracasana* y *U. eggersii*, especies congéneres con forma de vida diferentes. Esto es una gran ventaja, ya que permite comparar las adaptaciones presentes en el xilema secundario, que se pueden considerar adaptaciones estructurales a distintos hábitos de crecimiento, que no tienen que ver con cambios evolutivos.

a) *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb.

Nombres comunes: mal hombre, ortiga, hueva de cangrejo, chichicaste, chichicaste de hormiga, chichicastón.

Arbusto o árbol pequeño de 2 a 5 m de alto, algunas veces hasta 10 metros de alto. Dioico. Hojas simples, alternas, grandes, de 7 a 20 cm de largo por 5 a 10 de ancho; con estipulas; limbo ovado-redondeado o elíptico; ápice acuminado; base cordada u obtusa pubescente; margen dentado; cistolitos prominentes que le dan una apariencia rugosa al haz; envés con pelos en la nervadura; venación muy marcada en el envés y deprimida en el haz. Yema terminal blanco pelosa y exudado transparente. Las hojas presentan hidátodos. Flor estaminada blanca, la pistilada verde, ambas pequeñas, en panículas o cimas axilares. Fruto una drupa agrupada en racimos, carnoso, rojo cuando maduro. Época de floración de mayo a julio y fructificación de noviembre a febrero (Standley y Steyermark, 1952, Puig, 1993; Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1996). Es de rápido crecimiento, siempre verde, pionero, coloniza claros en el bosque tropical lluvioso de "Los Tuxtlas" (Orozco, *et. al.* 1987).

Usos en infusiones para curar la tos, Standley (1920-26) señala que los grupos indígenas usaban esta planta como remedio para curar la sífilis.

b) *Urera eggersii* Hieron.

Liana (bejuco leñoso) dioica, con hojas simples, alternas, margen dentado y con exudado transparente, sin olor; flor verde, drupa roja. Floración abril a junio. Fructificación de agosto a noviembre (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín, 1997.). Su longitud total es difícil de determinar. Trepa a los árboles mediante movimientos de nutación y se afianza a la corteza por medio de raíces adventicias (observación personal). No se encontró en la bibliografía si esta especie presenta usos tradicionales, ni tampoco se encontraron nombres comunes.

4.3 Datos cuantitativos de los elementos celulares del xilema

Los datos cuantitativos de las diferentes células del xilema de *Urera caracasana* y *U. eggersii*, su descripción microscópica (Tabla 1 y láminas 1-7) y su relación con la capacidad de almacenamiento, fueron obtenidos mediante la elaboración de cortes histológicos (preparaciones permanentes) y de material disociado (preparaciones temporales). Tanto los cortes histológicos como las preparaciones de material disociado fueron analizados en un microscopio compuesto (Nikon, Eclipse E600) y las mediciones fueron obtenidas usando un analizador de imágenes (WinCell 5.6d, Régent Instruments, Inc., Québec, Canadá)

Las descripciones anatómicas se hicieron a partir de la observación en el microscopio de luz de preparaciones temporales y permanentes elaboradas utilizando técnicas histológicas convencionales (Johansen, 1940). No obstante, para describir la estructura anatómica del xilema secundario, también se aplicaron la técnica de impresiones en polisiloxano y los moldes de silicón, que se observaron en un Microscopio Electrónico de Barrido, como se aprecia en las láminas 11 a 14. Las bondades de ambos métodos son la obtención de imágenes de alta fidelidad, por medio de técnicas de bajo costo y de gran facilidad de obtención (Ángeles, 2001) Esto en contraste con las técnicas que han sido usadas para obtener moldes de vasos por infiltración de resinas, para su observación en el microscopio electrónico de barrido (Mauseth y Fujii, 1994).

Tanto las mediciones como la descripción microscópica se llevaron a cabo siguiendo la terminología propuesta por el Comité Sobre Nomenclatura de la International Association of Wood Anatomists (I.A.W.A. 1989), solo para las fibrotraqueidas se siguió la nomenclatura de Marja-Sisko (1995) y para los radios medulares se siguió el criterio de Bonsen & ter Welle (1984).

Los resultados numéricos de las descripciones de las características microscópicas se dan de la siguiente forma: promedio \pm error estándar (mínimo-máximo) en μm

4.3.1. Preparaciones permanentes

Para obtener preparaciones permanentes se emplearon dos técnicas: inclusión en parafina e inclusión en Polietilenglicol (PEG) de peso molecular 1500. Las técnicas se describirán más adelante. El material fue colectado en la estación de Biología Tropical 'Los Tuxtías'. Consistió en segmentos de tallo entre 2–3 cm, de 4 individuos de cada especie, extraídos de sitios diferentes. Fueron fijados inmediatamente en glutaraldehído (Polysciences, Inc.) al 2.5% y procesados en el laboratorio de Arquitectura Hidráulica del Instituto de Ecología, A.C. Las preparaciones permanentes consistieron en tres secciones típicas (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial) para cada especie. En las secciones transversales se determinaron diámetros tangenciales de vaso, número de vasos por mm², agrupación de vasos, área del lumen de los vasos y porcentaje de área ocupada por parénquima axial y radial. De la sección longitudinal tangencial se hicieron las siguientes observaciones y medidas: Altura de radios, diámetros de las punteaduras vaso-vaso, frecuencia y composición de radios, estratificación (elementos que la componen). De la sección longitudinal radial se midió el tamaño de las punteaduras de vaso a radio (Tabla 1)

4.3.1.1 Inclusión en parafina

Después de eliminar el fijador de los tejidos lavando varias veces con agua de la llave, éstos fueron deshidratados en cambios graduales de alcohol ter-butílico (Baker ACS) desde 30% hasta ter-butílico puro (Johansen, 1940). En éste último se colocaron en una estufa a 60 °C agregando gradualmente pequeñas cantidades de parafina (Polifin, punto de fusión 55 °C, Polysciences, Inc.), hasta formar una mezcla de parafina- alcohol ter-butílico. Después de 24 horas, estas muestras se transfirieron a parafina pura y se dejaron en la estufa durante una a dos semanas. Cada tallo fue colocado en moldes de papel encerado, añadiéndoles parafina fundida, orientando la muestra con una aguja de disección caliente. Cada caja fue rotulada con marcador indeleble. Cuando se solidificó la parafina, se hicieron cortes en un micrótopo rotatorio (Leica) a 20-25 micras usando una navaja metálica. Para cada tallo se obtuvieron las tres secciones típicas anteriormente mencionadas y se procesaron siguiendo las técnicas convencionales de histología

vegetal. Las secciones se tiñeron diferencialmente con safranina O acuosa al 1% y con verde rápido FCF (López-Curto *et. al.* 1998)

4.3.1.2 Inclusión en polietilenglicol (PEG)

Segmentos de tallo sin fijar de aproximadamente 1.5 x 1.0 x 1.0 cm, se hirvieron en agua durante 6 horas con el fin de ablandar los tejidos. Posteriormente se transfirieron a una solución al 10% de PEG de peso molecular 1500, dejándolos en una estufa a 60 °C, hasta la evaporación del agua (alrededor de 48 horas). Se substituyó la solución restante con PEG fundido al 100%, regresando las muestras a la estufa por 48 horas adicionales para asegurar una completa inclusión de los tejidos. Las muestras infiltradas en PEG se colocaron en moldes individuales, hechos con papel encerado, se cubrieron completamente con PEG fundido y se orientaron con una aguja de disección caliente. Una vez solidificado el PEG, cada muestra se corto a 20-25 micras en un micrótopo de deslizamiento (American Optical Corp.) con una cuchilla metálica. Para cada muestra se obtuvieron las secciones típicas antes mencionadas. Cada sección se colocó sobre un portaobjetos amarrándolo con hilo de algodón, con el fin de que las secciones quedaran adheridas al portaobjetos para su posterior procesamiento (deshidratación, tinción y montaje). Estas secciones también se tiñeron con fucsina básica o diferencialmente safranina con y verde rápido (Johansen, 1940).

4.3.2 Preparaciones temporales

Material disociado. Para obtener material disociado de las muestras colectadas, se cortaron astillas del xilema secundario de ambas especies y se colocaron separadamente en una mezcla de volúmenes iguales de ácido acético glacial y peróxido de hidrógeno, a 60 °C, durante 24 horas (Johansen, 1940) para disolver la lámina media de las células de la madera. Posteriormente se decantó la solución y el material disociado se lavó con agua hasta eliminar completamente la solución para disociar. Este material fue teñido con una solución saturada de Pardo de Bismark durante 24 horas, siguiendo el procedimiento descrito por Johansen (1940). El material disociado fue montado sobre un portaobjetos con gelatina glicerinada. De este material

se obtuvieron las siguientes medidas: longitud y diámetro de elementos de vaso, longitud, diámetro de lumen y espesor de pared de elementos traqueales imperforados (Tabla 1).

4.4 Procedimiento para medir el porcentaje de parénquima axial y parénquima radial

Para determinar el porcentaje de área ocupada por parénquima axial y parénquima radial en el xilema secundario, las áreas ocupadas por los diferentes tipos celulares se midieron con un medidor de área foliar (LICOR, modelo 3100). Los resultados se expresan como porcentaje del área ocupada por el parénquima en sección transversal (Tabla 3).

Con una cámara de video Sony modelo ExwaveHAD montada en un microscopio compuesto, y con el objetivo 4x, se obtuvieron 10 imágenes de secciones transversales (de las preparaciones permanentes), tomadas de 4 individuos diferentes y al azar para cada especie. Las imágenes se capturaron y se imprimieron aumentándolas x190 usando el software Adobe Photoshop 6.0. Sobre un acetato se calcaron las áreas de parénquima axial y radial, empleando un acetato para cada imagen y para cada tipo de parénquima. Estas imágenes calcadas (las cuales contenían solamente las áreas de parénquima) se leyeron en el medidor de área, cuya precisión es de 0.1 mm. La Tabla 3 muestra los porcentajes obtenidos y la lámina 8 muestra gráficamente un ejemplo de las áreas de parénquima axial y radial que se midieron.

Los datos fueron transformados a través de la fórmula de arcoseno para realizar los análisis de varianza de una vía, utilizando el programa estadístico conocido como JMP.

4.5 Procedimiento para medir el porcentaje de área de contacto vaso-parénquima

4.5.1. Preparaciones de elementos de vaso extendidos

Del material previamente disociado (ver apartado 4.3.2) de cada especie se transfirieron elementos de vaso individualmente a una caja de Petri. Manipulando cada elemento de vaso aislado con un alfiler entomológico y pinzas de punta fina, bajo un microscopio estereoscópico (Zeiss Stemi2000), fue posible abrirlo a lo largo de la pared. Una vez abierto, se extendió sobre

un portaobjetos y se montó con gelatina glicerizada y un cubreobjetos. Con estos vasos abiertos y extendidos se obtuvo la proporción de área de pared de vaso que se encuentra en contacto con parénquima (área de contacto vaso-parénquima), o con otro vaso (punteaduras intervasculares). (Tabla 6 y láminas 9a y 9b).

En las láminas 9b y 10b se indican los muestreos que se pueden hacer para explorar estos contactos mismos que se podrían aplicar a otras especies

No hay reportes del cálculo del área de contacto vaso-parénquima en el xilema secundario de ninguna especie, en este trabajo se implementaron algunas metodologías para conocer que porcentaje de la superficie de los elementos de vaso está en contacto con algún tipo de parénquima (radial o axial). Para determinar éste porcentaje se emplearon los elementos de vaso extendidos, y se siguieron dos técnicas: analizador de imágenes (WinCell 5d) y Estereología (Tabla 6).

- a. Analizador de imágenes. Para obtener el porcentaje de contacto vaso-parénquima se tomaron 10 fotomicrografías de los diferentes elementos de vaso extendidos con una cámara digital Nikon (modelo Coolpix 950) montada sobre un microscopio compuesto, usando el objetivo de 40x. Se imprimieron y se aumentaron 1700 veces, usando el software Adobe Photoshop 6.0. Se tomaron 10 imágenes al azar para cada especie Utilizando estas imágenes impresas en papel, sobre un acetato se calcaron las punteaduras de las paredes, empleando un acetato para cada imagen. Estas imágenes calcadas (que contenían solamente las siluetas de las punteaduras) se escanearon Usando Adobe Photoshop 6.0 con las imágenes escaneadas, las áreas que no contenían punteaduras se pintaron de negro, dejando en blanco las punteaduras. Con el analizador de imágenes se determinó el porcentaje de área ocupada por las punteaduras (la Tabla 5a muestra los porcentajes y las láminas 9b y 10b muestran gráficamente el procedimiento seguido).
- b. Estereología. Es la inferencia acerca de sólidos por medio de dos dimensiones Se emplea para obtener información de la estructura tridimensional de tejidos u otros

materiales desde secciones planas. Se maneja en muchas áreas de la ciencia como en anatomía animal y vegetal, en metalurgia y cristalografía. En anatomía animal y vegetal se ha usado para calcular dimensiones lineales, volúmenes individuales, frecuencia de plasmodesmos, número total de plastidos, mitocondrias, peroxisomas, superficies de membrana, etc (Vassilyev, 2000) En botánica se ha usado en mediciones de la estructura interna de la hoja y en anatomía de la madera (Steele, Ijju & Jonson, 1976, Parkhurst, 1982).

Siguiendo estos conceptos, y usando las mismas imágenes descritas en el inciso (a), también se determinó el porcentaje de área de pared celular de elementos de vaso ocupado por punteaduras, para lo cual a éstas imágenes se les sobrepuso una gráfica de 100 puntos aleatorios impresa sobre un acetato transparente. Se usaron 4 gráficas diferentes de puntos aleatorios sobre una misma imagen, obteniendo un promedio; posteriormente se obtuvo un promedio de los 4 individuos utilizados para este propósito (Tabla 6).

Para obtener las gráficas de puntos aleatorios, se obtuvieron dos columnas de números generados al azar con EXCELL 2000, entre 1 y 100, y se graficaron. Las gráficas se imprimieron en la misma escala que las fotomicrografías utilizadas para este fin.

Los datos fueron transformados a través de la fórmula de arcoseno para realizar los análisis de varianza de una vía, utilizando el programa estadístico conocido como JMP.

4.6 Estructura del apoplasto

Para las dos especies estudiadas se obtuvieron imágenes de la estructura tridimensional del xilema secundario con las que fue posible observar, a mayor detalle las punteaduras intervasculares, las punteaduras vaso-parénquima, el parénquima axial, parénquima radial, tñides, entre otros. Estas imágenes fueron obtenidas por medio de moldes de vasos (silicón) e impresiones de superficies axiales de tallos en polisiloxano (Láminas 11 a 14)

4.6.1 Moldes del xilema secundario en silicón.

En la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" se colectaron segmentos de tallo de las especies estudiadas, de 25 cm de longitud, envolviéndolos inmediatamente con plástico de contacto expandible y guardándolos en bolsas de cierre hermético. Se almacenaron en refrigeración a 4-6 °C para su preservación hasta el momento de utilizarlos para obtener moldes. Para hacer los moldes de silicón se tomaron segmentos de los tallos refrigerados de aproximadamente 2 cm de diámetro y 3 cm de longitud y se pusieron a secar a 60 °C dentro de una estufa, durante 12 a 18 horas. Después de secados, los dos extremos de cada tallo se expusieron haciendo cortes delgados en cada extremo del tallo con una navaja de seguridad de un solo filo, para tener los vasos del xilema libres de residuos.

Se adaptó un cilindro de aluminio de 4 cm de diámetro por 5 cm de altura para utilizarlo como reflector de calor, de la siguiente manera: en el centro de la parte inferior del cilindro de aluminio (envase de medicina) se le hizo un agujero de aproximadamente 1 cm de diámetro. La parte superior del cilindro se dejó completamente descubierta. Por el agujero se hizo pasar una manguera de vinil de pared gruesa de 1 cm de diámetro externo y de 0.7 cm de diámetro interno. Esta manguera se conectó a una bomba mecánica de vacío.

Para conectar el tallo al vacío se introdujo en una manguera del diámetro adecuado que permitiera un ajuste perfecto. El tallo se aseguró en la manguera por medio de una abrazadera metálica y se tuvo el cuidado de mantener la parte superior del tallo a unos 2 cm por debajo de la abertura superior del cilindro. El cilindro con el tallo adentro se mantuvo en posición vertical con la ayuda de un soporte metálico. Por arriba de este dispositivo se colocó una lámpara de luz infrarroja montada sobre un soporte universal con abrazaderas móviles que permitía su desplazamiento vertical (Figura A). Por el extremo superior del tallo, sobre la cara transversal se aplicaron unas gotas de silicón fundido con un aplicador eléctrico. La gota de silicón se mantuvo fundida con el calor de la lámpara infrarroja (180 °C) al mismo tiempo que por el extremo inferior del tallo se aplicaba un vacío de -65 KPa durante un minuto. La radiación infrarroja y el vacío se interrumpían durante un minuto y posteriormente se repetía el paso anterior. Conforme se observaba que el silicón penetraba en el tallo, nuevamente se aplicaba silicón fundido a la

superficie transversal. La operación se repitió a intervalos regulares de tiempo, durante 2 horas. Finalmente, el tallo se desconectó de la manguera y se dejó enfriar unos minutos. Posteriormente se sumergió en una solución de partes iguales de ácido acético glacial y peróxido de hidrógeno, durante 24 horas a 60 °C. Enseguida se transfirió el tallo a un vaso de precipitado y se lavó abundantemente con agua de la llave para eliminar esta mezcla. El tallo parcialmente digerido se colocó en una caja de Petri bajo el microscopio de disección. Con pinzas de punta fina se desprendieron los moldes de vaso que se observaban como filamentos con un brillo diferente al del resto de este material disociado. Una vez aislados, los moldes se dejaron secar en una caja de Petri a condiciones ambientales. Los moldes secos fueron montados en portamuestras especiales para microscopio electrónico de barrido, adheridos con una cinta adhesiva de doble superficie. Las muestras se bañaron con iones de oro-paladio al vacío, con un cobertor Ion Sputter JGC-1100, para su observación en un microscopio electrónico de barrido (JEOL, JSM-T20) a un voltaje fijo de 10 kV. Se tomaron fotomicrografías con película Ilford FP4 125 o Verichrome Pan VP 120 ASA 125 blanco y negro (Láminas 11 y 13).

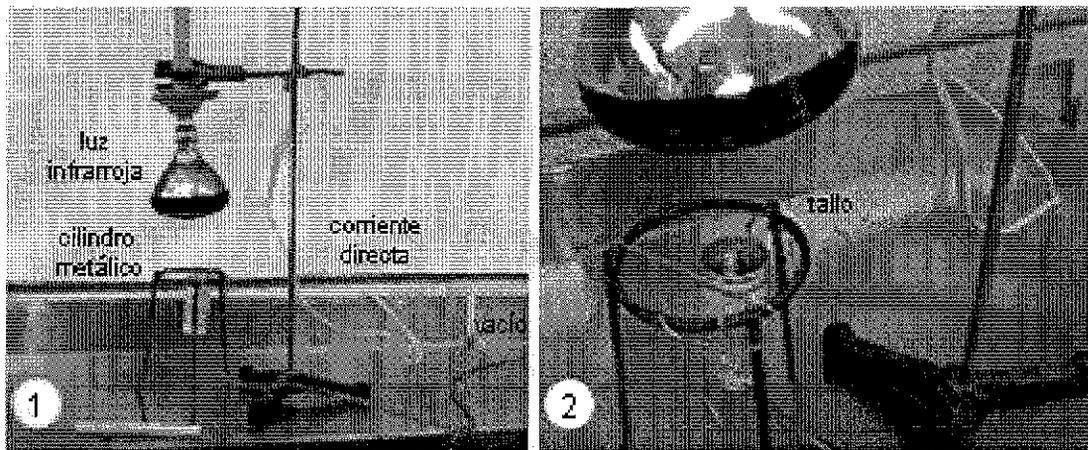


Figura A. Aparato diseñado para obtener moldes de vasos de xilema. 1. vista completa del aparato. 2. Posición del tallo dentro del cilindro reflector (metálico).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

4.6.2. Impresiones de secciones longitudinales de xilema

Las muestras refrigeradas también se usaron para hacer impresiones del xilema secundario, de la siguiente manera. se cortaron segmentos de tallo en dirección axial de 0.5 a 0.7 mm de largo con navajas de un filo y un martillo, obteniendo de esta manera pequeñas muestras con las caras longitudinales (tangencial y radial) dejándolas secar a 60 °C durante 24 horas.

Se preparó una pasta de polisiloxano, utilizando el Kit de la marca Exactoden (laboratorio IDEA de México), consistente en polímero y el catalizador (endurecedor). La pasta se preparó mezclando una tira de polímero de 2.5 cm de largo, extendida sobre una placa de vidrio. A un lado de esta tira se depositó una gota del catalizador. El polímero y el catalizador se mezclaron perfectamente con la espátula metálica. Esta mezcla se aplicó inmediatamente sobre la cara radial o tangencial de las muestras con una espátula metálica. La pasta se dejó sobre las superficies de los tallos durante 1 a 2 minutos, a temperatura ambiente, hasta que estuviera perfectamente solidificada. Posteriormente, la pasta fue desprendida con la ayuda de pinzas Dumont de punta fina

Para hacer observaciones al Microscopio Electrónico de Barrido, estas impresiones se montaron en portaobjetos especiales y se cubrieron de oro paladio, de la forma descrita anteriormente. Se observaron con un MEB modelo JEOL, JSM-T20 a un voltaje fijo de 10 kV. Con un MEB marca Hitachi, se tomaron fotomicrografías con película Ilford FP4 125 o Verichrome Pan VP 120 ASA 125 blanco y negro.

En las láminas 12 y 14 se muestran algunas fotomicrografías al microscopio electrónico de barrido de Impresiones de secciones longitudinales de xilema de *Urera caracasana* y *U eggersii*, respectivamente, obtenidas con éste método.

Otra utilidad que se le puede dar a las impresiones de polisiloxano es para observar replicas indirectas en barniz de uñas, a la manera que se utiliza para obtener réplicas de epidermis. Sobre la superficie de polisiloxano que está en contacto con el xilema, se aplica una

capa delgada de barniz de uñas transparente. El barniz se deja secar al aire durante 5 minutos. La película formada por el barniz al secarse se levanta con pinzas de punta fina y se deposita sobre un portaobjetos, teniendo cuidado de que la superficie que está en contacto con el polisiloxano quede hacia el observador. Se coloca un cubreobjetos sobre la película de barniz, asegurándolo al portaobjetos con unas gotas del barniz de uñas por las esquinas del cubreobjetos (Ángeles, 2001). Estas preparaciones se pueden observar bajo un microscopio compuesto, con contraste de doble interferencia (óptica de Nomarski). Un ejemplo de estas imágenes se muestra en la lámina 15.

4.7 Contenido de agua retenida en el xilema por capilaridad en vasos (libre) y en almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y en corteza (parénquima).

Para determinar el contenido de agua libre retenida por capilaridad en el lumen de los vasos en el xilema secundario de los tallos, así como el agua almacenada en el parénquima y las fibras, se procedió de la siguiente manera: se cortaron ramas de aproximadamente 2 metros de largo para *U. caracasana* y hasta 10 metros para *U. eggersii*. En el laboratorio de la Estación de Biología Tropical 'Los Tuxtlas' se subdividieron en segmentos (de 8 a 16) a lo largo de la rama (aproximadamente 6 cm de largo). Estos segmentos se numeraron progresivamente en orden ascendente desde la base de la rama hasta el ápice. Los segmentos se guardaron inmediatamente en bolsas de plástico de cierre hermético (ZIPLOC), para evitar pérdidas de agua por evaporación. Cada segmento se pesó en una balanza analítica marca Sartorius con una precisión de cien milésimas de gramo, y se midió con vernier electrónico (marca Mitutoyo) con una precisión de centésimas de mm. Los valores que se obtuvieron para cada tallo fueron: longitud, diámetro con corteza, y sin corteza, diámetro de la medula, peso fresco con corteza y peso fresco sin corteza. Posteriormente, los segmentos de tallo con la corteza removida fueron puestos dentro de tubos cónicos de plástico. La boca de los tubos se cubrieron con celofán para evitar pérdidas de agua y se distribuyeron de acuerdo a su peso en los porta-tubos de una centrífuga eléctrica marca Sol-Bat Helt, donde se sometieron a una fuerza centrífuga a 500 revoluciones por minuto durante 15 a 30 minutos (el tiempo de centrifugación fue probado varias veces para determinar el tiempo óptimo para extraer el agua de los vasos). Después de centrifugar los segmentos de tallo, se pesaron inmediatamente, para determinar el peso del agua

extraída Posteriormente estos segmentos con su respectiva corteza se colocaron en bolsas de papel para secarlas durante 72 horas a 70 °C en una estufa eléctrica marca Blue M, Modelo 0V490A3 Lindberg. Después de secados, se obtuvo nuevamente el peso por separado para la corteza y el xilema, con el fin de obtener el contenido de agua en la corteza y en aquellos espacios del xilema donde el agua había sido retenida en contra de la gravedad (agua del parénquima, agua de los espacios extracelulares y lúmenes de fibras)

Este procedimiento se llevó a cabo en dos meses del año con características de precipitación pluvial diferentes marzo y junio del 2001.

Con estos datos se obtuvo:

- a) Agua capilar (AC) peso del agua libre extraída por centrifugación, es decir el agua libre en los vasos
- b) Porcentaje de agua retenida por capilaridad en vasos (PAV)
- c) Porcentaje de agua en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas) (PAP)
- d) Porcentaje de agua en corteza (PAC)

Las fórmulas que se utilizaron para calcular las diferentes cantidades, son las siguientes

$$AC = (\text{peso}_{\text{fresco xilema antes de centrifugar}}) - (\text{peso}_{\text{fresco xilema después de centrifugar}})$$

$$PAV = (AC/\text{peso}_{\text{fresco xilema antes de centrifugar}}) \times 100$$

$$PAP = [(\text{peso}_{\text{fresco xilema después de centrifugar}} - \text{peso}_{\text{seco xilema}}) / (\text{peso}_{\text{fresco xilema después de centrifugar}})] \times 100$$

$$PAC = [(\text{peso}_{\text{fresco corteza}} - \text{peso}_{\text{seco corteza}}) / \text{peso}_{\text{fresco corteza}}] \times 100$$

Los datos fueron transformados a través de la fórmula de arcoseno para realizar los análisis de varianza de una vía, utilizando el programa estadístico conocido como JMP

5. RESULTADOS

5.1. Descripción de las características microscópicas del xilema de *Ureia caracasana* y *U. eggertii*.

a) *Ureia caracasana* (Jacq.) Griseb.

Anillos de crecimiento ausentes. Porosidad difusa, vasos de forma redondeada a oval; solitarios (40-64%) y agrupados (39-60%), en múltiples radiales (2-3) y agrupados irregularmente (2-5). El número de vasos por mm² es de 19 ± 2 (9-42); diámetro tangencial de $85 \pm 3 \mu\text{m}$ (21-154), longitud de los elementos de vaso de $253 \pm 8 \mu\text{m}$ (145-381). Placa de perforación simple. Punteaduras intervasculares alternas, redondas o poligonales (penta a hexagonales) de $11 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (8-13.3). Las punteaduras vaso-parénquima son con borde muy reducido a aparentemente simples y su forma es ovalada y redondeada de diámetro $11 \pm 0.4 \mu\text{m}$ (6-22). Tíldes presentes.

El parénquima axial estratificado, de dos tipos: lignificado y sin lignificar. El lignificado es paratraqueal vasicéntrico irregular de 2 a 5 estratos celulares. El no lignificado es más abundante, apotraqueal en bandas confluentes de hasta 7 estratos celulares. Estas bandas son más evidentes en la parte media entre la médula y el cambium vascular. Algunas células contienen cristales de oxalato de calcio en forma de drusas.

El número de radios intervasculares por mm es de $4 \pm 0.2 \mu\text{m}$ (3-5); de 2 a 14 series, están compuestos de células parenquimáticas erectas, son más altos que la preparación microscópica. Algunas de sus células con drusas. Radios agregados y radios medulares ausentes.

Fibrotraqueidas con arreglo estratificado, diámetro del lumen de $18 \pm 0.9 \mu\text{m}$ (6-32), grosor de pared de $4 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (1-5.3), con formas variadas, longitud promedio de $721 \pm 20 \mu\text{m}$ (342-1012), algunas están septadas, punteaduras areoladas ornamentadas, en ocasiones pueden contener granos de almidón.

Espacios intercelulares esquizógenos evidentes en las zona de parénquima axial no lignificado y de los radios intervasculares (lámina 1 fig. 6)

A través de la manipulación de los tallos de *U. caracasana* se detectó la presencia de un contenido viscoso originalmente transparente y al oxidarse adquiriría un color pardo oscuro (este no fue identificado).

Las láminas 1 a 3 describen de manera gráfica las secciones transversales y longitudinales de esta especie.

b) *Urera eggersii* Hieron

Anillos de crecimiento ausentes Porosidad difusa, vasos en forma redondeada, solitarios (54-62%) y agrupados (38-46%), en múltiples radiales (hasta 5) y agrupados irregularmente (hasta 4). Número de vasos por mm² 20 ± 2 (12-36); diámetro tangencial de 113 ± 6 μm (37-240); longitud de los elementos de vaso de 262 ± 11 μm (106-436) Placa de perforación simple. Punteaduras intervasculares alternas, redondas o poligonales (penta a hexagonales) de 10 ± 0.2 μm (7-12.5). Las punteaduras vaso-parénquima en son con borde muy reducido a aparentemente simples y su forma es ovalada y redondeada de diámetro 13 ± 0.6 μm (6-35) Tilides presentes y muy abundantes.

Parénquima axial estratificado de dos tipos: lignificado y sin lignificar. El lignificado es paratraqueal vasicéntrico, irregular a regular, hasta de 2 estratos celulares. El no lignificado es más abundante, apotraqueal y ocurre en islas de hasta de 7 estratos celulares. Algunas de sus células con escasas drusas

Radios de dos tipos: radios intervasculares y radios medulares:

El número de radios intervasculares por mm es de 3 ± 0.3 μm (1-5), de 2 a 14 series, están compuestos de células parenquimáticas erectas, son más altos que la preparación Radios agregados presentes. Algunas células con abundantes drusas.

Radios medulares, muy anchos a manera de cuñas que corren desde la región cambial hasta la médula, pudiendo alcanzar hasta 30 series, constituidos por células parenquimáticas de paredes delgadas y de paredes lignificadas, fibrotraqueidas y vasos. Estos dos últimos elementos pueden tener su eje longitudinal en sentido axial y en sentido perpendicular respecto al tallo (lámina 7). Algunas células parenquimáticas contienen drusas.

Fibrotraqueidas con arreglo estratificado, diámetro del lumen de $17 \pm 0.8 \mu\text{m}$ (7-34), grosor de pared de $3 \pm 0.1 \mu\text{m}$ (1 - 4.7), con formas variadas, longitud promedio de $646 \pm 20 \mu\text{m}$ (366-985), algunas están septadas, punteaduras areoladas ornamentadas, en ocasiones pueden contener granos de almidón.

Espacios intercelulares esquizógenos evidentes en el parénquima axial no lignificado y en los dos tipos de radios (lámina 4b figuras 1 y 5)

En la manipulación de los tallos de *U. eggersii* se detectó la presencia de un contenido viscoso originalmente transparente y al oxidarse adquiriría un color pardo oscuro (este no fue identificado).

Las láminas 4a a la 7 describen de manera gráfica las secciones transversales y longitudinales de *Urera eggersii*.

5.2. Datos cuantitativos de los elementos celulares

ESPECIE	VASOS					FIBROTRAQUEIDAS				RADIOS
	Diámetro tangencial (µm)	Diámetro punteaduras intervasculares (µm)	Diámetro punteaduras vaso-parénquima (µm)	Longitud de elementos (µm)	No por mm ²	Longitud (µm)	Diámetro de lumen (µm)	Grosor de pared (µm)	Diámetro total (µm)	No. por mm
<i>U. caracasana</i>	85	11	11	253	19	721	18	4	24.6	4
Error Est	3	0.2	0.4	8	2	20	0.9	0.1	0.8	0.2
Mínimo	21	8	6	145	9	342	6	1	12.8	2
Máximo	154	13.3	22	381	42	1012	32	5.3	38.8	5
<i>U. eggersii</i>	113	10	13	262	20	646	17	3	23.4	3
Error Est.	6	0.2	0.6	11	2	20	0.8	0.1	0.8	0.3
Mínimo	37	7	6	106	12	366	7	1	12.7	1
Máximo	240	12.5	35	436	36	985	34	4.7	40.5	5

Tabla 1. Datos cuantitativos de los elementos celulares (promedio, error estándar, mínimo y máximo) para dos especies de *Urea*.

5.2.1 Análisis de varianza de los datos cuantitativos de los elementos celulares

Carácter	No. Observaciones por especie	g ¹	F	Prob>F
Diámetro tangencial de vasos	200	398	66 5646	0 0001 *
Longitud de elementos de vasos	150	298	1 9754	0 1609
Diámetro de punteaduras vaso-parénquima	200	398	19 4128	0 0001 *
Diámetro de punteaduras intervasculares	150	298	24 1327	0 0001 *
Longitud de fibrotraqueidas	150	298	28 0612	0 0001 *
Diámetro de lumen de fibrotraqueidas	150	298	0 0488	0 8254
Grosor de pared de fibrotraqueidas	150	298	33 7388	0 0001 *
Diámetro total de fibrotraqueidas	150	298	3 92	0 0486 *
N° Vasos por mm ²	40	78	0 6542	0 4211
N° Radios por mm	40	78	24 52	0 0001 *

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Tabla 2. Comparación de los elementos celulares por medio de análisis de varianza para dos especies de *Urera*, con un nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad. Se detectan diferencias significativas (*) en la mayoría de los elementos analizados.

Como se aprecia en la Tabla 2, los elementos celulares que hacen diferente a *Urera caracasana* de *Urera eggersii* son: diámetro tangencial de vasos, diámetro de punteaduras vaso-parénquima, diámetro de punteaduras intervasculares, longitud de fibrotraqueidas, grosor de pared de fibrotraqueidas, diámetro total de fibrotraqueidas (diámetro de pared + lumen) y número de radios por mm. Mientras que la longitud de elementos de vasos, el diámetro del lumen de fibrotraqueidas y el número de vasos por mm² no mostraron diferencias significativas. En la figuras 1A y 1B se aprecian gráficamente estas similitudes y diferencias.

En relación a los diámetros tangenciales de vaso se encontró que existen diferencias significativas entre las dos especies, siendo menores en *U. caracasana*. En la figura 2a, se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 20 a 160 μm , sin embargo, el diámetro de los vasos más frecuentes esta entre 61 y 120 μm , mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 20 a 240 μm y los valores más frecuentes de diámetro están entre 81 y 160 μm . Como ya se

mencionó, *U. eggersii* contiene frecuentemente vasos con diámetros mayores respecto a los de *U. caracasana*, además *U. eggersii* tiene un intervalo de valores de diámetro mas amplio, es decir, tiene tanto diámetros de vaso pequeños como de diámetros grandes, lo que refleja que este carácter es más variable en esta especie.

El diámetro de punteaduras vaso-parénquima es uno de los caracteres en las que se encontró diferencias significativas entre las dos especies. En *U. caracasana* son de diámetro menor que en *U. eggersii*. En la figura 2b, se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 6 a 22 μm , y la frecuencia más alta del diámetro de estas punteaduras esta entre 8.1 y 14 μm ; mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 6 a 35 μm y los valores más frecuentes están entre 7.1 y 14 μm . Asimismo se observa que *U. eggersii* tiene mayor variabilidad en este carácter

Como se aprecia en las láminas 11 y 13, correspondientes a moldes de vaso de *Urera caracasana* y *U. eggersii*, respectivamente, las punteaduras vaso-parénquima de *U. caracasana* son de tamaño y forma aparentemente más homogéneo y en *U. eggersii* son de diversos tamaños, como lo denota la figura 2b.

Los diámetros de las punteaduras intervasculares también mostraron diferencias significativas entre las dos especies; siendo mayores en *U. caracasana*. En la Fig 3a se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 7 a 14 μm , sin embargo, el diámetro de los vasos más frecuentes esta entre 8.1 y 12 μm , mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 7 a 13 μm y los valores más frecuentes de diámetro están entre 8.1 y 12 μm . Aún cuando existen diferencias significativas entre las especies, el comportamiento de sus valores es muy similar

Las longitud de fibrotraqueidas mostró diferencias significativas entre las dos especies siendo mayor en *U. caracasana*. En la Fig. 3b se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 300 a 1100 μm , sin embargo, sus valores más frecuentes están entre 600 y 900 μm ; mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 300 a 1000 μm y sus valores más frecuentes están entre 500 y 800 μm . En *U. eggersii*, tanto el intervalo como los valores más frecuentes tienden a ser de menor longitud.

El grosor de pared de fibrotraqueidas presento diferencias significativas, siendo mayor para *U. caracasana*. En la Fig. 4a se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 1 a 5.5 μm ,

sin embargo sus valores más frecuentes están entre 2.6 y 4.5 μm ; mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 1 a 5 μm y sus valores más frecuentes están entre 2.1 y 4 μm . También en esta característica el intervalo como los valores más frecuentes tienden a ser de menor longitud en *U. eggersii*.

El número de radios por mm también fue significativamente diferente para las dos especies, en *U. caracasana* el número fue mayor. En la Fig 4b se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 2.1 a 6 μm , sin embargo sus valores más frecuentes están entre 3.1 y 5 μm , mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 1 a 5 μm y sus valores más frecuentes están entre 2.1 y 5 μm .

En la longitud de elementos de vaso no se encontraron diferencias significativas entre las dos especies, sin embargo *U. caracasana* presentó un valor promedio menor. En la Fig. 5a se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 126 a 400 μm ; sin embargo los valores más frecuentes están entre 201 y 300 μm . *U. eggersii* tiene un intervalo mayor que va de 100 a 450 μm ; sin embargo los valores más frecuentes están entre 176 y 300 μm , esto último igual que *U. caracasana*.

El diámetro del lumen de fibrotraqueidas no mostró diferencias significativas entre las dos especies, sin embargo *U. caracasana* presentó un valor promedio mayor que *U. eggersii*. En la Fig. 5b se aprecia que *U. caracasana* y *U. eggersii* tienen los mismos intervalos de 5 a 35 μm , asimismo los valores más frecuentes para las dos especies están entre 10.1 y 25 μm . Este carácter fue muy homogéneo entre las dos especies.

En el diámetro total de fibrotraqueidas (diámetro de pared + lumen) las especies tuvieron diferencias significativas, sin embargo debido a que estas diferencias están en el límite solo podemos decir que *U. caracasana* tuvo tendencias a ser mayor en este carácter. En la Fig 6a se aprecia que *U. caracasana* y *U. eggersii* tienen los mismos intervalos de 10.1 a 40 μm . Asimismo para ambas especies sus valores más frecuentes están entre 20.1 y 30 μm . Este carácter como el diámetro de lumen fue muy homogéneo entre las dos especies.

El número de vasos por mm^2 no presentó diferencias significativas, a pesar de esto *U. caracasana* presentó mayor número de vasos por mm^2 . En la Fig 6b se aprecia que *U. caracasana* tiene un intervalo de 5 a 45 μm , sin embargo sus valores más frecuentes están entre 10.1 y 20 μm ; mientras que *U. eggersii* tiene un intervalo de 10.1 a 40 μm y sus valores más frecuentes están entre 15.1 y 25 μm .

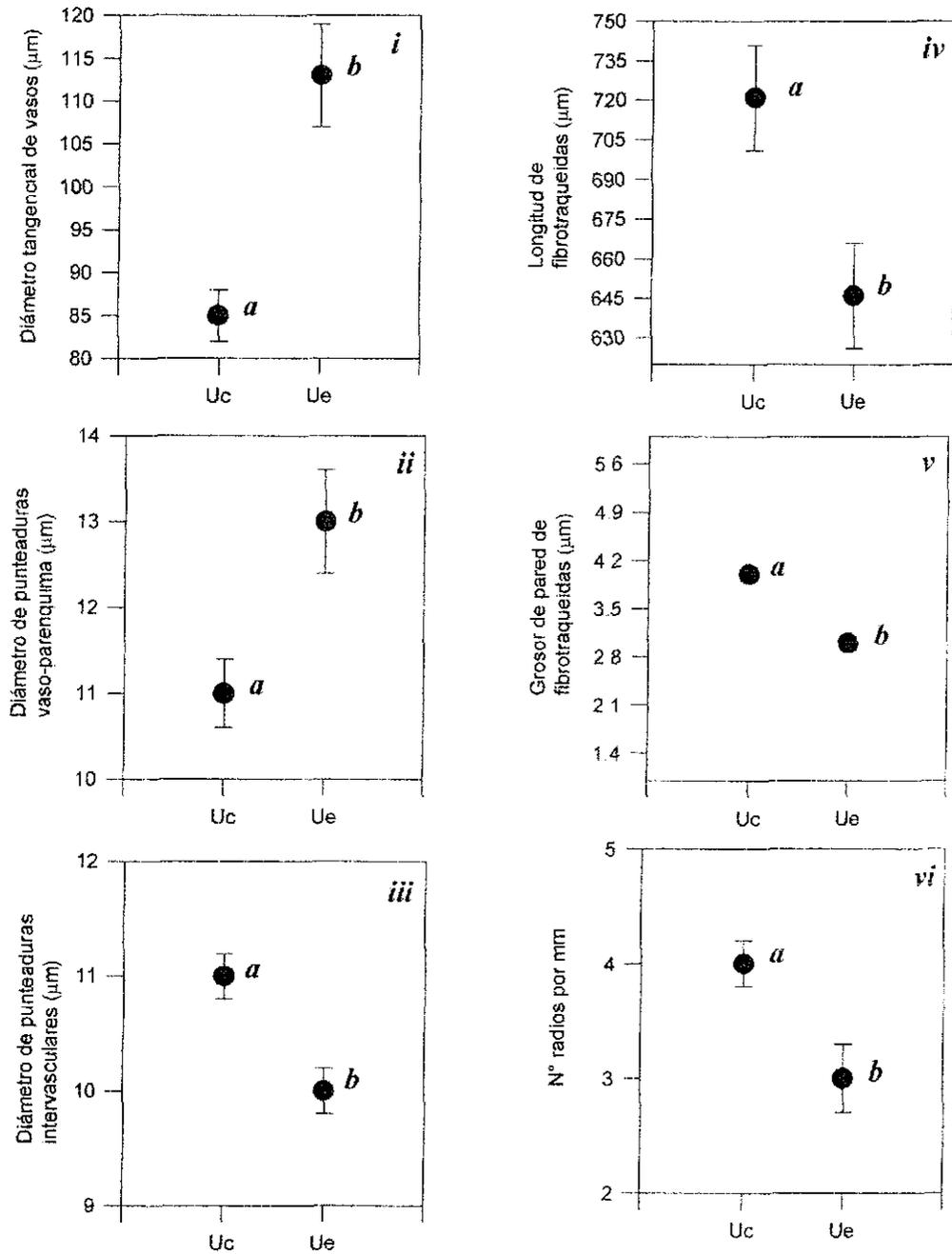


Figura 1A. Elementos celulares que presentaron diferencias significativas: i) diámetro tangencial de vaso, ii) diámetro de punteaduras vaso-parénquima, iii) diámetro de punteaduras intervasculares, iv) longitud de fibrotraqueidas, v) grosor de pared de fibrotraqueidas, vi) N° de radios por mm. Uc = *Uretra caracasana* y Ue = *Uretra eggersii*. Nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad (Los puntos representan los promedios y las barras el error estándar; letras diferentes indican que hay diferencias significativas).

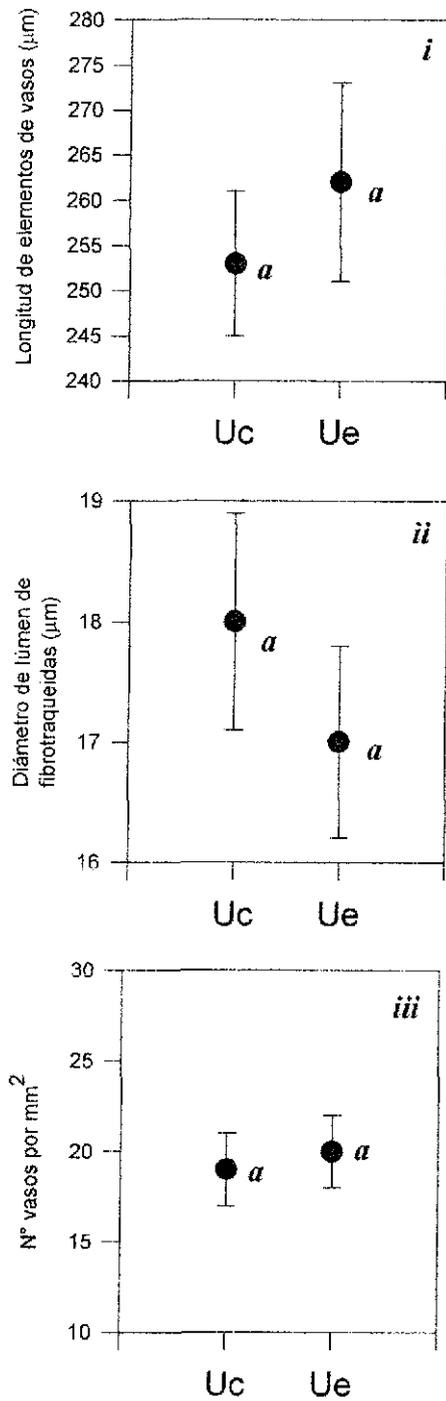


Figura 1B. Elementos celulares que **no presentaron** diferencias significativas. i) longitud de elementos de vaso, ii) diámetro de lumen de fibrotraqueidas, iii) N° de vasos por mm^2 . Uc = *Ureia caracasana* y Ue = *Ureia eggersii*. Nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad. (Los puntos representan los promedios y las barras el error estándar; letras iguales indican que no hay diferencias significativas).

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

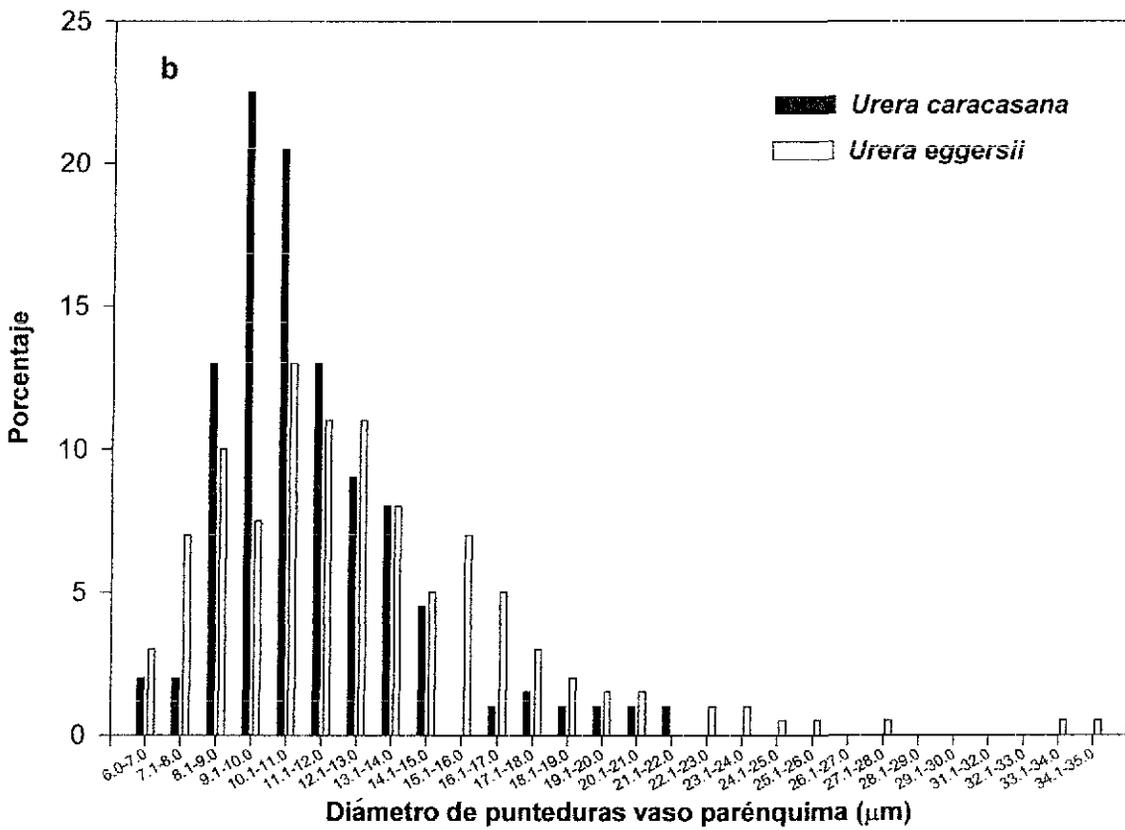
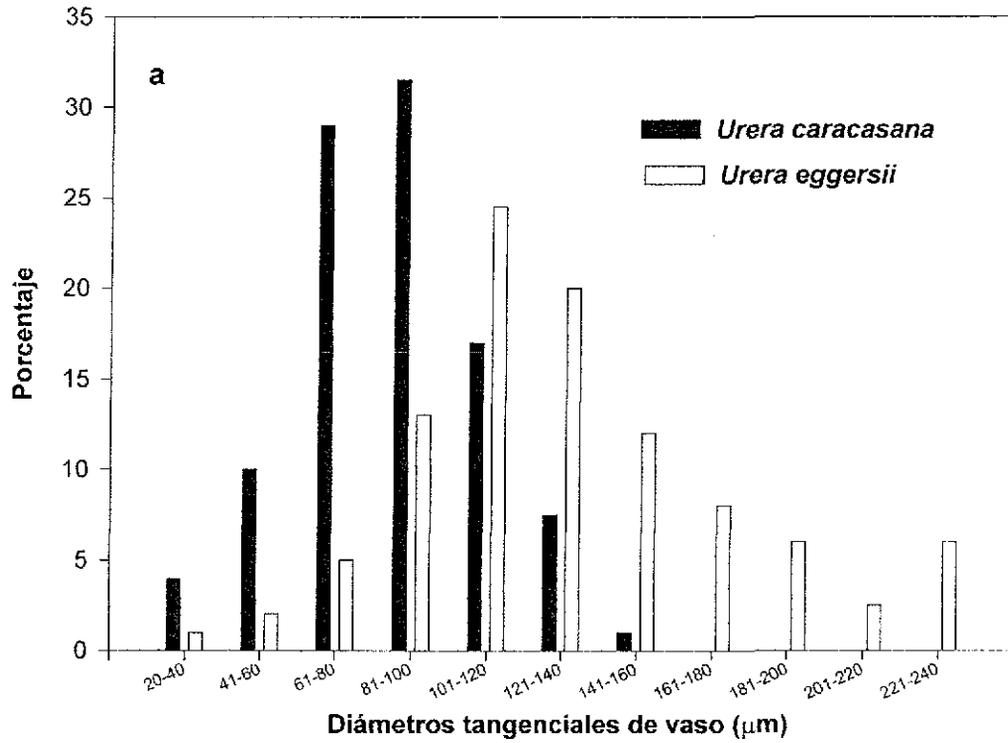
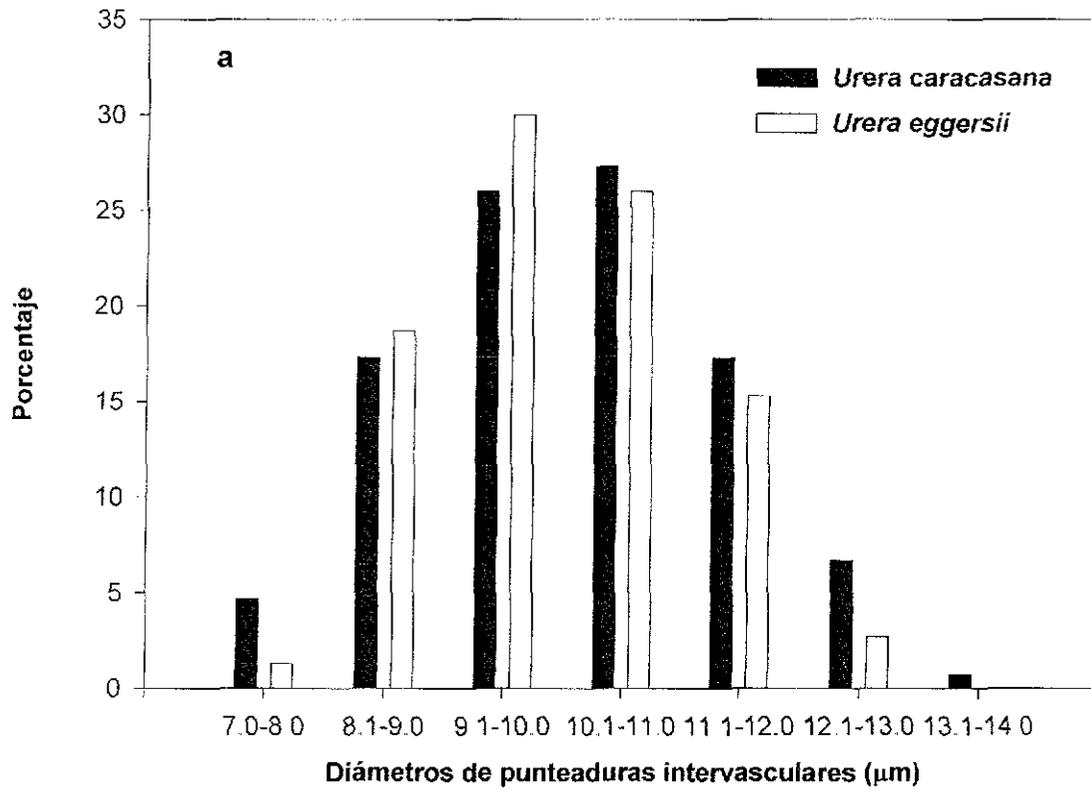


Figura 2. Distribución de frecuencias en a) de diámetros tangenciales de vaso y b) diámetro de punteaduras vaso-parénquima. Longitud de intervalos de clase 20 μm y 1 μm, respectivamente



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

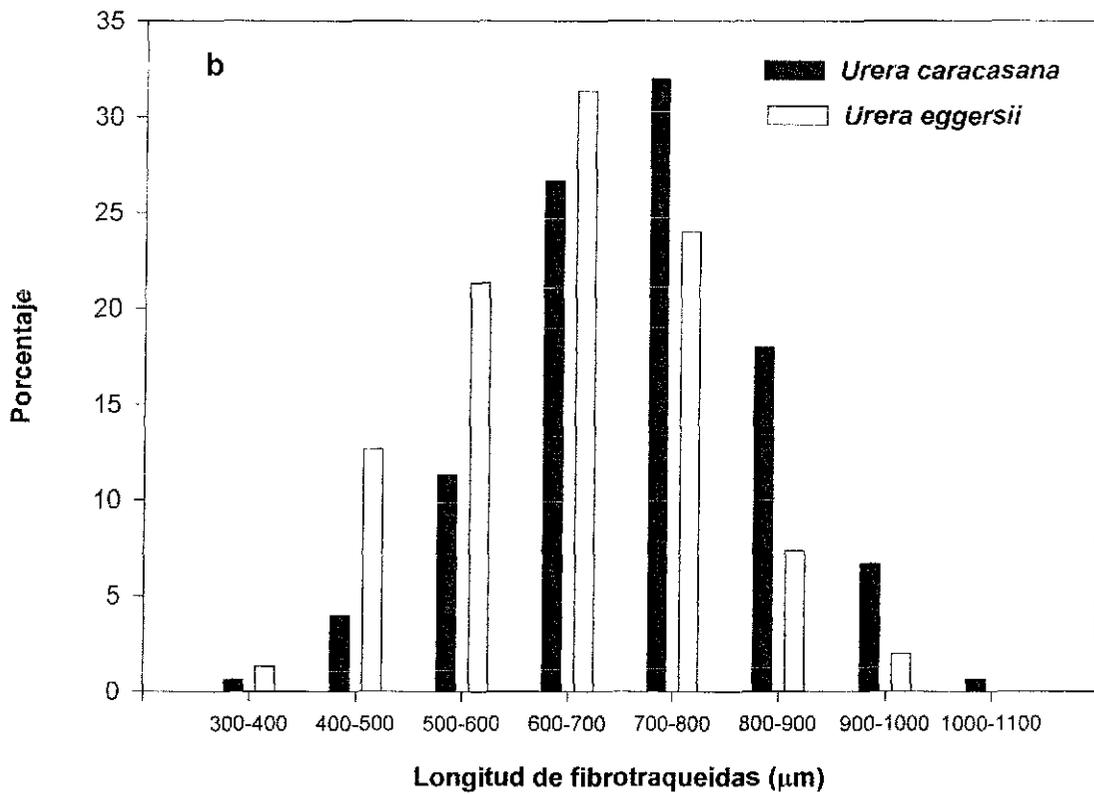
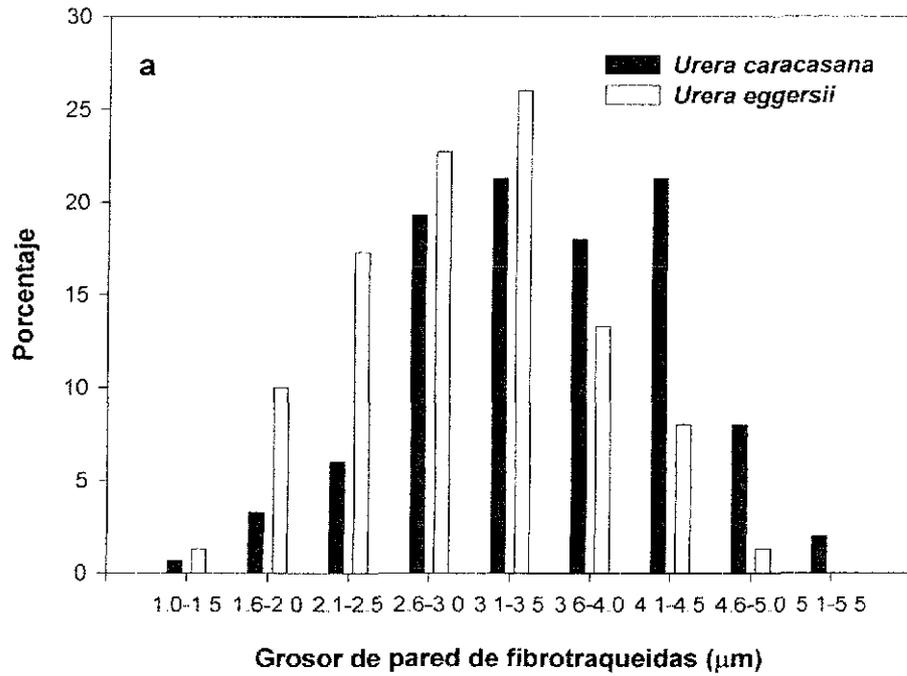


Figura 3. Distribución de frecuencias, en a) diámetro punteaduras intervasculares y b) longitud de fibrotracheidas. Longitud de intervalos de clase 1 μm y 100 μm , respectivamente.



TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

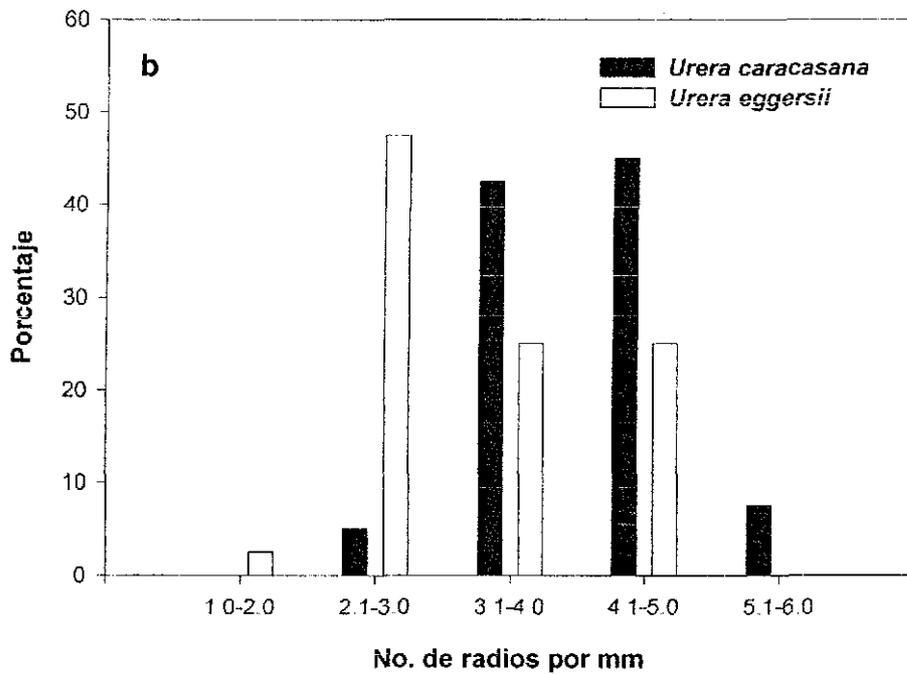
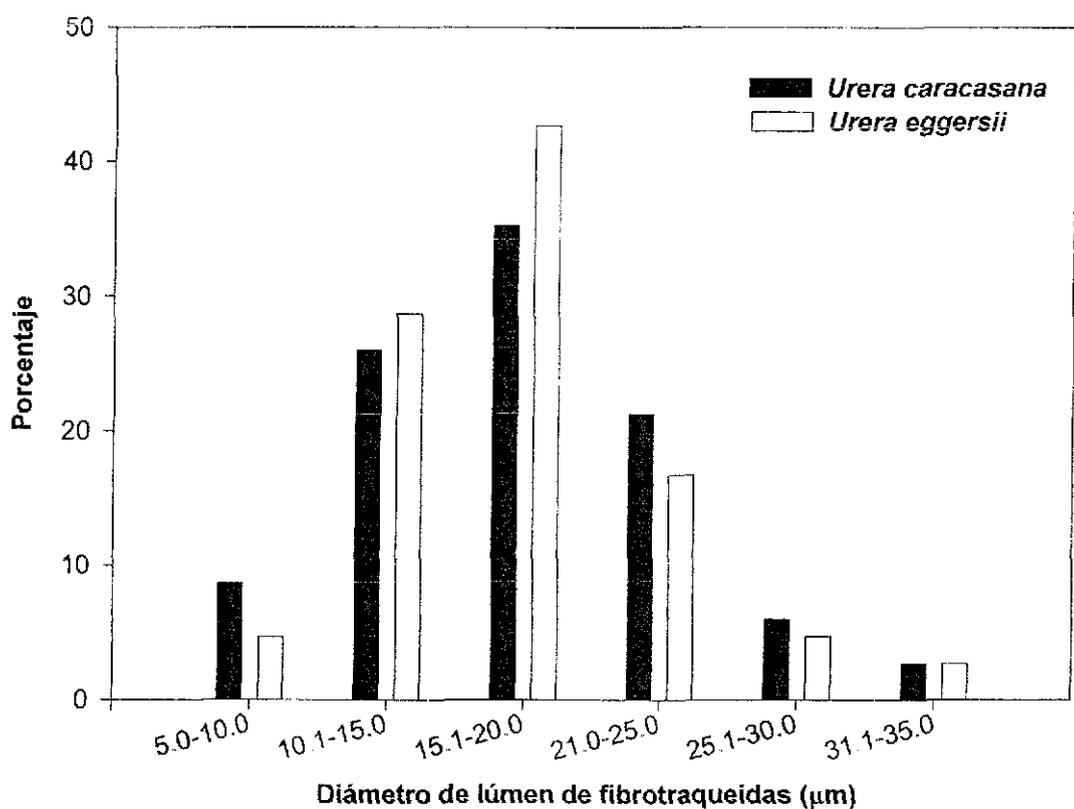
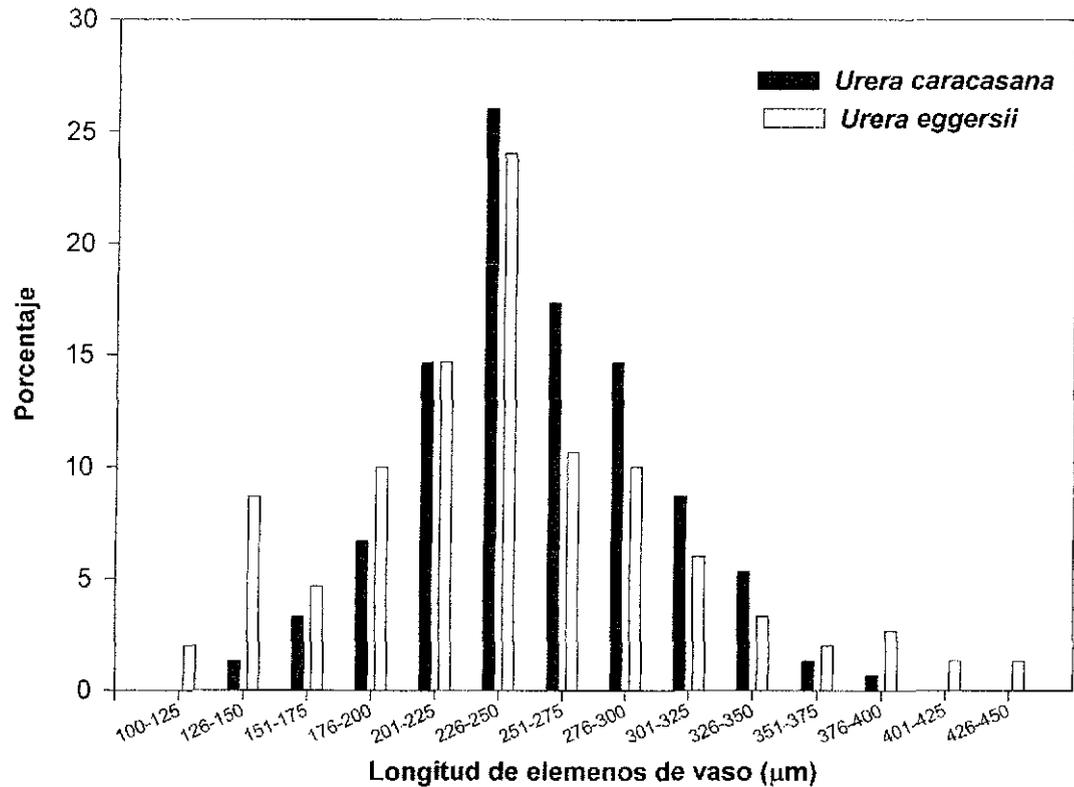
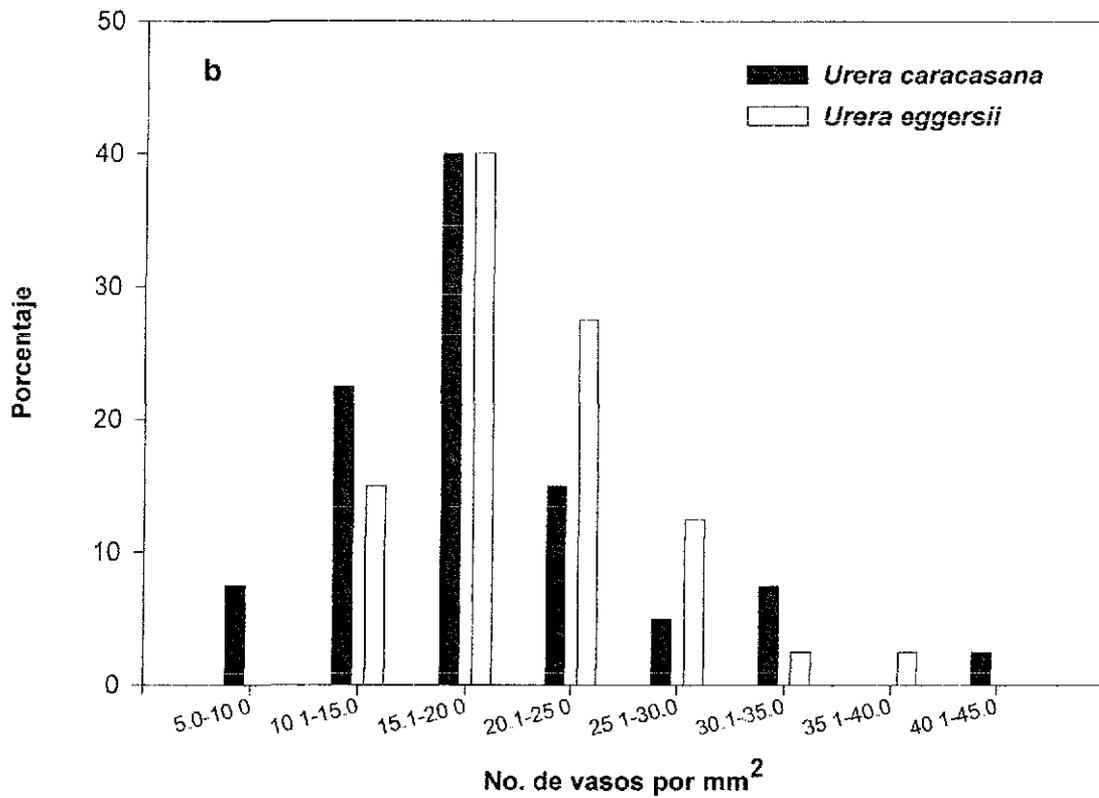
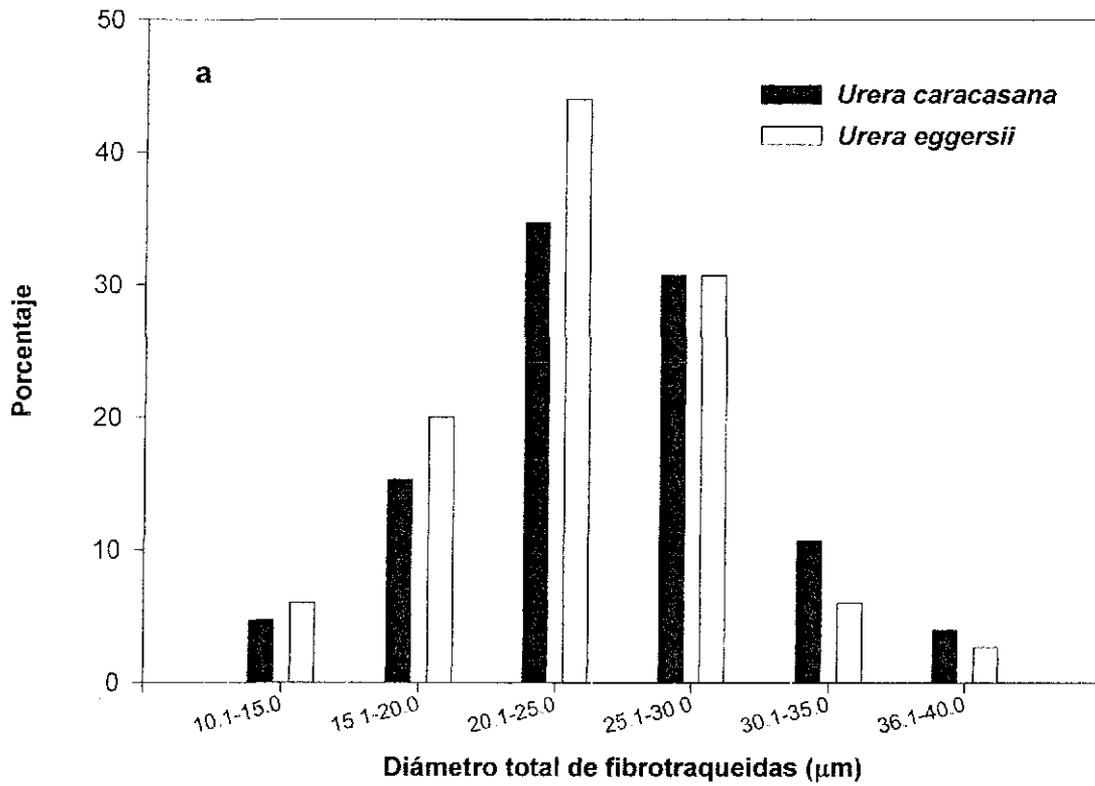


Figura 4. Distribución de frecuencias, en a) grosor de pared de fibrotraqueidas y b) número de radios por mm. Longitud de intervalos de clase $0.5 \mu\text{m}$ y $1 \mu\text{m}$, respectivamente.



TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Figura 5. Distribución de frecuencias en a) longitud de elementos de vaso y b) diámetro de lumen de fibrotraqueidas. Longitud de intervalos de clase 25 µm y 5 µm, respectivamente



TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Figura 6. Distribución de frecuencias en a) diámetro de fibrotraqueidas (de pared a pared) y b) numero de vasos por mm² Longitud de intervalos de clase 5 μm

5.3 Porcentajes de área de parénquima: axial y radial (LI-COR)

A continuación se muestran los resultados de los porcentajes de parénquima axial y de parénquima radial, por especie obtenidos mediante dibujos del parénquima axial y radial, elaborados de fotomicrografías de cortes histológicos y medidos en un lector de área foliar (Li-cor). En la lámina 8 se muestran algunos de éstos dibujos.

Especie	Porcentaje parénquima axial:		Porcentaje parénquima radial:	
	<i>U. caracasana</i>	<i>U. eggersii</i>	<i>U. caracasana</i>	<i>U. eggersii</i>
	14.7	1.0	3.0	8.9
	20.0	4.1	10.1	12.6
	22.5	5.4	11.4	12.7
	29.1	5.5	11.5	13.4
	30.3	6.8	12.0	16.0
	33.2	6.8	12.3	19.0
	39.5	8.2	13.2	19.2
	46.0	9.6	16.9	34.4
	46.7	10.2	18.7	40.8
	50.2	17.4	22.0	42.0
Promedio	33.2	7.5	13.1	21.9
Error st	7.7	2.8	3.3	7.8
Mínimo	14.7	1.0	3.0	8.9
Máximo	50.2	17.4	22.0	42.0

Tabla 3 Resultados obtenidos por medio del medidor de área foliar. "Porcentaje de parénquima", es el porcentaje de área ocupada por el parénquima axial y radial en sección transversal

Los resultados de la tabla 3, indican que las especies difieren en los porcentajes de parénquima axial y parénquima radial. Para *Uretra caracasana* el parénquima axial es más abundante y para *U. eggersii* es el parénquima radial.

Carácter	No. Observaciones por especie	g.l.	F	Prob>F
Parénquima axial	10	18	46.5594	0.0001 *
Parénquima radial	10	18	4.3699	0.0510

Tabla 4 Resumen de mediciones repetidas ANOVA para detectar diferencias significativas entre los 2 tipos de parénquima entre *Urera caracasana* y *U. eggersii*, con un nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad * con diferencias significativas

El análisis de varianza de estos resultados indica que las dos especies difieren en los porcentajes de parénquima axial, el cual fue significativamente mayor en *U. caracasana*, mientras que para el parénquima radial no se encontraron diferencias significativas al 95 % de significancia. Sin embargo, si las hubo al 90 % de significancia, siendo el porcentaje de parénquima radial mayor en *U. eggersii* (Tabla 4 y Fig. 7).

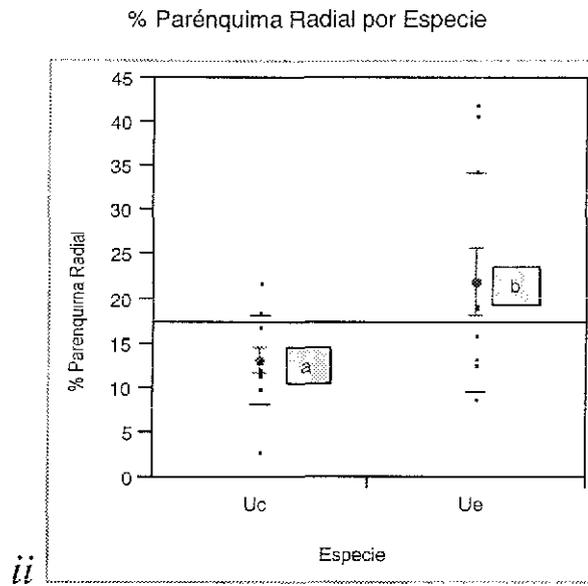
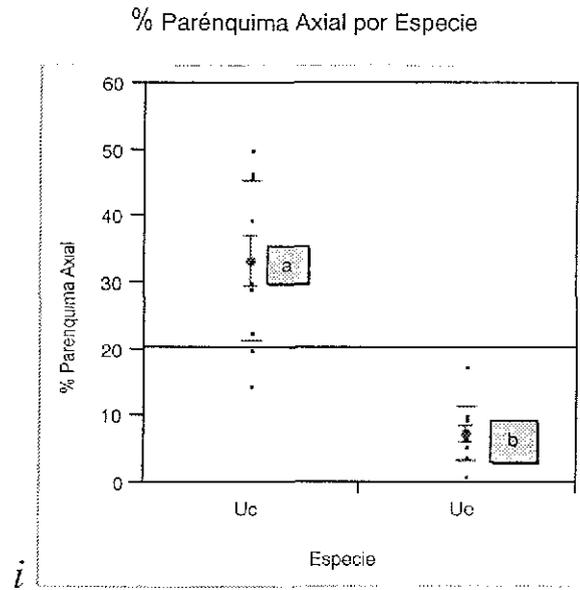


Figura 7. Comparación entre especies en relación a su parénquima axial (i) y radial (ii), de datos obtenidos a través del medidor de área (LI-COR) Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar, (letras diferentes indican que hay diferencias significativas)

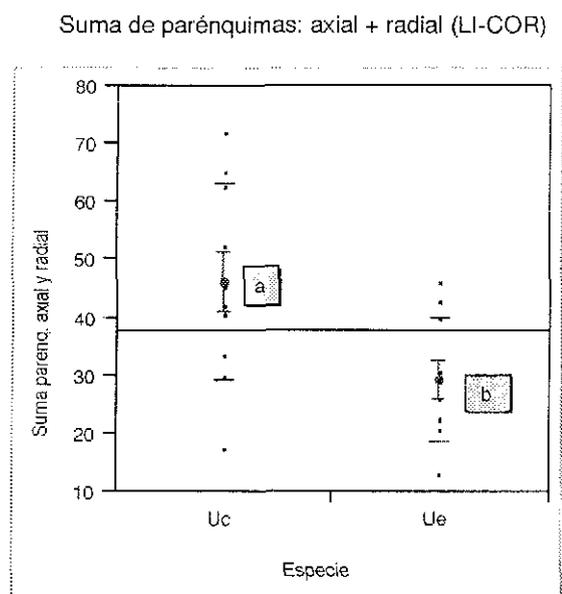
TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

5.3.1 Análisis de varianza de los porcentajes de parénquima xilemático (parénquima axial + parénquima radial)

A continuación se muestran los resultados del análisis de varianza de la suma de los dos tipos de parénquima por cada especie. Como se puede apreciar las especies presentaron diferencias significativas, siendo mayor el porcentaje en *U. caracasana* que en *U. eggersii*, en la figura 8, se ilustra gráficamente estas diferencias.

Carácter	No. Observaciones por especie	g.l.	F	Prob>F
Parénquima axial y Parénquima radial	10	18	13.9047	0.0015 *

Tabla 5 Resumen de mediciones repetidas ANOVA para detectar diferencias significativas entre la suma de los 2 tipos de parénquima entre las especies *Urera caracasana* y *U. eggersii*, con un nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad * con diferencias significativas.



TESIS CON FALLA DE ORIGEN

Figura 8. Comparación entre especies en relación a la suma de parénquima axial y parénquima radial (parénquima xilemático), de datos obtenidos a través del medidor de área (LI-COR). Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar, (letras diferentes indican que hay diferencias significativas)

5.4 Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima (analizador de imágenes y estereología).

Los siguientes resultados corresponden al porcentaje de área de contacto vaso-parénquima, obtenidos con un analizador de imágenes y estereología, (el procedimiento se muestra gráficamente en las Láminas 9b y 10b)

Nº de Muestra	Analizador de imágenes (WinCell)		Estereología	
	<i>U. caracasana</i>	<i>U. eggersii</i>	<i>U. caracasana</i>	<i>U. eggersii</i>
1	13.54	9.36	14	11.5
2	4.85	7.95	3.25	14.5
3	9.84	12.94	14.45	9.25
4	10.99	14.7	18.75	11.75
5	13.64	11.71	10.5	12
6	14.72	11.11	5.25	12
7	9.28	6.55	5.75	10.75
8	5.72	11.2	11.5	12.75
9	4.48	14.64	9.5	17.75
10	10.79	14.89	8.25	12.25
Promedio	9.78	11.50	10.12	12.45
Error st	2.4	1.8	3.0	1.5
Mínimo	4.48	6.55	3.25	9.25
Máximo	14.72	14.89	18.75	17.75

Tabla 6 Área de contacto vaso-parénquima para dos especies del género *Urera*, obtenidos por medio del analizador de imágenes y por estereología.

En la tabla 6 podemos observar que en las dos técnicas se obtuvo que *U. eggersii* presentó mayor porcentaje de área de contacto vaso-parénquima. Esto se observa gráficamente en la figura 9.

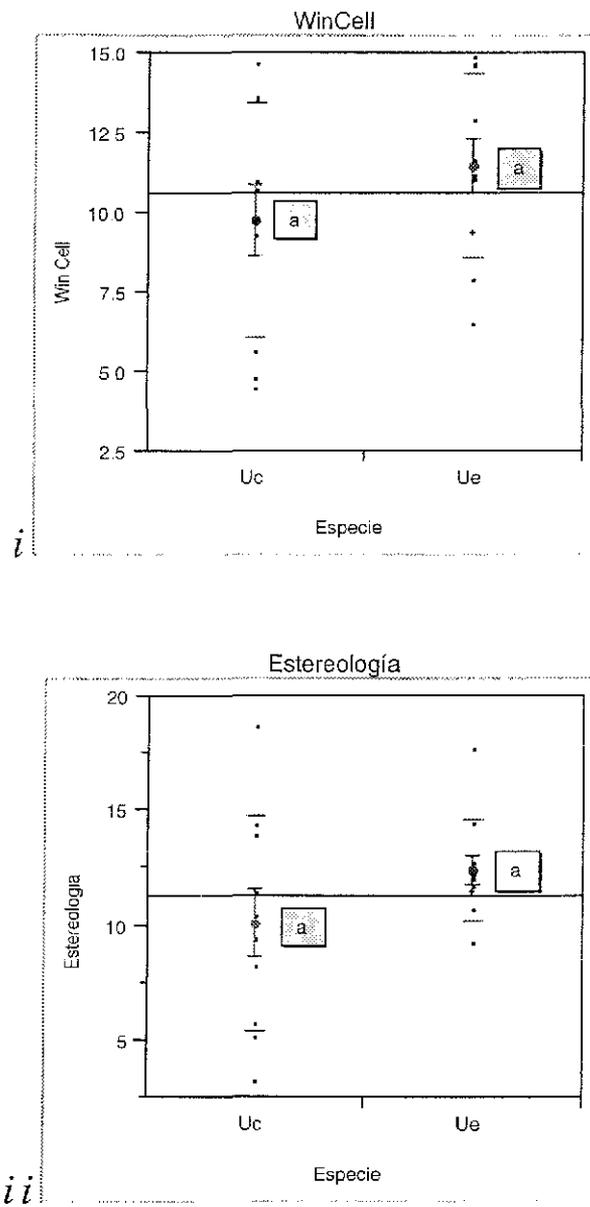


Figura 9. Comparación entre especies en relación al área de contacto vaso-parénquima (i) son los datos obtenidos con WinCell (ii), de datos obtenidos a través de estereología. Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar (letras iguales indican que no hay diferencias significativas)

Resultados del análisis de varianza de los valores de área de contacto vaso-parénquima entre las especies y con dos técnicas diferentes (WinCell y estereología).

Carácter	No. Observaciones por especie	g.l.	F	Prob>F
% de área de contacto vaso-parénquima WinCell	10	18	1 4387	0 2459
% de área de contacto vaso-parénquima Estereología	10	18	2 438	0 1358

Tabla 7. Resumen de mediciones repetidas ANOVA para detectar diferencias significativas entre los porcentajes de área de contacto vaso-parénquima por técnica y por especie, con un nivel de significancia del 0 05 % de probabilidad

De acuerdo a los análisis de varianza, (Tabla 7) las especies no mostraron diferencias significativas.

Carácter	No. Observaciones por especie	g.l.	F	Prob>F
Urera caracasana WinCell/Estereología	10	18	0 0079	0 93
Urera eggersii WinCell/Estereología	10	18	0 0000	1 000

Tabla 8. Resumen de mediciones repetidas ANOVA para detectar diferencias significativas entre las técnicas seguidas para determinar los porcentajes de área de contacto vaso-parénquima por especie, con un nivel de significancia del 0 05 % de probabilidad.

La tabla 8 corresponde al análisis de varianza de los resultados obtenidos para determinar el área de contacto vaso-parénquima con WinCell y Estereología por especie, para las dos técnicas no se detectaron diferencias significativas

Estos resultados y análisis nos indican que las dos técnicas nos dan resultados similares cuando utilizamos la misma variable, lo cual nos muestra que podemos usar una u otra y obtener resultados adecuados.

5.5. Contenido de agua por capilaridad en vasos (libre) y en almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y corteza (parénquima)

A continuación se indican los resultados del contenido de agua encontrados en diferentes partes del tallo: capilaridad en vasos (libre), en almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y en corteza (parénquima), de dos especies de *Urera*. Los datos corresponden a los promedios y su respectivo error estándar de los valores que se anexan en el apéndice 1 para cada tipo de almacenamiento en dos meses del año.

Porcentajes de agua en diferentes partes del tallo			
Tipo de almacenamiento	Mes	<i>U. caracasana</i>	<i>U. eggersii</i>
a) % de agua capilar en vasos (libre)	Marzo	4.5 ± 0.34	6.7 ± 0.63
	Junio	2.6 ± 0.45	7.3 ± 0.75
b) % de agua almacenada en xilema (parénquima-fibrotraqueidas)	Marzo	75.1 ± 1.77	74.7 ± 1.56
	Junio	80.4 ± 1.14	75.7 ± 0.87
c) % de agua almacenada en corteza (parénquima)	Marzo	81.9 ± 0.53	79.6 ± 0.44
	Junio	83.0 ± 0.55	79.4 ± 0.63

Tabla 9 Porcentajes de agua obtenidos para cada tipo de almacenamiento, en dos meses muestreados, los valores corresponden al promedio y al error estándar.

5.5.1 Análisis de los contenidos de agua por mes.

Las tablas 10 y 11 muestran de manera resumida los datos que se anexan en el apéndice 1, consistentes en las mediciones repetidas ANOVA para detectar diferencias significativas entre los diferentes porcentajes de almacenamiento de agua obtenidos para las dos especies y para dos diferentes meses el año en que se hicieron los muestreos.

Porcentaje	g.l.	F	Prob>F
a) % de agua capilar en vasos (libre)	123	42 3570	0 0001 *
b) % de agua almacenada en xilema (parénquima-fibrotraqueidas)	123	0 2263	0 6351
c) % de agua almacenada en corteza (parénquima)	123	46 2793	0 0001 *

Tabla 10. Análisis de varianza (ANOVA) de porcentajes de agua presente en diferentes partes del tallo en **Marzo'2001** para dos especies de *Urera*: *U. caracasana* (64 observaciones) y *U. eggersii* (61 observaciones). Nivel de significancia de 0 05 % de probabilidad, * con diferencias significativas.

Porcentaje	g.l.	F	Prob>F
a) % de agua capilar en vasos (libre)	209	120 3895	< 0001 *
b) % de agua almacenada en xilema (parénquima-fibrotraqueidas)	209	46.7692	< 0001 *
c) % de agua almacenada en corteza (parénquima)	209	81.4853	< 0001 *

Tabla 11. Análisis de varianza (ANOVA) de porcentajes de agua presente en diferentes partes del tallo en **Junio'2001** para dos especies de *Urera*: *U. caracasana* (105 observaciones) y *U. eggersii* (106 observaciones). Nivel de significancia de 0.05 % de probabilidad, * con diferencias significativas

El porcentaje de agua almacenada de manera capilar en los vasos de acuerdo al análisis de varianza mostró diferencias significativas para las dos especies (tablas 10 y 11), fue mayor en *U. eggersii* que en *U. caracasana*, para los dos meses muestreados (Figuras 10 i y 10 iv)

b) Porcentaje de agua almacenada en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas).

El porcentaje de agua almacenada en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas) para Marzo no mostró diferencias significativas entre las dos especies y en junio si se detectaron diferencias significativas entre las dos especies, siendo mayores los valores para *U. caracasana* (tablas 10 y 11; Figuras 10 ii y 10 v)

c) Porcentaje de agua almacenada en corteza (parénquima).

El porcentaje de agua en parénquima de corteza también mostró diferencias significativas entre *U. caracasana* y *U. eggersii*. En ambos meses fue mayor para *U. caracasana*, (tablas 10 y 11; Figuras 10 iii y 10 vi)

5.5.2 Análisis de los contenidos de agua por especie.

Al comparar los resultados obtenidos para cada tipo de almacenamiento de agua por especie entre los dos meses del año en que se realizó el muestreo (marzo y junio), mediante análisis de varianza ANOVA se encontró lo siguiente:

a) *Urera caracasana* mostró diferencias significativas en su capacidad de almacenamiento de agua en los tres tipos de almacenamiento entre los dos meses analizados (tabla 12).

Porcentaje	g.l	F	Prob>F
a) % de agua capilar en vasos (libre)	167	59 4512	<.0001 *
b) % de agua almacenada en xilema (parénquima-fibrotraqueidas)	167	27 2017	<.0001 *
c) % de agua almacenada en corteza (parénquima)	167	9 2765	0 0027 *

Tabla 12. Análisis de varianza (ANOVA) de porcentajes de agua presente en diferentes partes del tallo en dos meses de año. Marzo y Junio'2001, para *Urera caracasana*, con un nivel de significancia del 0 05 % de probabilidad. * con diferencias significativas.

b) *Urea eggersii* no tuvo diferencias significativas en el almacenamiento de agua en ninguno de los 3 tipos de almacenamiento, entre los dos meses del año (tabla 13).

Porcentaje	g.l.	F	Prob>F
a) % de agua capilar en vasos (libre)	165	0 0470	0 8286
b) % de agua almacenada en xilema (parénquima-fibrotraqueidas)	165	1 1260	0 2902
c) % de agua almacenada en corteza (parénquima)	165	0 0365	0 8488

Tabla 13. Análisis de varianza (ANOVA) de porcentajes de agua presente en diferentes partes del tallo entre dos meses de año. Marzo y Junio'2001, para *U. eggersii*, con un nivel de significancia del 0 05 % de probabilidad

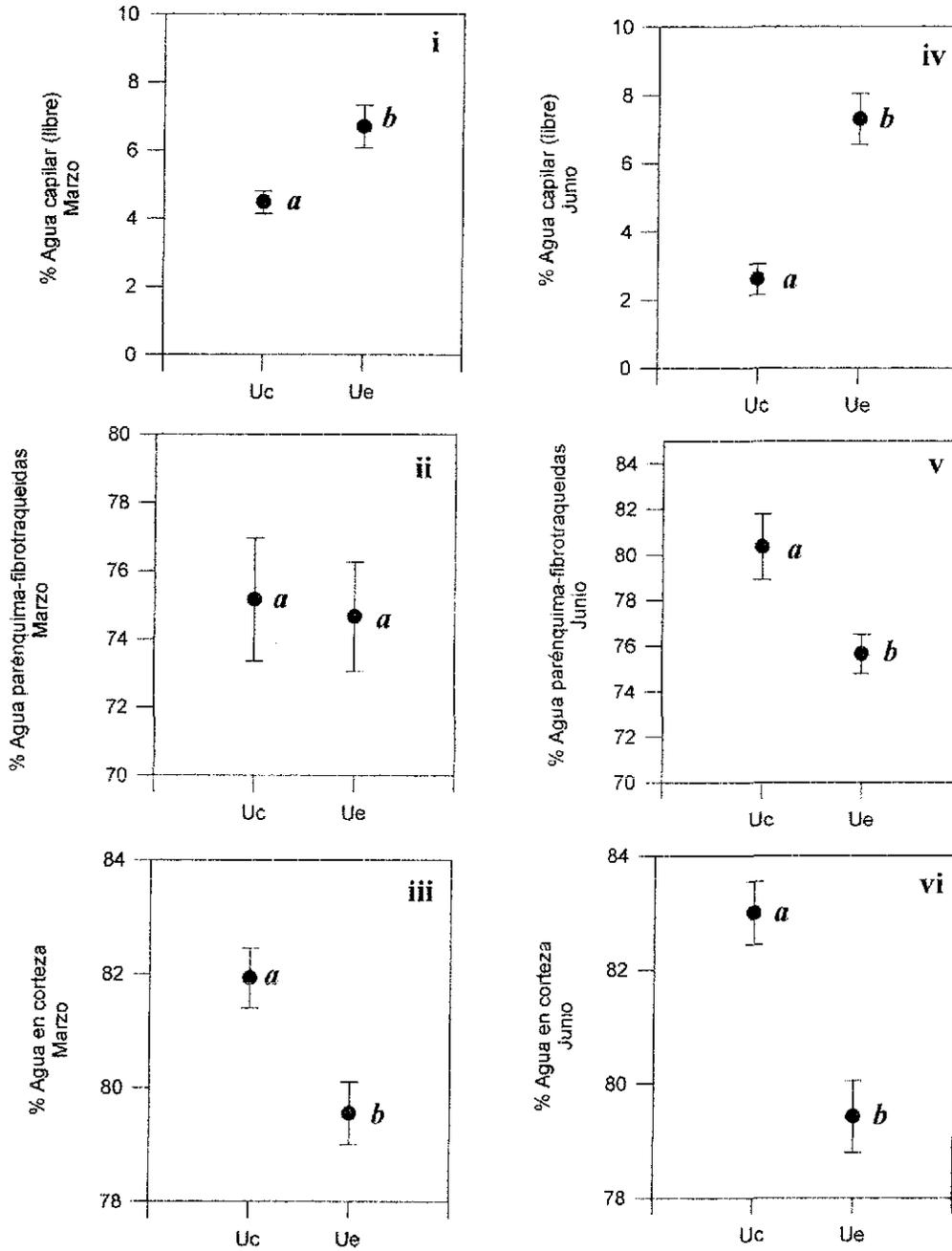


Figura 10. Porcentajes de contenido de agua obtenidos en **Marzo (i,ii,iii)** y **Junio (iv,v,vi)**; (i y iv) % de agua retenida por capilaridad en vasos, (ii y v) % de agua en almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas), y (iii y vi) % de agua en corteza (parénquima) Uc = *Urea caracasana* y Ue = *Urea eggersii*. Nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad. (Los puntos representan los promedios y las barras el error estándar; letras iguales indican que no hay diferencias significativas y letras diferentes indican que hay diferencias significativas)

5.6 Contraimpresiones de moldes de polisiloxano.

Con las contraimpresiones de barniz de uñas obtenidas de los moldes de polisiloxano de secciones longitudinales tangenciales de *U. eggersii* se obtuvieron mediciones de punteaduras intervasculares (punteaduras vaso-vaso) y se compararon con mediciones obtenidas con preparaciones elaboradas con inclusión en parafina, obteniendo los datos que se muestran en el apéndice 2 y en la tabla 14 se indican los promedios y los error estándar de cada técnica

En la lámina 15 se muestran imágenes de punteaduras intervasculares obtenidas con ambas técnicas y en la figura 11 se muestra de manera gráfica estos resultados.

TECNICA	PARAFINA	POLISILOXANO
Promedio	10.4	10.1
Error est.	0.2	0.4

Tabla 14 Los valores corresponden al promedio y al error estándar de mediciones de diámetro de punteaduras intervasculares de *U. eggersii*, obtenidas con dos técnicas.

Con la finalidad de comparar las dos técnicas se efectuó el siguiente análisis de varianza, el cual indica que las técnicas no presentaron diferencias significativas.

Caracter	No. Observaciones por técnica	DF	F	Prob>F
Diámetro de punteaduras intervasculares	47	92	2.6472	0.1072

Tabla 15. Análisis de varianza (ANOVA) de diámetros de punteaduras intervasculares de *U. eggersii*, de valores obtenidos con dos técnicas, nivel de significancia del 0.05 % de probabilidad.

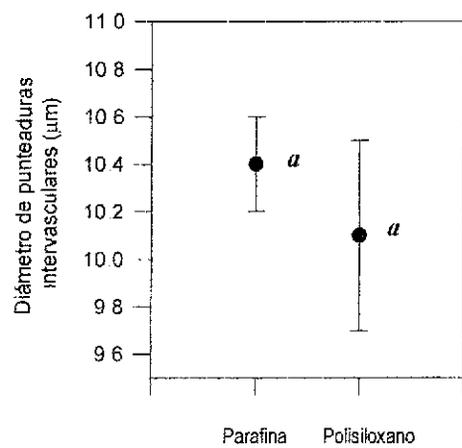


Figura 11. Valores de diámetros de punteaduras intervasculares de *U. eggersi* obtenidos con 2 técnicas: parafina y polisiloxano. Los puntos representan el promedio y las barras el error estándar (letras iguales indican que no hay diferencias significativas).

5.7 Láminas

A continuación se presentan las láminas que describen de manera gráfica la estructura anatómica del xilema secundario de *Urera caracasana* (láminas 1 - 3) y de *Urera eggersii* (láminas 4a - 7)

En la lámina 8 se muestran los dibujos usados para determinar los porcentajes de parénquima axial y radial de *U. caracasana* y *U. eggersii*.

En las láminas 9a - 10b se indica el procedimiento para calcular el porcentaje de área de contacto vaso-parénquima.

Las láminas 11 y 13 corresponden a los Moldes de silicón del xilema secundario de *U. caracasana* y *U. eggersii*, respectivamente.

Las láminas 12 y 14 son Impresiones de xilema secundario en polisiloxano de *U. caracasana* y *U. eggersii*, respectivamente y la lámina 15 corresponde a punteaduras intervasculares de *Urera eggersii* en parafina y en polisiloxano.

Lámina 1

Sección transversal de tallo de *Urea caracasana*

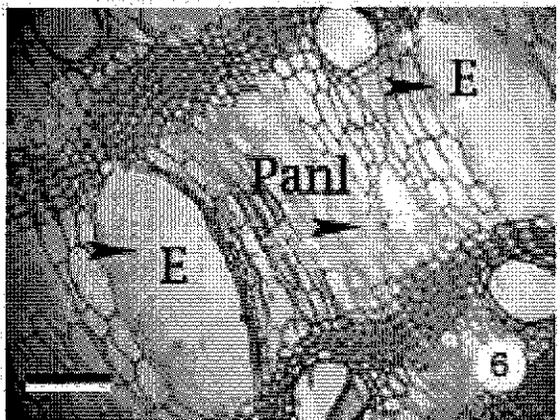
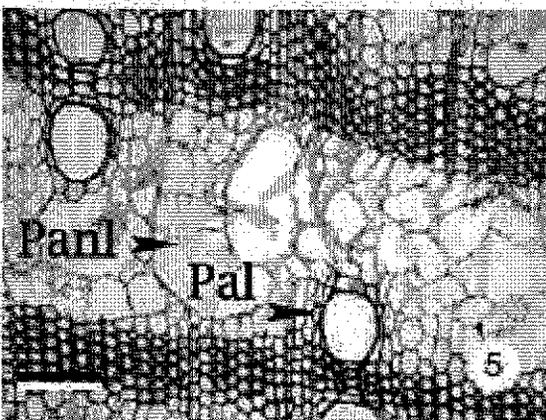
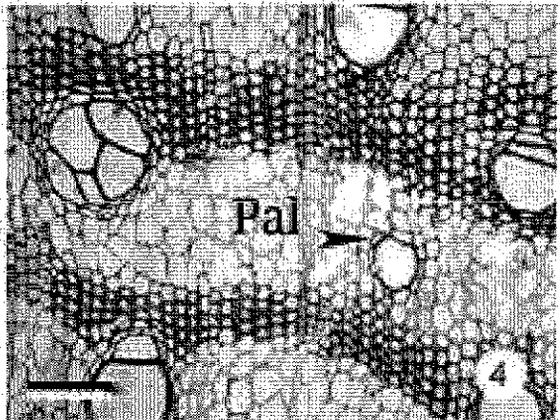
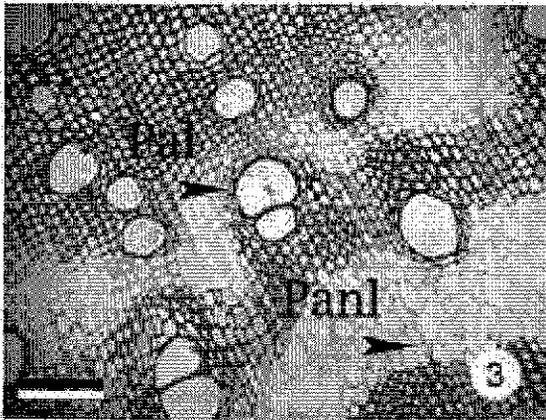
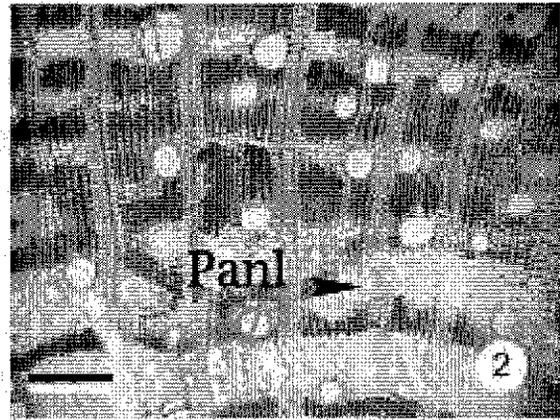
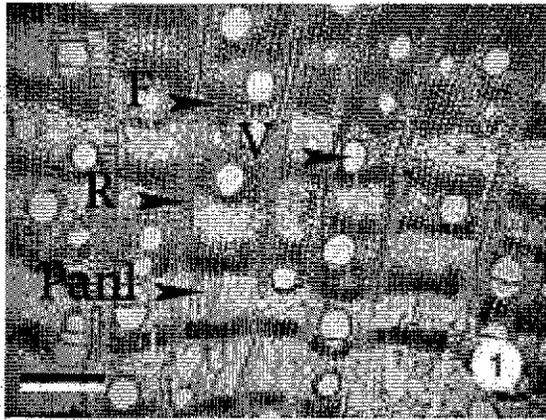
Figs. 1-2. Distribución difusa de los vasos, radios y parénquima axial apotraqueal no lignificado en amplias bandas. Figs. 3-6 Detalle el parénquima axial paratraqueal vasicéntrico lignificado y el parénquima axial apotraqueal no lignificado en bandas, este último hasta de 7 células. Fig. 6. Se muestran los amplios espacios esquizógenos en el parénquima axial no lignificado.

V = vasos, R = radios, Parl = parénquima axial no lignificado, Pal = parénquima axial lignificado, E espacios esquizógenos.

Figs. 1-2. Barra = 234 μm ; Fig. 3. Barra = 146 μm ; Fig. 4. Barra = 94 μm ;

Figs. 5-6. Barra = 128 μm

Lámina 1
Sección transversal de tallo de *Uyera caracasana*



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 2

Sección tangencial de tallo de *Urera caracasana*

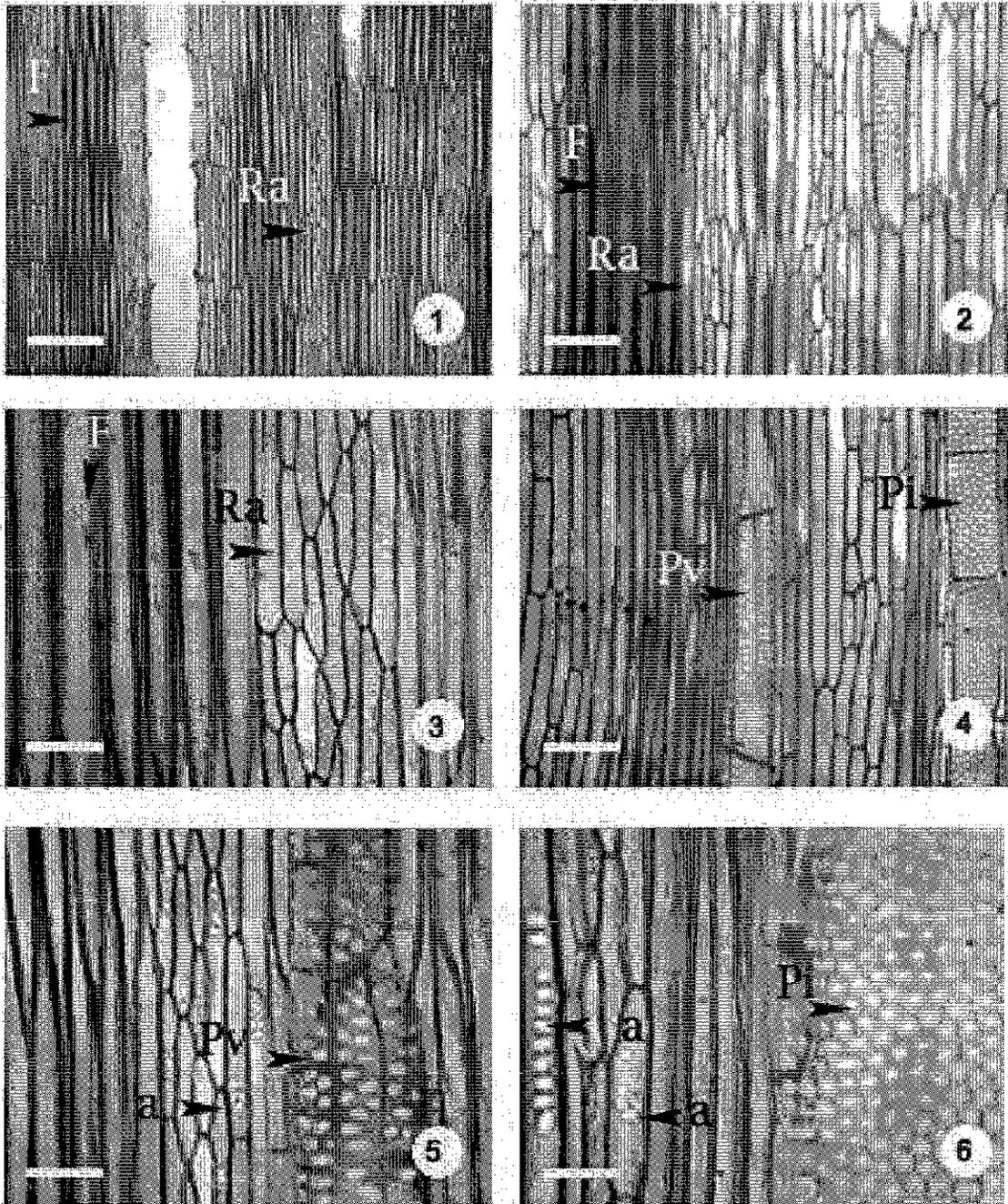
Fig. 1-4. Distribución estratificada. Los radios son largos y constituidos por células erectas. Fig. 3. Punteaduras areoladas de los elementos traqueales imperforados (fibrotraqueidas); entre éstos, un radio amplio. Fig. 4. Punteaduras intervasculares (Pi) y punteaduras vaso-parénquima (Pv). Fig. 5. Granos de almidón en los radios y punteaduras intervasculares. Fig. 6. Izquierda: Una fibrotraqueida y células radiales con granos de almidón. Derecha: punteaduras intervasculares.

Ra = radio, F = elementos traqueales imperforados (fibrotraqueidas), Pi = punteaduras intervasculares, Pv = punteaduras vaso-parénquima, a = almidón.

Fig. 1. Barra = 134 μm ; Fig. 2. Barra = 90 μm ; Fig. 3. Barra = 50 μm ;

Fig. 4. Barra = 134 μm ; Fig. 5. Barra = 60 μm ; Fig. 6. Barra = 66 μm .

Lámina 2
Sección tangencial de tallo de *Uyera caracasana*



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 3

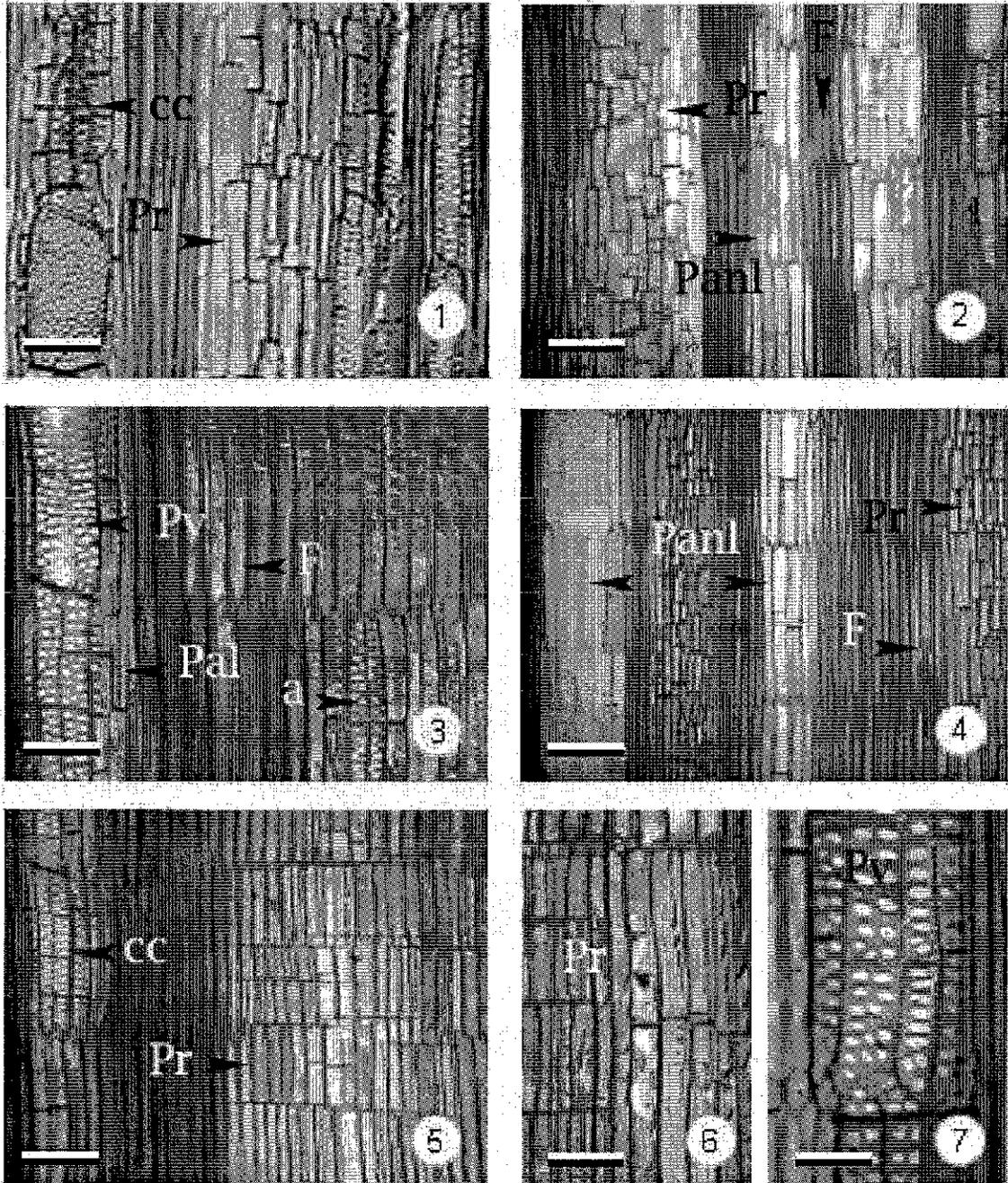
Sección radial de tallo de *Urera caracasana*

Fig.1. Células erectas de los radios y campos de cruce. Fig. 2. Parénquima axial no lignificado, parénquima radial y fibrotraqueidas. Fig. 3. Punteaduras vaso-parénquima, parénquima axial lignificado y fibrotraqueidas. Fig. 4. Los espacios claros denotan las áreas de parénquima axial no lignificado, también se observan fibrotraqueidas y parénquima radial. Fig. 5. Izquierda: campo de cruce; derecha: células radiales erectas. Fig. 6. Acercamiento de las células radiales. Fig. 7. Punteaduras vaso-parénquima (campo de cruce).

Pr = parénquima radial, cc = campo de cruce, Panl = parénquima axial no lignificado,
Pal = parénquima axial lignificado, Pv = punteaduras vaso-parénquima,
F = fibrotraqueidas, a = almidón en las células radiales.

Fig. 1. Barra = 78 μm ; Fig. 2. Barra = 198 μm ; Fig. 3. Barra = 104 μm ;
Figs. 4-5. Barra = 198 μm ; Figs. 6-7. Barra = 40 μm .

Lámina 3
Sección radial de tallo de *Uyera caracasana*



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 4a

Sección transversal de tallo de *Urera eggersii* Individuo A

Figs. 1-2. Distribución difusa de los vasos, amplios radios que corren de la médula al floema. Figs. 3-4: amplios radios que caracterizan a esta especie y también se observa el córtex. Se muestran también los vasos que corren en dirección transversal o diagonal, atravesando los radios. La ocurrencia de estos vasos se da en la sección cercana al cambium vascular. Figs. 5-6: Abundantes tílides en los vasos, características de esta especie.

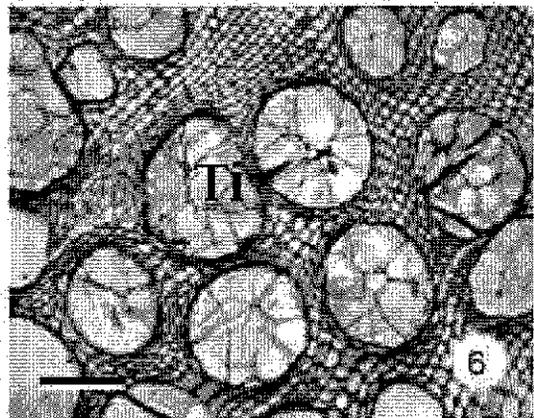
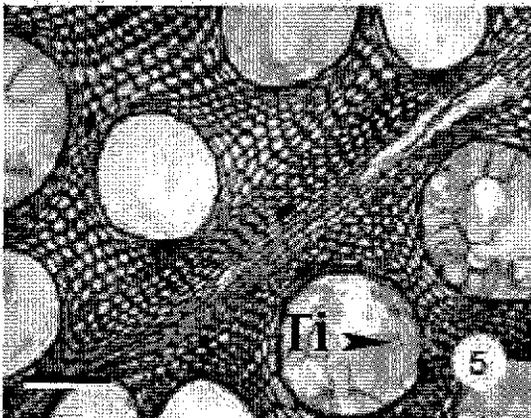
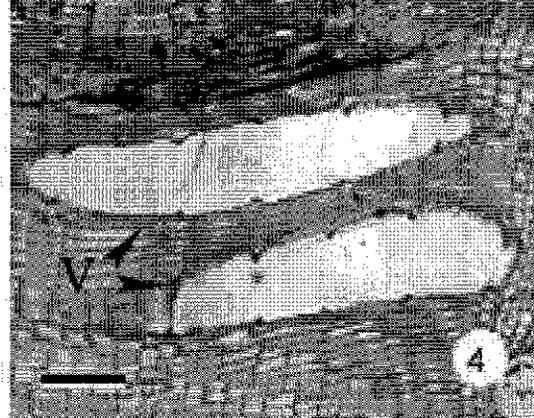
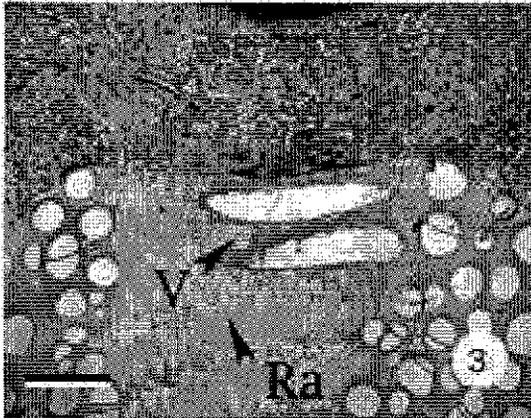
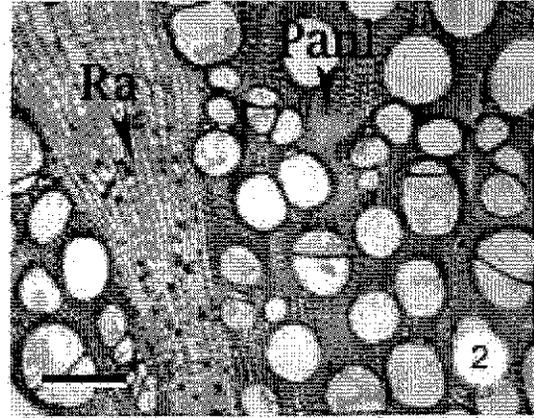
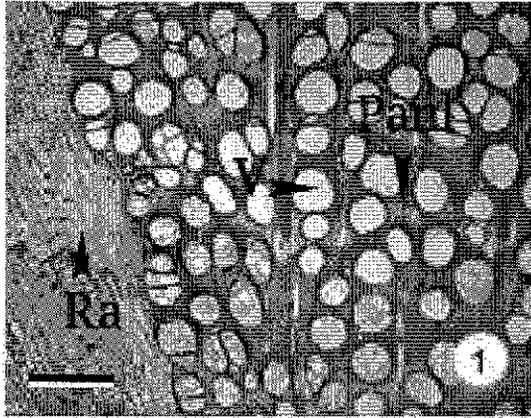
Ra = radios, V = vasos, Panl = parénquima axial no lignificado, Ti = tílides.

Fig. 1. Barra = 249 μm ; Fig. 2. Barra = 178 μm ; Fig. 3. Barra = 311 μm ;

Fig. 4. Barra = 124 μm ; Fig. 5. Barra = 69 μm ; Fig. 6. Barra = 73 μm .

Se incluyen dos láminas de sección transversal de la misma especie ya que los diámetros tangenciales de los tallos de los individuos analizados variaron. Para el individuo "A" el diámetro promedio fue de 2 cm, y para el individuo "B" fue de 1.2 cm.

Lámina 4a
Sección transversal de tallo de *Urena eggerstii*
Individuo A



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 4b

Sección transversal de tallo de *Urera eggersii* Individuo B

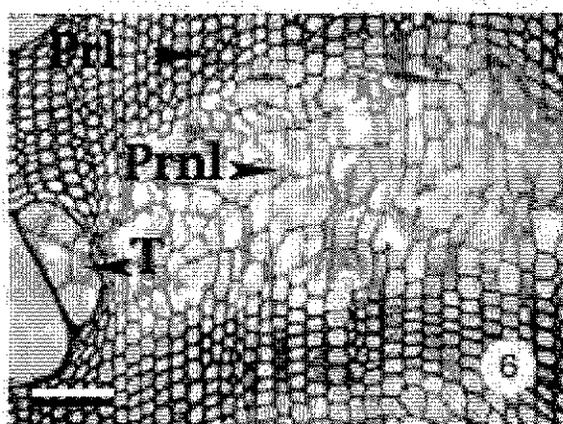
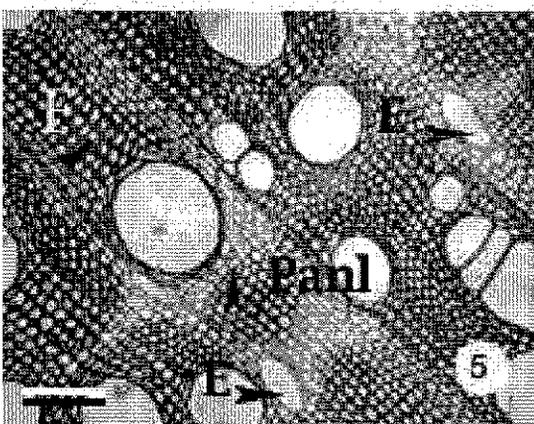
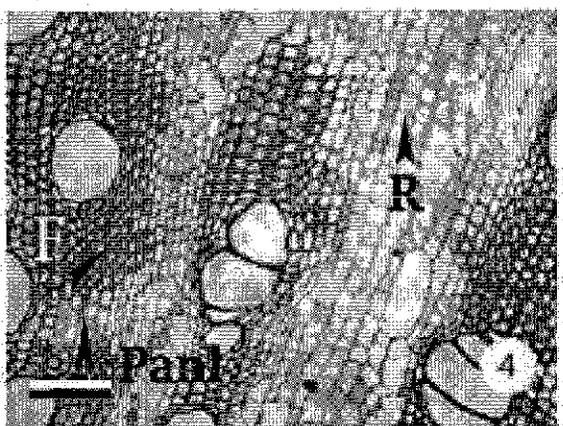
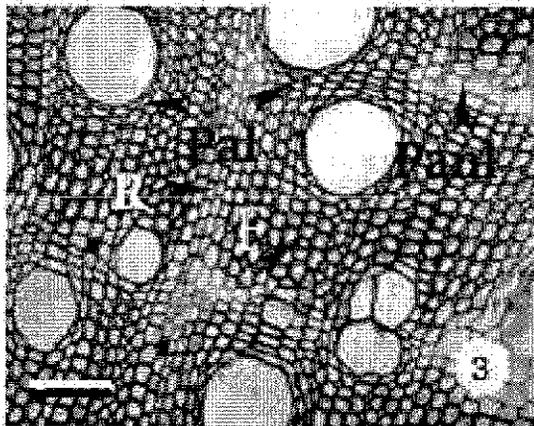
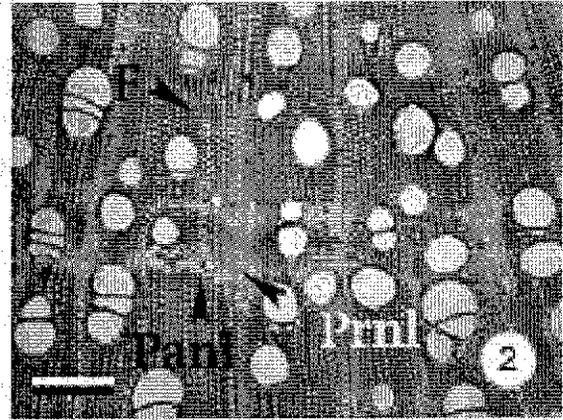
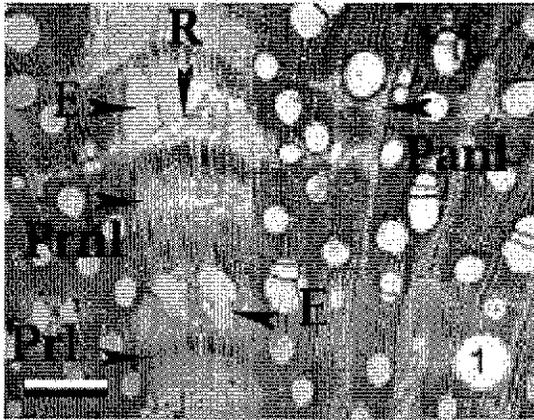
Figs. 1-2. Distribución difusa de los vasos. Se observan los radios, parénquima axial y parénquima radial; en los radios se aprecian bandas de parénquima radial lignificado y sin lignificar y espacios esquizógenos. Figs. 3-5. Diferentes campos en los que se observan vasos, radios, fibrotraqueidas, parénquima axial y parénquima radial. Fig. 6. Amplias islas de parénquima axial no lignificado, que incluyen a los radios (detalle de la figura 1).

R = radios, Prnl = parénquima radial no lignificado, Prl = parénquima radial lignificado, Panl, parénquima axial no lignificado, Pal = parénquima axial lignificado, F = fibrotraqueidas, E = espacios esquizógenos, T = tálides.

Fig. 1. Barra = 311 μm ; Fig. 2. Barra = 249 μm ; Fig. 3. Barra = 104 μm ;

Fig. 4. Barra = 138 μm ; Fig. 5. Barra = 97 μm ; Fig. 6. Barra = 62 μm .

Lámina 4b
 Sección transversal de tallo de *Urera eggersii*
 Individuo B



TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Lámina 5

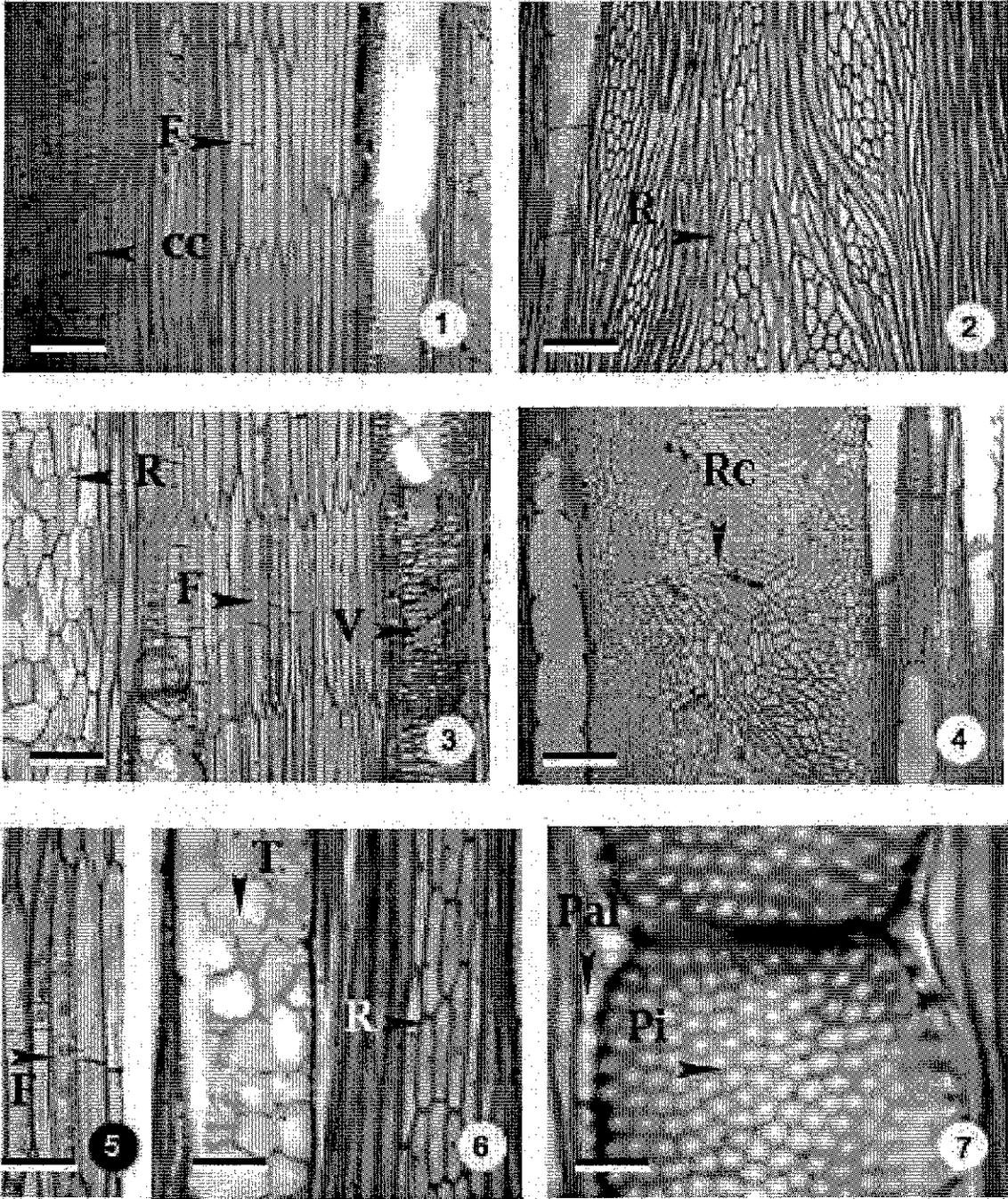
Sección tangencial de tallo de *Urera eggersii*

Fig. 1. Distribución estratificada de las fibrotraqueidas y campos de cruce con punteaduras vaso-parénquima (izquierda). Fig. 2. Radios multiseriados. Fig. 3. Estratificación de fibrotraqueidas, con septos, un radio (izquierda) y un vaso con punteaduras (derecha). Fig. 4. Amplios radios característicos de esta especie. La forma y disposición de las células parenquimáticas radiales difiere de la de los radios típicos. Fig. 5. Detalle de algunas fibrotraqueidas, con uno a varios septos. Fig. 6. Lúmen de un elemento de vaso ocupado por tílides. Fig. 7. Unión de dos elementos de vaso (izquierda) y una porción de un radio (derecha). Se muestran las punteaduras intervasculares y el parénquima vasicéntrico rodeando a los elementos de vaso.

F = elementos traqueales imperforados (fibrotraqueidas), cc = campos de cruce, R = radios, Rc = parénquima radial de las cuñas, T = tílides, Pal = parénquima axial lignificado.

Fig.1. Barra = 124 μm ; Fig. 2. Barra = 155 μm ; Fig. 3. Barra = 94 μm ; Fig.4. Barra = 155 μm ; Fig. 5. Barra = 47 μm ; Fig. 6. Barra = 65 μm ; Fig. 7. Barra = 37 μm .

Lámina 5
Sección tangencial de tallo de *Uyera eggersii*



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 6

Sección radial de tallo de *Urera eggersii*

Fig.1. Células erectas de los radios y campos de cruce. Fig. 2. Amplias áreas de parénquima axial apotraqueal no lignificado, con drusas (espacio central). Fig. 3. Punteaduras vaso - radios. Fig. 4 Amplias zonas de parénquima no lignificado ocurren dentro de los radios (ver lámina 4b Fig. 6). Fig. 5. Punteaduras vaso-radio. Fig. 6. Tíldes en el lúmen de un elemento de vaso.

Pr = parénquima radial, cc = campos de cruce, Panl = parénquima axial no lignificado, d = drusas, T = tíldes, Pv = punteaduras vaso-parénquima, F = fibrotraqueidas.

Fig.1. Barra = 249 μm ; Fig. 2. Barra = 75 μm ; Figs. 3-4. Barra = 103 μm ; Fig.5. Barra 24 μm ; Fig. 6. Barra = 47 μm .

Lámina 6
Sección radial de tallo de *Ureva eggersii*

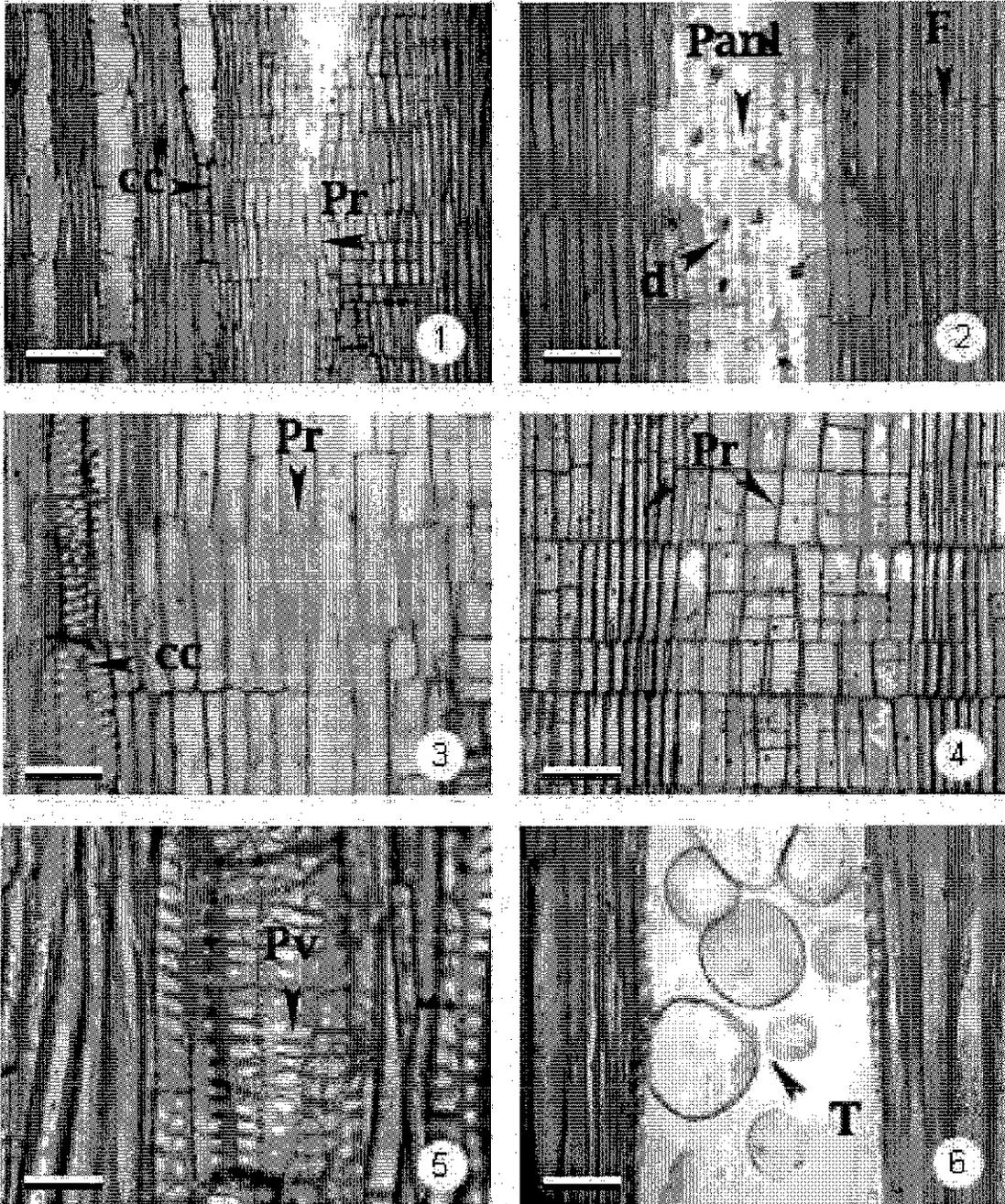


Lámina 7

Radios de *Urera eggersii* (cuñas)

Fig. 1. Sección transversal de un tallo sin corteza. Los radios que corren de la médula a la región cambial dividen el tallo en 5 secciones, en los radios se observan finas bandas, que corresponden a uniones entre las secciones; estas uniones son elementos traqueales imperforados y vasos que ocurren entre las células parenquimáticas de los mismos. Fig. 2-3. Secciones longitudinales de un tallo sin corteza mostrando las cuñas, atravesadas por vasos. Fig. 3. Se aprecia que entre las cuñas los vasos corren casi transversalmente. Figs. 4-6. Secciones transversales de los radios. En la Fig. 6 se detallan los vasos que corren en sentido diagonal. Fig. 7. Vista tangencial de un radio. Fig. 8 Sección longitudinal radial mostrando los vasos diagonales, rodeados de elementos traqueales imperforados y abundante parénquima radial, próximos a la región cambial. Figs. 9-11 Fotomicrografías al MEB de impresiones de polisiloxano de superficies longitudinales. En la Figs. 9-10 se indican los enlaces entre las células parenquimáticas radiales constituidos de fibrotraqueidas. Fig. 11. Vasos que también pueden ocurrir en estos enlaces.

En esta lámina se muestran varias técnicas para observar la estructura del xilema, de 4-8 es inclusión en parafina y las fotomicrografías son con cámara digital y de 9 – 11 son impresiones de secciones longitudinales de xilema en polisiloxano y las fotomicrografías son de MEB.

Prl = parénquima radial lignificado, Prnl = Parénquima radial no lignificado, parénquima radial de las cuñas, E = espacios esquizógenos, T = tilides, e = enlaces, Vr = vasos radiales.

Fig. 4. Barra = 249 μm ; Fig. 5. Barra = 414 μm ; Fig. 6. Barra = 311 μm ; Fig. 7. Barra = 115 μm ;
Fig. 8. Barra = 207; Fig. 9. Barra = 100 μm ; Fig. 10. Barra = 374 μm ; Fig. 11. Barra = 144 μm .

Lámina 7
Radios de *Ureca eggersii* (cuñas)

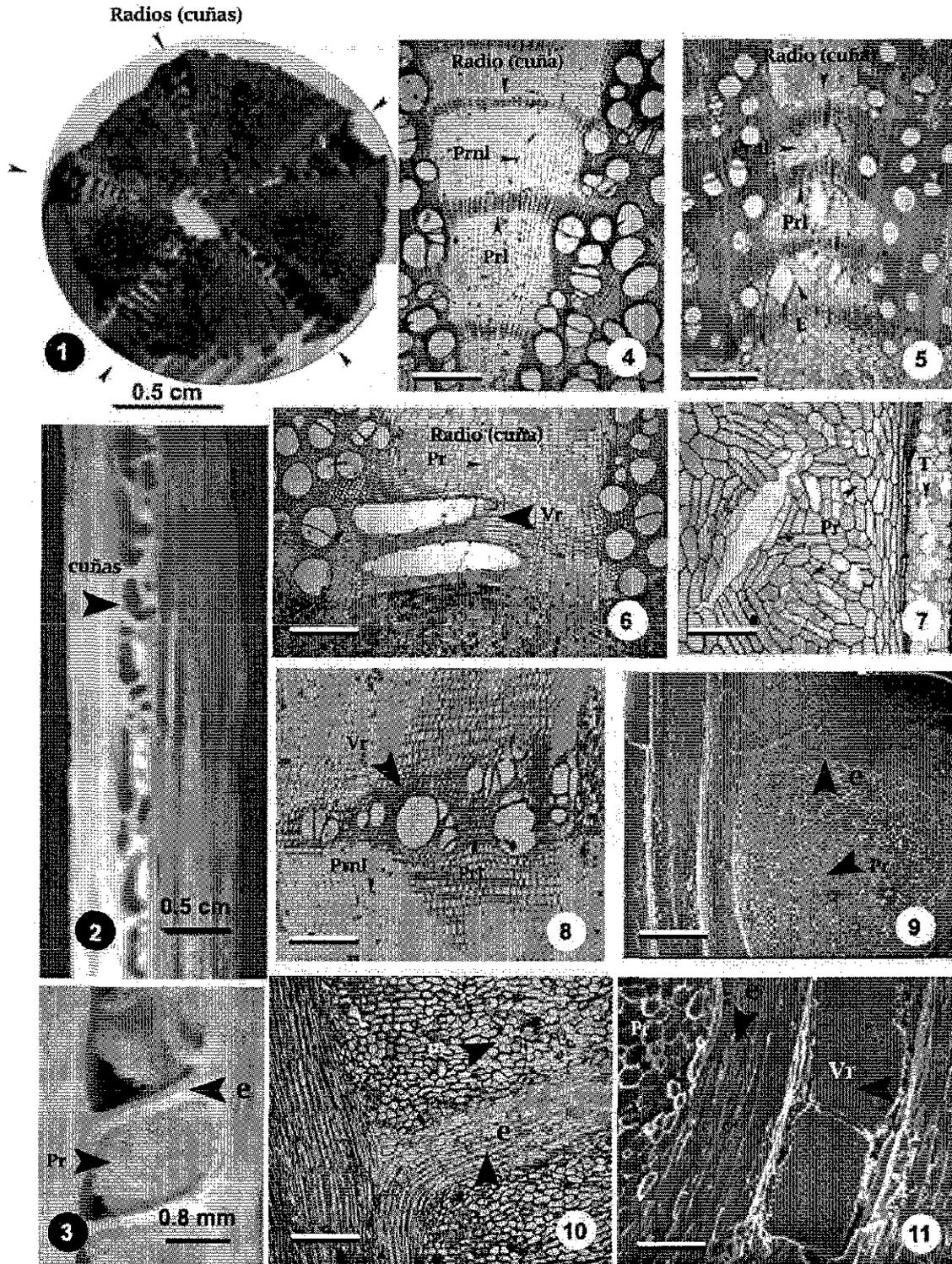


Lámina 8

Parénquima axial y parénquima radial de *Urera caracasana* y *Urera eggersii*

Figs. 1 y 2 Secciones transversales del tallo empleadas para calcular los porcentajes de **parénquima axial** y de **parénquima radial**.

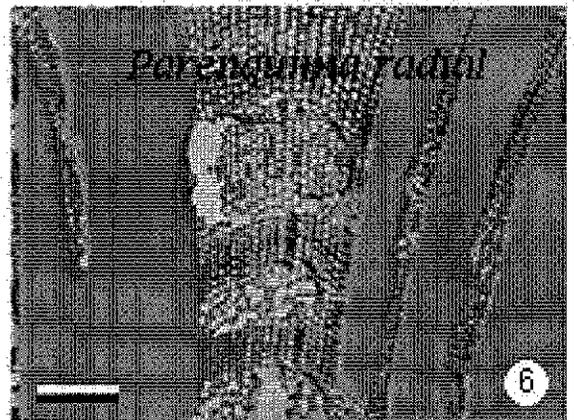
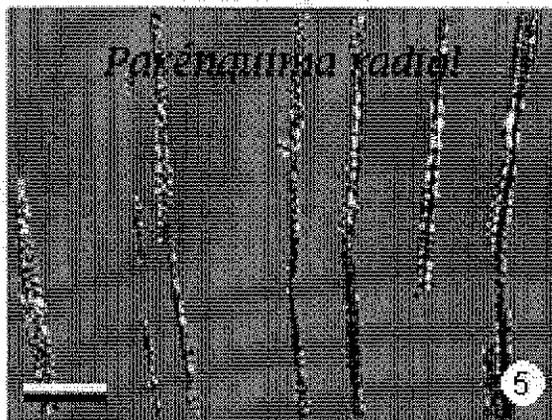
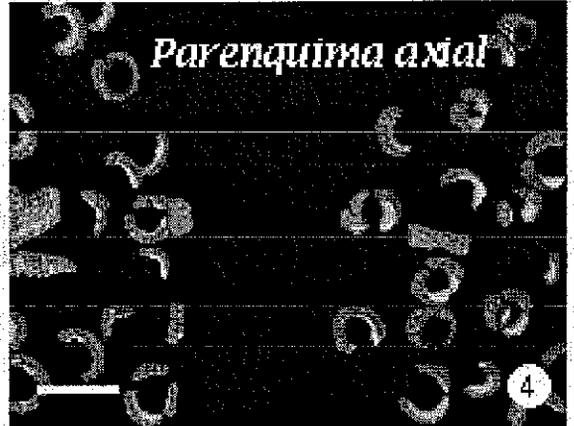
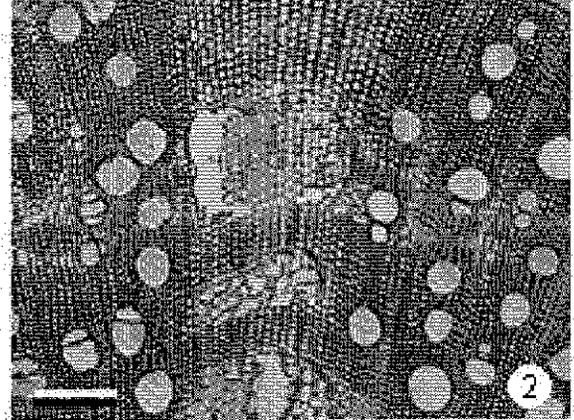
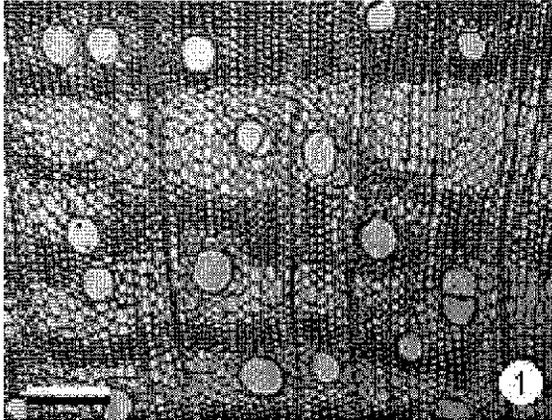
En las Fig. 3-4 se resaltan las zonas de parénquima axial y en las Figs. 5-6 se resaltan las zonas de parénquima radial.

Figs. 1, 3 y 5. Barra = 234 μm ; Figs. 2, 4 y 6. Barra = 248 μm .

Lámina 8
Parénquima axial y parénquima radial de
Ureva caracasana y *Ureva eggertii*

U. caracasana

U. eggertii



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 9a

Elementos de vaso extendidos de *Urera caracasana*

Figs. 1–6. Fotomicrografías de punteaduras vaso-parénquima obtenidas de diferentes preparaciones de vasos extendidos. Con estas imágenes fue calculado el porcentaje de contacto vaso-parénquima.

P = pared del elemento de vaso, Pv = punteaduras vaso-parénquima.

Figs. 1-6 Barra = 24 μm .

Lámina 9a
Elementos de vaso extendidos de
Urera caracasana

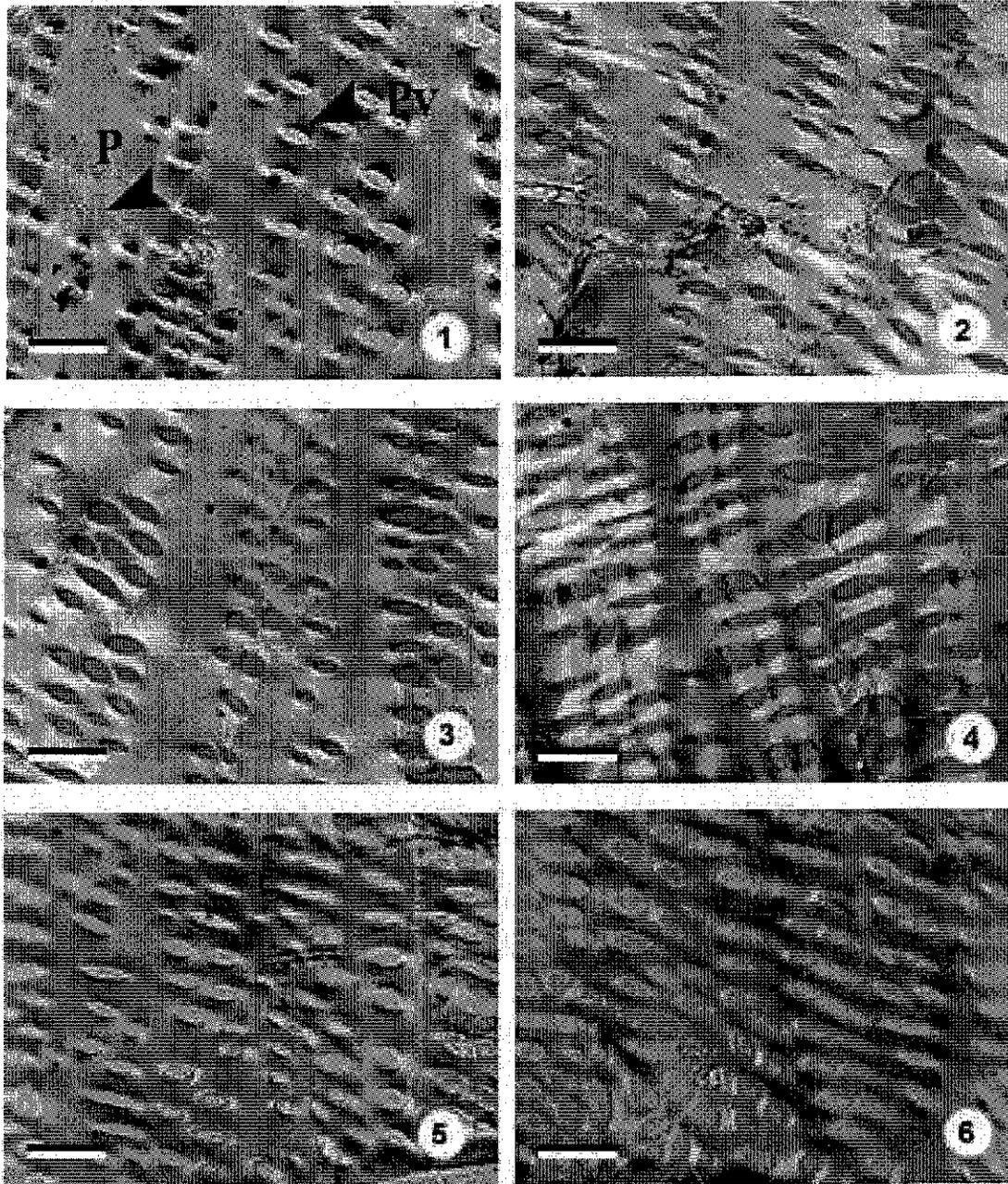


Lámina 9b

Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima.

Ejemplificado con *Urera caracasana*.

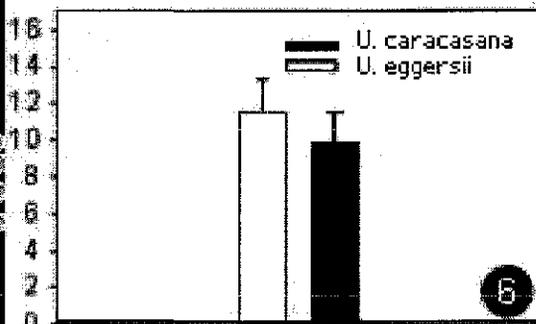
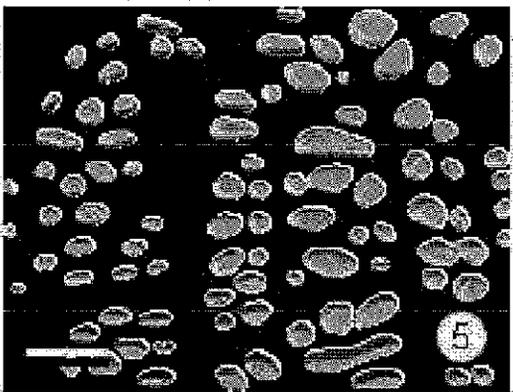
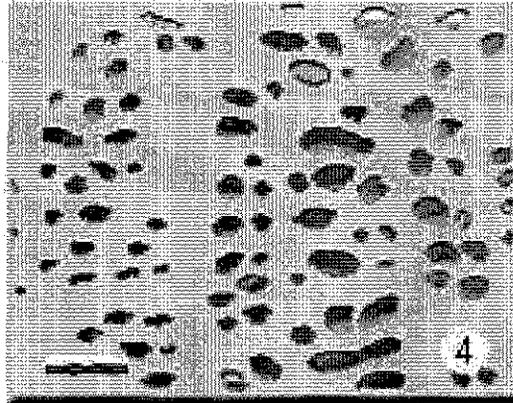
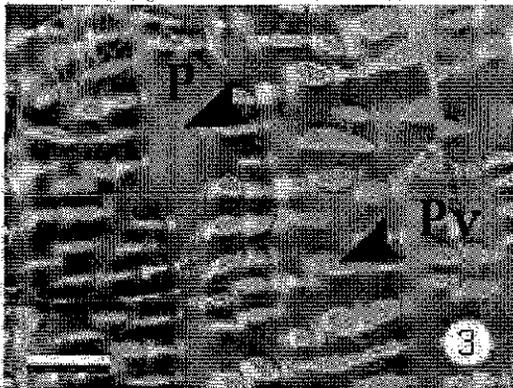
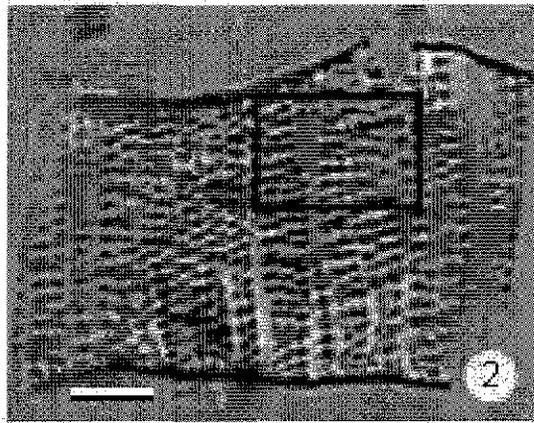
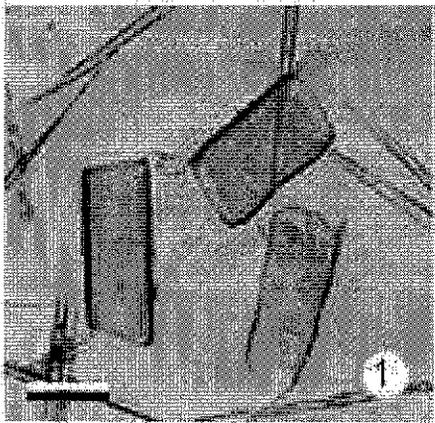
Muestra gráficamente el procedimiento seguido para calcular el área de contacto vaso-parénquima por medio del analizador de imágenes. Fig. 1. Material disociado, mostrando elementos de vaso. Fig. 2. Vaso extendido mostrando toda la superficie del mismo. Fig 3. Fotomicrografía a mayor aumento de una porción del vaso extendido. Fig. 4. Dibujo de las punteaduras calcado en un acetato. Posteriormente los dibujos fueron escaneados. Fig. 5 los espacios de pared, es decir los que no correspondían a las punteaduras, se rellenaron de color negro con el programa Adobe Photoshop para posteriormente ser leídos con un analizador de imágenes. Fig. 6. Gráfica que muestra los porcentajes de área ocupados por las punteaduras. Los resultados se muestran en la Tabla 5a.

Para calcular el área por estereología se superpusieron gráficas de 100 puntos aleatorios impresas en acetatos, a la misma escala que las imágenes, contando como aciertos los puntos que cayeron dentro de la punteadura, (Tabla 5a).

P = pared del elemento de vaso, Pv = punteaduras vaso-parénquima.

Fig. 1. Barra = 117 μm ; Fig. 2. Barra = 90 μm ; Fig. 3-5. Barra = 24 μm .

Lámina 9b
 Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima
 Ejemplificado con *Uyera caracasana*



Porcentaje de área contacto vaso-parénquima

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Lámina 10a

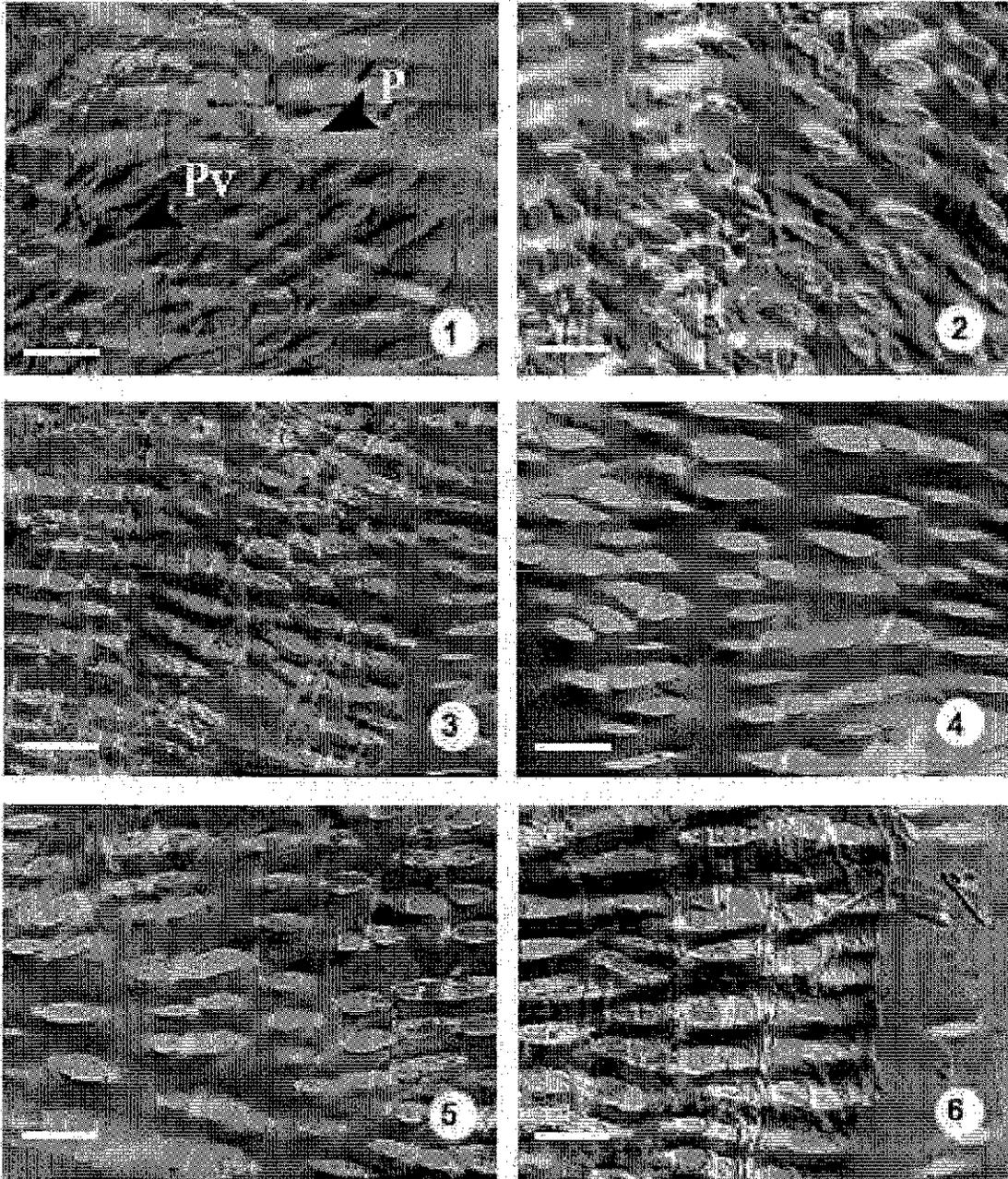
Elementos de vaso extendidos de *Urera eggersii*

Figs. 1–6. Fotomicrografías de punteaduras vaso-parénquima obtenidas de diferentes preparaciones de vasos extendidos. Con estas imágenes fue calculado el porcentaje de contacto vaso-parénquima.

P = pared del elemento de vaso, Pv = punteaduras vaso-parénquima.

Figs. 1-3: Barra = 20 μm ; Fig. 4. Barra = 12 μm ; Figs. 5-6: Barra = 16 μm .

Lámina 10a
Elementos de vaso extendidos de
Ureva eggersii



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 10b

Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima.

Ejemplificado con *Urera eggersii*.

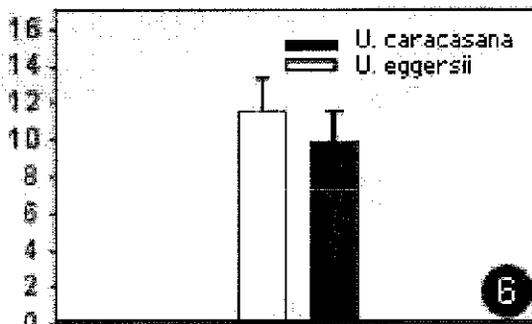
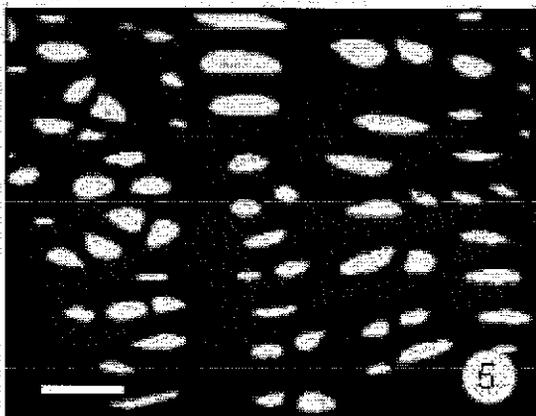
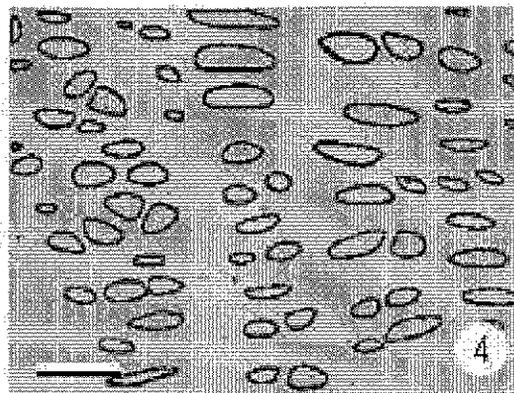
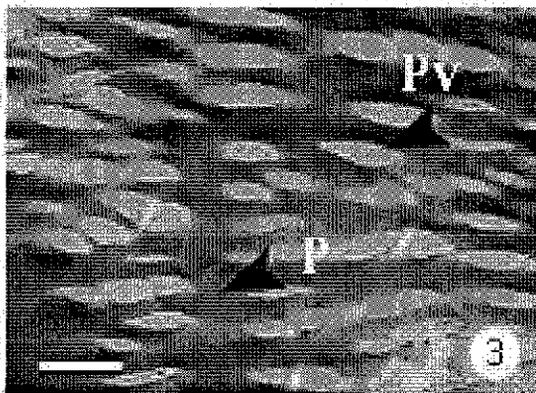
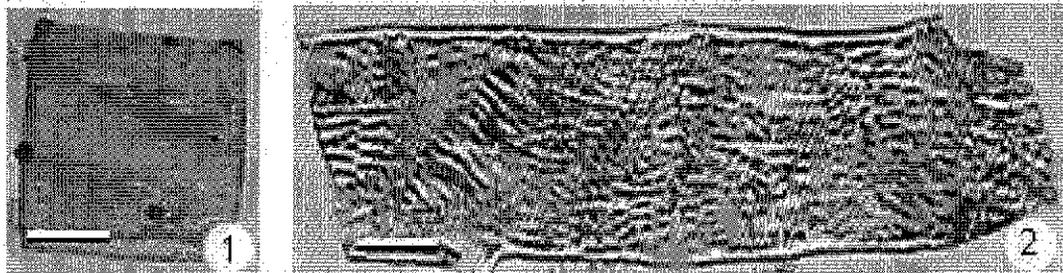
Procedimiento seguido para calcular el área de contacto vaso-parénquima por medio del analizador de imágenes. Fig. 1 Elemento de vaso aislado. Fig. 2. Elemento de vaso extendido. Fig 3 Detalle de la figura 2. Fig. 4 Dibujo de las punteaduras calcado en un acetato. Estos dibujos fueron escaneados . Fig. 5 Los espacios correspondientes a la pared se pintaron de negro con el programa Adobe Photoshop para posteriormente ser leídos con un analizador de imágenes.

Por otra parte para calcular el área por medio de Estereología se superpusieron gráficas de 100 puntos aleatorios, impresas en acetatos a la misma escala que las imágenes, contando como aciertos los puntos que cayeron dentro de la punteadura. Fig. 6 Gráfica que muestra los porcentajes de área ocupados por las punteaduras. Los resultados se muestran en la Tabla 5a.

P = pared del elemento de vaso, Pv = punteaduras vaso-parénquima.

Figs. 1. Barra = 43 μm ; Figs. 2. Barra = 96 μm ; Figs. 3-5. Barra = 12 μm .

Lámina 10b
 Porcentaje de área de contacto vaso-parénquima
 Ejemplificado con *Uyera eggersii*



Porcentaje de área contacto vaso-parénquima

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Lámina 11

Moldes de silicón del xilema secundario de *Urera caracasana*

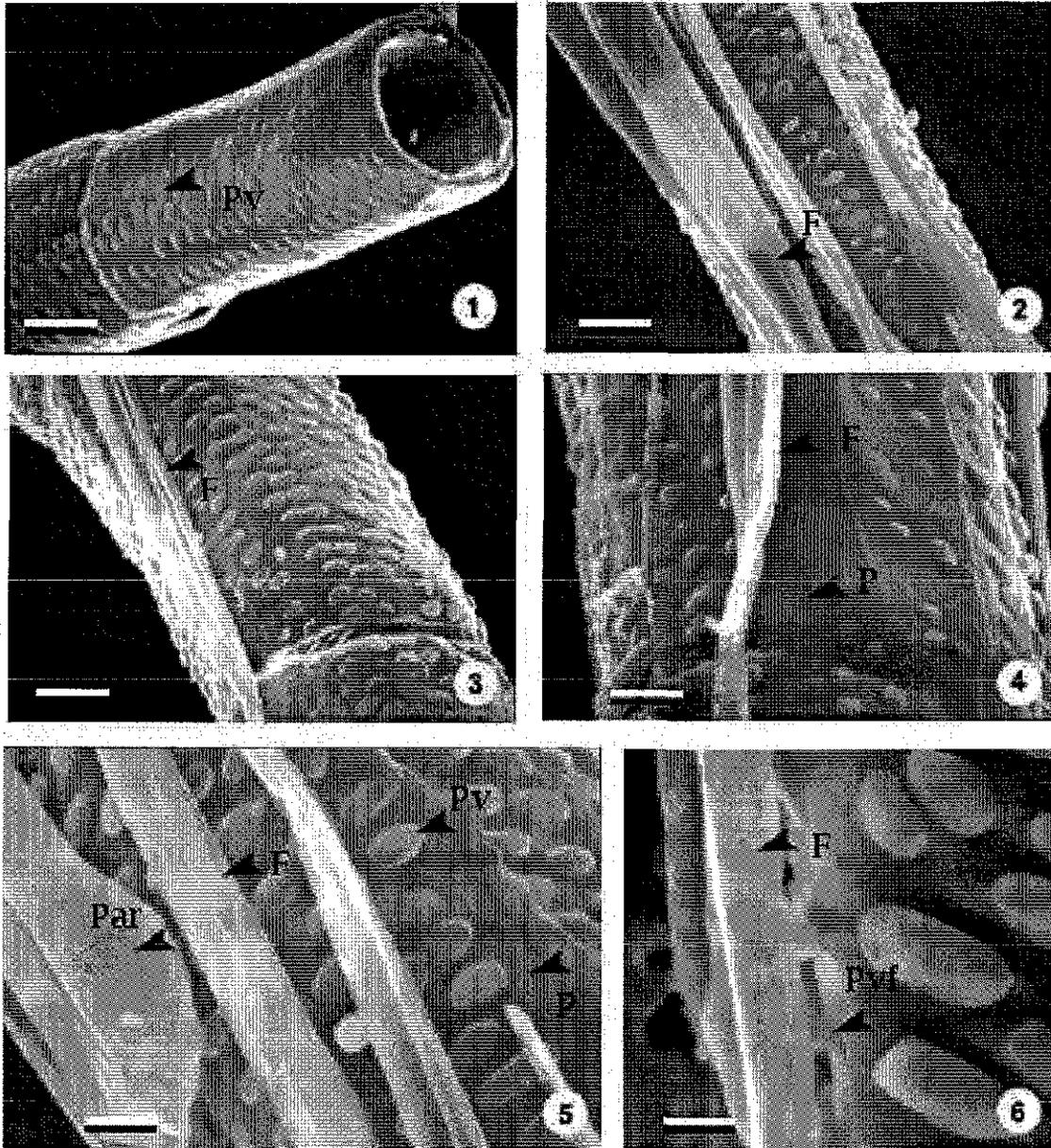
Fotomicrografías al Microscopio Electrónico de Barrido de moldes de vasos, obtenidos por infiltración de silicón usando vacío. En las Figs. 2-5 se observan también fibrotraqueidas y parénquima axial y en la Figs. 6 se observan los contactos entre un elemento de vaso y una fibrotraqueida.

Pv = punteaduras vaso-parénquima, F = fibrotraqueidas, P = pared, Par = células de parénquima, Pvf = punteaduras vaso-fibrotraqueida.

Fig. 1. Barra = 50 μm ; Fig. 2. Barra = 343 μm ; Fig. 3. Barra = 30 μm ;

Fig. 4. Barra = 36 μm ; Fig. 5. Barra = 13 μm ; Fig. 6. Barra = 4 μm .

Lámina 11
Moldes de silicón del xilema secundario de *Uyrea caracasana*



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 12

Impresiones del xilema secundario de *Urera caracasana* en polisiloxano

Fotomicrografías al Microscopio Electrónico de Barrido de impresiones formadas al aplicar pasta de polisiloxano sobre una superficie axial del xilema. Fig 1. sección tangencial se aprecian los vasos (baja densidad), radios, parénquima axial (asterisco), siendo las células de parénquima las dominantes, los elementos traqueales imperforados se aprecia una estructura estratificada, Fig. 2. Gran proporción de células de parénquima rodeando a los vasos, Fig. 3. Células de parénquima axial en estratos y fibrotraqueidas en la parte media.

R = radios, V = vasos, F = fibrotraqueidas, con asteriscos se representan células de parénquima.

Lámina 12
Impresiones de xilema secundario
de *Urera caracasana* en polisiloxano

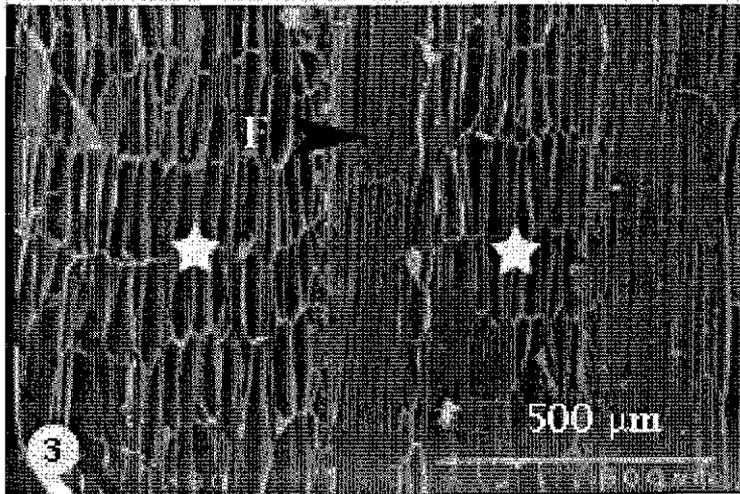
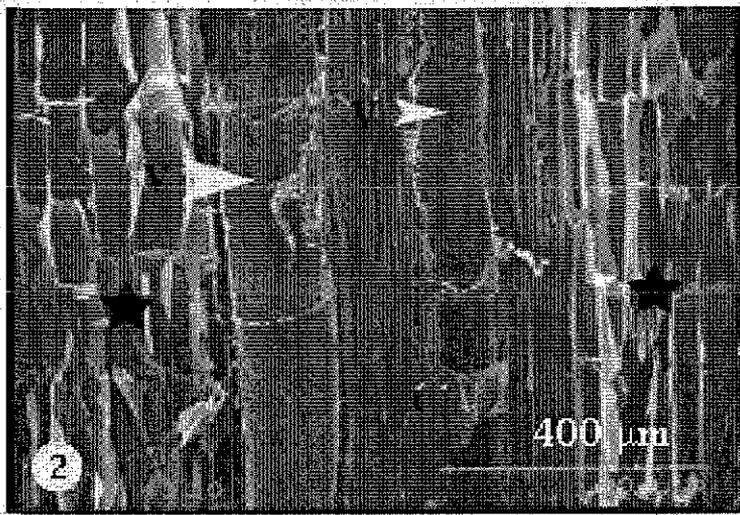
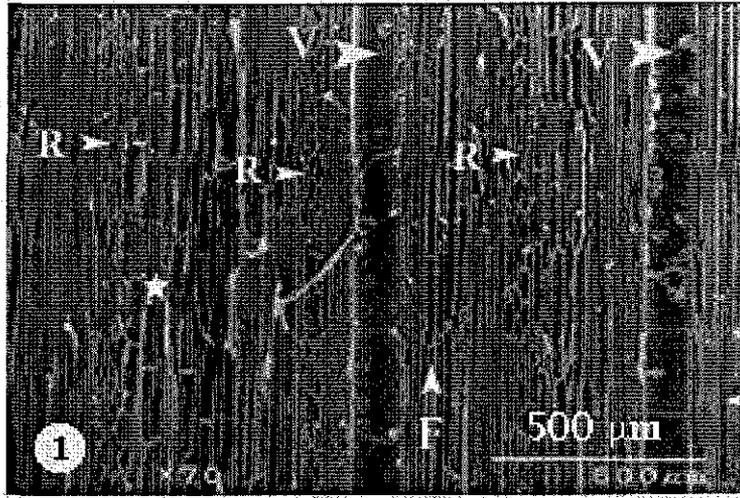


Lámina 13

Moldes de silicón del xilema secundario de *Urera eggersii*

Microfotografías de moldes de vaso mostrando punteaduras vaso parénquima y en la fig. 4 se aprecian punteaduras entre vaso y vaso (ntervasculares).

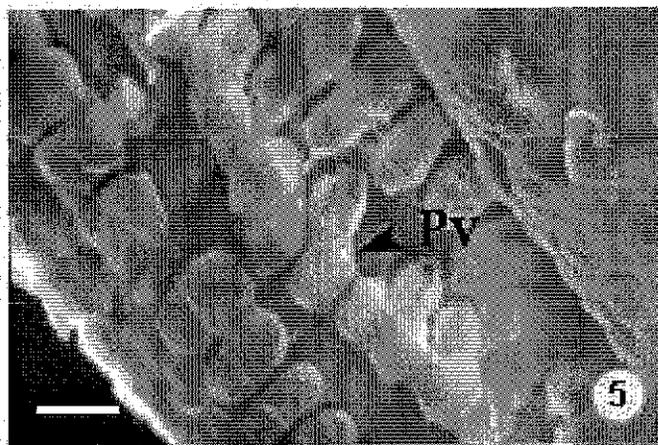
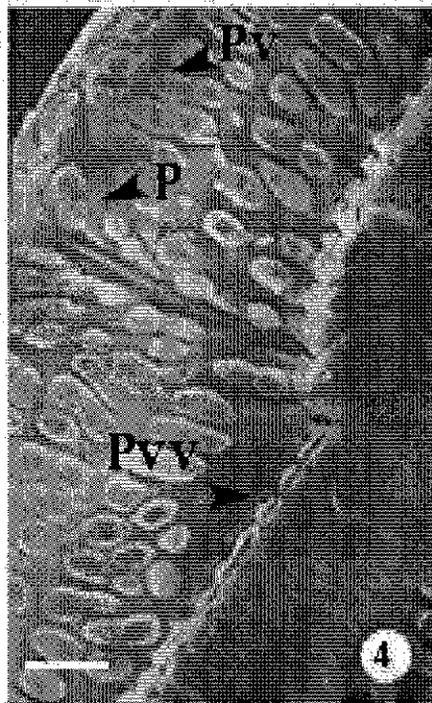
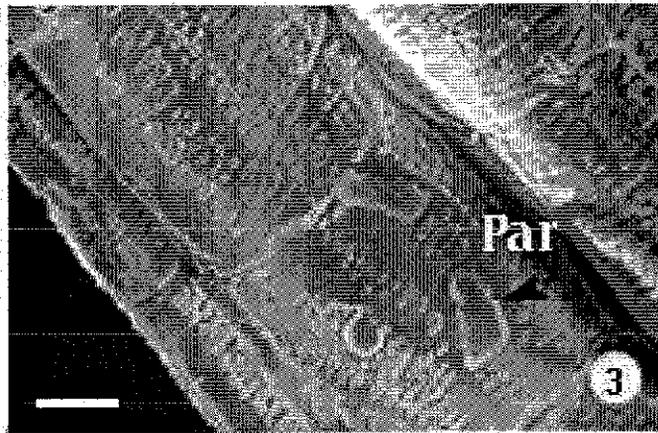
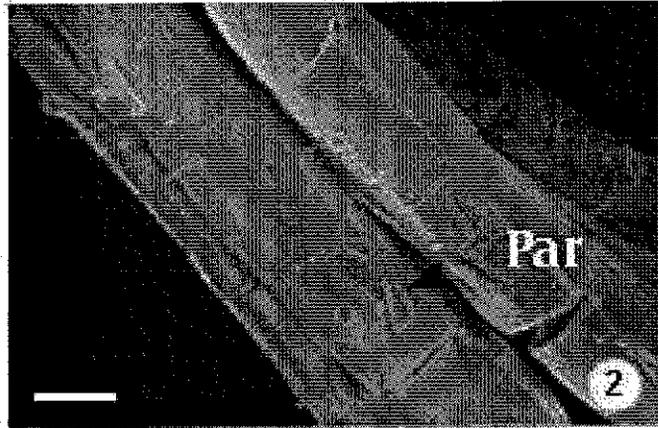
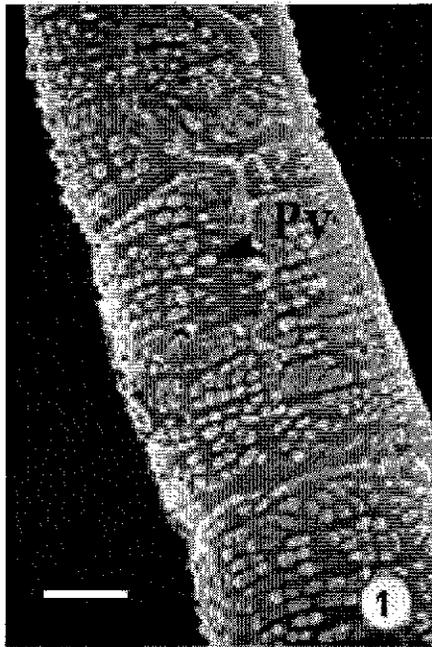
Se aprecia que ésta especie tiene gran número de punteaduras con un patrón de distribución ondulado.

Pv = punteaduras vaso-parénquima, Par = células de parénquima, P = pared,

Pvv = punteaduras vaso-vaso.

Fig.1. Barra 69 μm ; Fig. 2. Barra = 144 μm ; Fig. 3. = 72 μm ; Fig 4. Barra = 16 μm ; Fig. 5. Barra = 10 μm .

Lámina 13
Moldes de silicón del xilema secundario de *Uyera eggersii*



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina 14

Impresiones del xilema secundario de *Urera eggersii* en polisíloxano

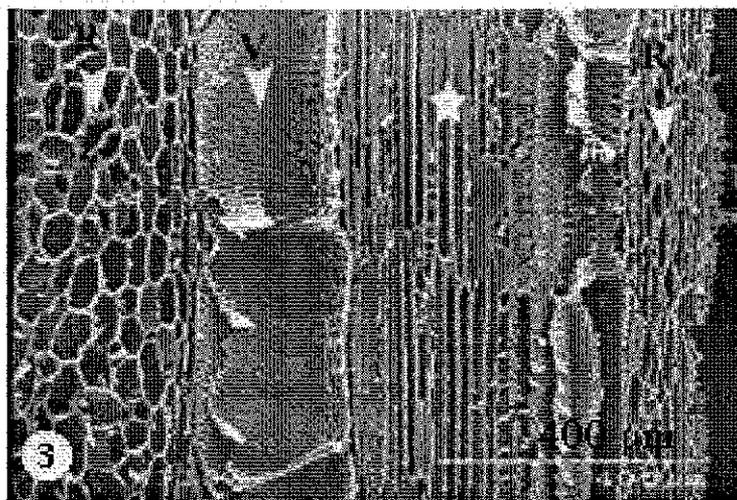
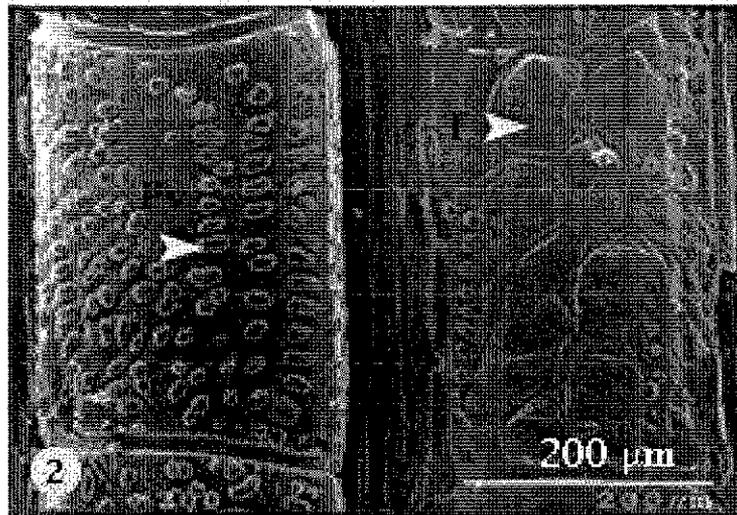
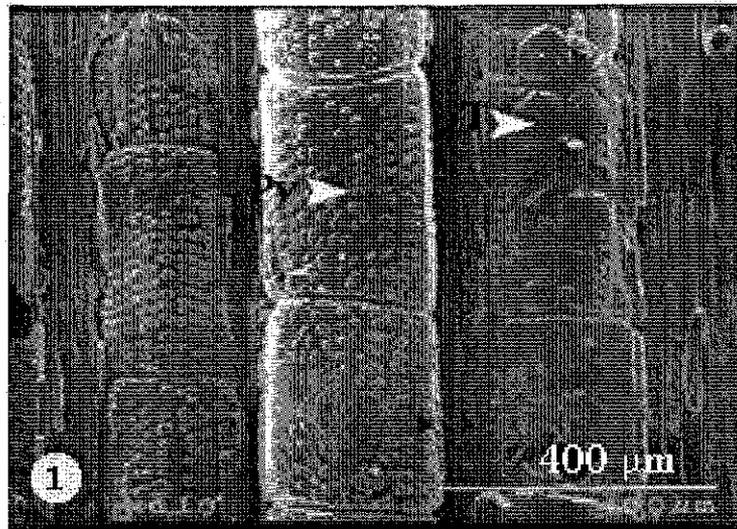
Microfotografías de impresiones del xilema secundario, al MEB.

Fig. 1 Impresión de la cara tangencial. Elementos de vaso, mostrando punteaduras vaso-parénquima. El vaso de la derecha muestra tílides. Fig. 2. Detalle de la Figura 1. El vaso de la derecha muestra la delicada estructura de las tílides. Fig. 3. Impresión de la superficie tangencial del xilema. Se observan vasos de dos tamaños (flechas). A la izquierda y a la derecha se observan dos radios de diferentes dimensiones, el radio de la izquierda corresponde a los amplios radios que corren de la médula al floema y que se observan a simple vista. Al centro se observan fibrotraqueidas (asterisco).

Pv = punteaduras vaso-parénquima, R = radio, Pv = punteaduras vaso-parénquima,

T = Tílides.

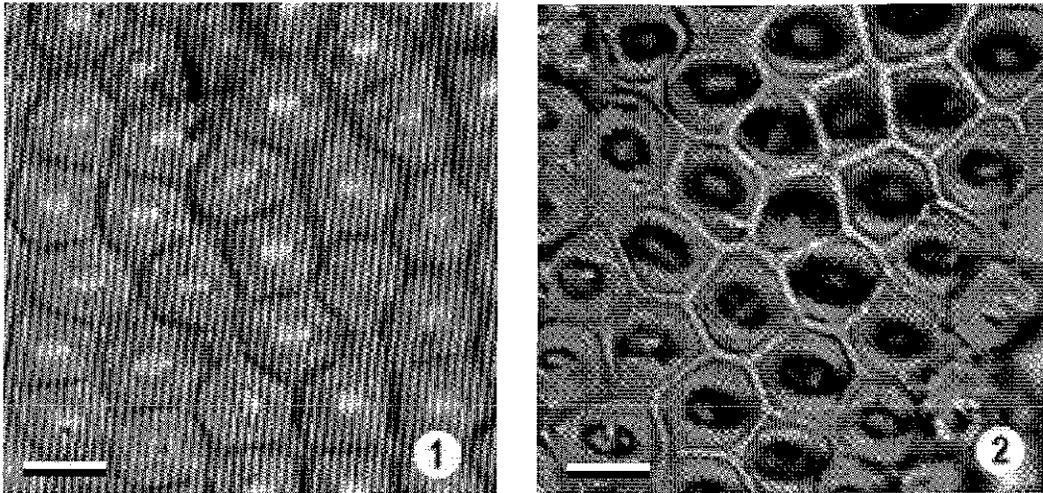
Lámina 14
Impresiones de xilema secundario
de *Urea eggersii* en polisiloxano



TESIS CON
FALTA DE ORIGEN

Lámina 15

Punteaduras Intervasculares de *Ureia eggersii*
en parafina y en polisiloxano



Fotomicrografías con microscopio óptico de punteaduras intervasculares, de secciones tangenciales de elementos de vaso de *U. eggersii*.

La Fig. 1 fue obtenida de una preparación procesada con infiltración de parafina y la Fig. 2 corresponde a una replica indirecta en barniz de uñas de un molde de xilema obtenido con polisiloxano.

En ambas figuras se aprecian tanto la forma y las delimitaciones de cada punteadura.

Figs.1 y 2. Barra = 8.5 μ m.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6. DISCUSIÓN

A partir de estos resultados, se encontró que las dos especies estudiadas aunque son muy cercanas filogenéticamente, presentan algunas diferencias a nivel anatómico, que se pueden atribuir a sus diferentes formas de vida

Con los datos obtenidos en este trabajo, podemos hacer comparaciones para determinar las características estructurales del xilema que pueden estar influyendo en la eficiencia en el transporte de agua para las especies estudiadas, en especial para *Urera eggersii* (liana). En esta especie, como en todas las especies que conducen agua a grandes distancias, el transporte y distribución del agua tiene que ocurrir de manera muy eficiente, por el tamaño que llegan a tener los tallos de esta especie, como la gran mayoría de las lianas

Entre las características anatómicas del xilema que están asociadas a la eficiencia en el transporte de agua podemos citar las siguientes:

Los resultados muestran que *U. eggersii* tienen un mayor porcentaje de vasos solitarios, mientras que *U. caracasana* tiene mayor porcentaje de vasos agrupados. Si consideramos que los vasos solitarios generalmente son los de mayor diámetro, un mayor porcentaje de ellos resulta ser una ventaja adaptativa para un mayor flujo de agua en el sentido axial, - de acuerdo a la ley de Poiseuille - necesario para suministrar el agua requerida para la transpiración diaria. Según esta ley, el flujo de agua en los capilares es directamente proporcional al diámetro de los mismos, elevados a la cuarta potencia (Zimmermann, 1983). Por lo tanto, tener un mayor número de vasos con un diámetro grande, le confiere a la liana una mayor conductividad hidráulica. Sin embargo, la probabilidad de que los vasos sufran de embolismos también se ve aumentada por el diámetro (Sperry, 1995). Los vasos de diámetro pequeño, aunque menos eficientes para la conducción de agua, son mucho más seguros en este aspecto (Tyree *et.al.*, 1994)

Además de un mayor diámetro de vasos, *U. eggersii* contiene vasos de diámetros menores lo cual es una estrategia para continuar la conductividad hidráulica en un sentido axial en caso de que los vasos de diámetros más grandes se obstruyan por efecto del embolismo y/o de la formación de las tálides.

Como ya se mencionó, las especies que contienen vasos con grandes diámetros son más propensas al efecto del embolismo (Zimmermann, 1983). La mayor cantidad de tálides, carácter observado en *U. eggersii* en los elementos de vaso de diámetro mayor, puede ser una estrategia adaptativa, ya que los vasos llenos de tálides, pueden constituir un mecanismo para atrapar o almacenar el agua y aunque el agua no fluya a través de ellos en sentido axial, si puede estar disponible en sentido radial a través de las punteaduras de vaso a vaso (intervasculares) o de vaso-parénquima.

Las placas de perforación simple incrementan la capacidad para conducir grandes volúmenes de agua por unidad de tiempo (Carlquist, 1975). Ambas especies tienen placas de perforación simple contribuyendo a una conducción eficiente del agua

Las dos especies tienen radios intervasculares y aunque en *U. caracasana* son más abundantes, *U. eggersii*, se distingue por tener radios medulares muy amplios (a manera de cuñas) que son considerablemente grandes y además tiene radios agregados

Las especies con tallos que incluyen radios tan amplios como es el caso de *U. eggersii*, también observados en otras especies de lianas como *Aristolochia spp.*, (observación personal) parecen formarse a partir de un cambium vascular con actividad desigual, de tal forma que en ciertas regiones el cambium vascular solo produce parénquima hacia fuera y hacia adentro, en vez de floema y xilema. Estas regiones parenquimatosas corresponden a los radios amplios que van desde la médula hasta la periferia del tallo. Este tipo de crecimiento se puede deber a una modificación de los mecanismos que controlan la formación de los radios (Mauseth, 1998).

La presencia de tales radios, le proporcionan al tallo mayor flexibilidad y mayor resistencia a la torsión, que son factores de estrés mecánico al que se ven sometidas las lianas en su hábitat natural. *U. eggersii* al ser una liana, está sujeta a constantes daños físicos que pudieran provocar un desgarre del tallo. Si este desgarre es a nivel de las células parenquimáticas de los radios estos ofrecerán menor resistencia al daño. Los grandes radios en cierta forma evitarán que el floema y el xilema se vean afectados por el daño y con ello evitarán

que su funcionalidad de conducción se altere, lo que nos indica que la presencia de estos grandes radios puede ser una estrategia de supervivencia. Aún cuando esta zona es vulnerable al desgarramiento, esta vulnerabilidad se ve reducida por la presencia de parénquima lignificado, de fibrotraqueidas y vasos, todos ellos elementos que ofrecen cierto soporte mecánico.

Desde el punto de vista de un posible estrés hídrico, la presencia de los radios medulares en *U. eggersii* también parece ser una estrategia adaptativa ya que pueden funcionar como tejidos de almacenamiento de grandes volúmenes de agua. Por otra parte, la presencia de vasos que atraviesan diametralmente estos anchos radios, aseguran la conducción de agua entre las porciones vecinas del xilema, que de otra manera se verían aislados por esta barrera parenquimática. Sin embargo esto no se ha demostrado, por lo que se recomienda hacer pruebas con fucsina básica o safranina para verificar esta suposición.

En ambas especies distribuidos por todo el tallo están presentes abundantes espacios esquizógenos, que contienen una sustancia viscosa (la cual no fue químicamente identificada). Si asumimos que las sustancias que contienen estos espacios son higroscópicas, a reserva de comprobar la naturaleza del contenido, se puede decir que estos espacios posiblemente estén funcionando como reservorios adicionales de agua, que compensen el déficit hídrico durante periodos prolongados de sequía.

En relación al soporte mecánico se obtuvo que las principales características que favorecen la forma de vida arbórea son la mayor longitud y el mayor espesor de la pared de las fibrotraqueidas. Así tenemos que, *U. caracasana* mostró mayor longitud y mayor grosor de pared de fibrotraqueidas, que *U. eggersii*. Esto se debe a que *U. caracasana* requiere mayor resistencia mecánica en su leño que le proporcione su propio sostén; por otra parte *U. eggersii*, de hábito trepador requiere mayor flexibilidad en su tallo para resistir la torsión y la incidencia de fuertes vientos.

Asimismo de acuerdo al análisis de varianza correspondiente al diámetro total de fibrotraqueidas (pared más lumen), fue significativo entre las especies, y se determinó que los valores de *U. caracasana* fueron mayores.

Analizando de manera general a las fibrotraqueidas, lo que está haciendo la diferencia es el espesor de pared y la longitud, ya que el diámetro del lumen no fue significativo entre las dos especies. Sin embargo, en *U. caracasana* puede estar contribuyendo a un mayor espacio para almacenar agua, si se considera que el diámetro de lumen y la longitud de las fibrotraqueidas es mayor que en *U. eggersii*.

Adicionalmente a su función de soporte mecánico, en ambas especies las fibrotraqueidas pueden estar cumpliendo funciones de almacenamiento de agua, ya que se sabe que las fibrotraqueidas septadas y/o con presencia de almidón, características observadas en ambas especies pueden estar cumpliendo con funciones parecidas a la del parénquima axial y representan un sitio alternativo de almacenamiento de fotosintatos y un sistema de conducción (Carquist, 1998)

En las dos especies el parénquima axial es estratificado, al igual que las fibrotraqueidas, de acuerdo a Zimmermann (1983), esto puede influir en una menor resistencia para la movilidad de agua en sentido axial; esta poca resistencia puede estarse cumpliendo para ambas especies

La presencia de contenidos celulares posiblemente higroscópicos, como gomas o cristales, entre otros, también pueden estar contribuyendo al eficiente almacenamiento de agua, al aumentar la capacidad osmótica de la solución intercelular.

El parénquima axial apotraqueal no lignificado en *U. caracasana* está distribuido en bandas confluentes mientras que en *U. eggersii* en islas; aun cuando en ambas especies tienen un similar número de estratos, este ocupa significativamente mayor área en *U. caracasana* por lo que contribuye a un mayor almacenamiento de agua.

El parénquima axial y radial tienen que ver con el almacenamiento de agua, pero además forman parte en la conducción de agua (en menor volumen). El que en *U. caracasana* el parénquima axial específicamente el parénquima apotraqueal no lignificado sea el más distintivo puede estar relacionado con su forma de vida erguida. Por otra parte *U. eggersii* puede presentar una mejor conducción en sentido radial y aunque la longitud de los radios medulares no fue determinada, a manera macroscópica se observó que estos se extienden en grandes longitudes a lo largo del eje axial. Por lo que pueden estar cumpliendo funciones de conducción doble radial (entre células de parénquima) y axial (entre células de parénquima con vasos).

El parénquima axial vasicéntrico (lignificado) en ambas especies parece estar contribuyendo en un soporte mecánico adicional y de protección a su sistema conductor al rodear a los vasos. Por otra parte, en el parénquima apotraqueal no lignificado es en el que se está dando mayor almacenamiento de agua y en *U. caracasana* regularmente hace contacto con los vasos por ser tan abundante, lo cual puede significar la existencia de un posible transporte de agua del parénquima a los vasos (siendo necesario comprobar esto). En *U. eggersii*, también se puede dar transporte de agua del parénquima radial a los vasos, ya que se observó que los radios tienen zonas de parénquima no lignificado.

En *U. eggersii* el porcentaje de área de contacto vaso parénquima tuvo tendencias a ser mayor que en *U. caracasana*, asimismo *U. eggersii* tiene mayor diámetro de punteaduras vaso-parénquima. Esto puede traducirse en que *U. eggersii* tiene una mayor conductividad hidráulica en sentido radial y axial.

Respecto al análisis de los resultados de cada tipo de almacenamiento de agua obtenidos por centrifugación y deshidratación de tallos se encontró lo siguiente:

Para el almacenamiento de agua capilar en vasos (agua libre), se determinó que *U. eggersii* presentó en los dos meses en que se realizó el muestreo mayor capacidad de almacenamiento que *U. caracasana*. Esto está directamente relacionado con los diámetros de vaso de cada especie, ya que a mayor diámetro de vasos se propicia mayor capacidad de almacenamiento de agua capilar.

En este tipo de almacenamiento *U. caracasana* mostró menor cantidad de agua en junio en relación a marzo, lo cual puede deberse a diversos factores, como la presencia de mayor área foliar en *U. caracasana*, mayor exposición al sol debido a que esta especie crece en claros, y a su sistema radicular reducido, el cual aunque no se determinó puede ser menor en *U. caracasana*, ya que está confinada a un menor volumen de suelo, mientras que *U. eggersii* tiene la capacidad de formar raíces adventicias a lo largo de todo el tallo, el cual siempre que está en contacto con el suelo produce raíces que penetran en el suelo. Estos tallos postrados pueden recorrer distancias considerables, por lo que la cantidad de suelo que pueden explotar es mucho mayor, comparado con la que puede explotar *U. caracasana*

El significado adaptativo de que *U. eggersii* tenga mayor capacidad de almacenamiento de agua a nivel capilar puede ser el siguiente: el agua capilar está siendo utilizada rápidamente para los procesos fisiológicos elementales de fotosíntesis y transpiración, por lo que es liberada más rápidamente. Esta especie por lo que se observó en plantas de invernadero es de rápido crecimiento y se regenera constantemente, procesos que demandan una inmediata disponibilidad de agua

En cuanto al almacenamiento de agua en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas), los resultados indican que para marzo las dos especies tuvieron porcentajes muy similares y para junio *U. caracasana* tuvo mayor capacidad en este tipo de almacenamiento. Al considerar estos resultados se puede inferir que *U. caracasana* aumenta su capacidad de almacenamiento en épocas del año con mayor precipitación. Por lo que *U. caracasana* puede contener mayor número de paredes flexibles y delgadas en las células de parénquima xilemático, lo cual está asociado a una buena permeabilidad al agua (Mauseth, 1993).

Por otra parte *U. eggersii* no tuvo variaciones en su capacidad de acumulación de agua en el xilema (parénquima-fibrotraqueidas) entre los dos meses aún cuando en junio había mayor disponibilidad de agua. Si consideramos que tuvo mayor porcentaje de agua capilar en ambos meses, esto nos dice que esta especie aparentemente tiene menor elasticidad de tejidos y lo que

contrarrestaría esto es su mayor almacenamiento de agua capilar, el cual no varió en los meses muestreados.

No obstante que *U. eggersii* tiene mayor espesor de corteza que *U. caracasana*, el porcentaje de agua almacenada en esta región fue mayor para esta especie para los dos meses del año. Lo que nos puede estar revelando es que la corteza de *U. caracasana* puede tener mayor cantidad de parénquima y *U. eggersii* mayor número de esclereidas, aunque esto no fue determinado, requiriendo por tanto establecer las características anatómicas que hacen que *U. caracasana* tenga mayor contenido de agua.

Con las diferencias encontradas en la organización del xilema entre las especies analizadas, podemos reflexionar que no tan solo los elementos traqueales (vasos y traqueidas) son los que llevan a cabo la función de transporte de agua y de manera permanente desde la raíz hasta las hojas. Con las nuevas contribuciones a este tema, ahora sabe que las células vivas del xilema, además de tener funciones de almacenamiento de agua también contribuyen en el transporte de agua a cortas distancias, tanto en sentido radial como axial, principalmente a través de células no lignificadas o poco lignificadas y por las extraordinarias comunicaciones que existen entre sus células, como: punteaduras vaso-parénquima y punteaduras intervasculares

Al considerar las dos principales teorías del ascenso de la savia nos encontramos que es difícil pensar que en especies como *Urera eggersii* se pueda mantener la columna de agua de manera continua y por largos períodos de tiempo, sin que ocurran cavitaciones en los vasos durante los períodos de mayor transpiración durante el día, como lo explica la teoría de cohesión de Dixon y Jolly. Lo anterior debido a que la ocurrencia de embolismos es frecuente en diferentes especies y especialmente en aquellas que presentan diámetros de vaso grandes (como es el caso de *U. eggersii*). Asimismo Canny (1995, 1997), McCully *et al.* (1998), Holbrook & Zwieniecki (1999) y Tyree *et al.* (1999), han mostrado que el parénquima axial participa en la recarga de los vasos embolizados del xilema secundario, cuando está ocurriendo la transpiración, es decir, los embolismos pueden ser removidos por el agua que aportan las células vivas del parénquima adyacente a los vasos. Por lo que dada la importancia que tiene el parénquima axial en la

recarga de los vasos del xilema secundario, podríamos pensar que en esta especie también se pueda estar dando esta recarga, aunque esto habría que demostrarlo.

En resumen, *Urera eggersii* transporta agua a mayores distancias que *U. caracasana*, lo que nos está diciendo la gran eficiencia que presenta para efectuar el transporte de agua, lo cual está relacionado con su capacidad para mantener agua en los lúmenes de sus vasos y con su capacidad de almacenamiento de agua en el parénquima radial, principalmente. Mientras que para *U. caracasana* la principal fuente de almacenamiento de agua es el parénquima axial apotraqueal no lignificado y en ambas especies los lúmenes de las fibrotraqueidas, también están aportando agua

Para terminar esta discusión se resaltarán los beneficios de algunas técnicas que fueron empleadas en este trabajo:

1. Analizador de Imágenes, Estereología y Li-cor

El analizador de imágenes, y la estereología, pueden aplicarse indistintamente para determinar los porcentajes de pared de elemento de vaso en contacto con células de parénquima, ya que al comparar los resultados obtenidos se encontró que éstos no mostraron diferencias significativas. Ambas técnicas tienen en común la facilidad de aplicarlas, así como la facilidad de interpretar los resultados. La técnica de estereología, adicionalmente es la más económica y es un recurso que se puede aprovechar cuando no se dispone de un analizador de imágenes. Asimismo, se pueden obtener un gran número de mediciones, lo cual es otra característica de gran importancia

Con Li-cor se determinaron los porcentajes de parénquima axial y parénquima radial para cada especie, esta técnica tiene la ventaja de que se obtienen mediciones de áreas directamente, requiriendo exclusivamente de los dibujos de los tejidos a medir

2. Moldes de vaso en silicón y elementos de vaso extendidos.

La técnica seguida para obtener moldes de vasos de silicón es de gran utilidad ya que comparando con las resinas comerciales, ésta es de bajo costo y el proceso requiere de equipo que es común en los laboratorios (láminas 13 y 14).

El obtener imágenes de moldes de vasos, así como imágenes de elementos de vaso extendidos (láminas 9 y 10), permite tener una mejor apreciación de la forma, distribución y tamaño de las punteaduras, ya que tanto en las preparaciones de material disociado, como en los cortes longitudinales solamente se puede observar una pequeña área de la pared del elemento de vaso. Por ejemplo, un aspecto interesante que se observó en elementos de vaso extendidos de *U. eggersii* es una amplia área de pared sin punteaduras (Lámina 10a-6)

Así tenemos que, al comparar los moldes de xilema secundario de *U. caracasana* y de *U. eggersii* se pudieron apreciar las siguientes diferencias: las punteaduras vaso-parénquima en *U. eggersii* siguen un patrón ondulado (lámina 13), mientras que en *U. caracasana* el patrón es lineal (lámina 11), asimismo se observa mas densidad de punteaduras en *U. eggersii* que en *U. caracasana*.

3 Impresiones de madera en polisiloxano.

De la técnica para obtener impresiones de madera con polisiloxano se puede decir que es muy conveniente ya que es posible obtener en poco tiempo muestras que se pueden observar en el Microscopio Electrónico de Barrido y conseguir imágenes de gran calidad (láminas 12 y 14), esto aunado a que es de muy bajo precio. Asimismo con las replicas indirectas en barniz de uñas (contraimpresiones) se pueden hacer observaciones con un microscopio óptico y efectuar mediciones de sus estructuras (Ángeles, 2001).

Como ejemplo en este trabajo se realizaron mediciones del diámetro de punteaduras intervasculares de preparaciones de replicas indirectas del xilema de *U. eggersii* y para corroborar si estos resultados eran correctos se compararon con mediciones de preparaciones

elaboradas con infiltración de parafina, el análisis de varianza mostró que los resultados con ambas técnicas no presentan diferencias significativas. Lo anterior es de gran importancia ya que la técnica de polisiloxano también permite obtener medidas de precisión (lámina 15, apéndice 2).

Otra ventaja de esta técnica es que se requieren coleccionar pocas muestras y se pueden obtener gran número de preparaciones. Además de que se puede aplicar a muestras de colecciones sin que estas disminuyan su valor (xilotecas).

7. CONCLUSIONES:

1. En Marzo *Urera caracasana* no mostró diferencias en el porcentaje de agua almacenada en el parénquima-fibrotraqueidas con respecto a *U. eggersii*, en junio presentó mayor capacidad de almacenamiento en este tejido que *U. eggersii*. Es decir, *U. caracasana* si tuvo variaciones en los dos meses del año, presentando mayor capacidad de almacenamiento en el parénquima-fibrotraqueidas en junio que fue de mayor precipitación que en marzo (época de sequía).
2. Tanto en marzo como en Junio *Urera eggersii* siempre presentó mayor contenido de agua retenida por capilaridad que *U. caracasana*.
3. Para los tres tipos de almacenamiento analizados: capilaridad, almacenamiento en xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y corteza (parénquima). *U. eggersii* tuvo muy similares porcentajes de almacenamiento de agua entre Marzo y Junio, es decir se mantuvo igual su capacidad de almacenamiento en todos los tipos de almacenamiento analizados.
4. Tanto para Marzo como para Junio *U. caracasana* presentó mayor porcentaje de agua en corteza que *U. eggersii*.
5. Se encontró que *Urera caracasana* presentó gran cantidad de parénquima axial, siendo este mayor que en *U. eggersii*.
6. Aunque no se demostró que las especies difieran en el porcentaje de parénquima radial, *U. eggersii* tuvo tendencias a ser mayor.
7. Para *U. eggersii* las características que pueden favorecen el almacenamiento y/o transporte de agua en comparación con *U. caracasana* son diámetro de vasos grandes, diámetros de punteaduras vaso-parénquima mayores y radios medulares de gran tamaño

8. Para *U. caracasana* las características que pueden favorecer el almacenamiento y/o transporte de agua en comparación con *U. eggersii* son, mayor porcentaje de parénquima axial apotraqueal no lignificado y sus mayores diámetros de punteaduras intervasculares.
- 9 Aunque no se demostró que las especies difieran significativamente en los porcentajes de área de contacto vaso-parénquima, *Urera eggersii* mostró mayor diámetro de apertura en las punteaduras vaso-parénquima que *U. caracasana*, y en esta característica sí se encontraron diferencias significativas
10. En ambas especies el lumen de las fibrotraqueidas puede contribuir al almacenamiento de agua
11. El grosor de pared y la longitud de fibrotraqueidas, que fueron mayores en *Urera caracasana* en relación con *U. eggersii*, parecen ser las características más significativas que determinan el hábito arbóreo y el hábito trepador.
12. Las técnicas de deshidratación de tallos (técnicas destructivas) ofrecen datos muy útiles para conocer la proporción de almacenamiento de agua en cualquier parte de la planta y en cualquier época del año y las técnicas anatómicas permiten cuantificar en qué tejidos se está dando el mayor almacenamiento de agua
13. Con la técnica de polisiloxano, es posible obtener preparaciones en menor tiempo y de gran calidad. Asimismo con los moldes de vaso en silicón y con los elementos de vaso extendidos, fue posible obtener imágenes que nos permiten tener una mejor apreciación de la forma, distribución y tamaño de las punteaduras.
- 14 Este trabajo reúne varias técnicas por medio de las cuales fue posible deducir la capacidad de almacenamiento de agua y la estructura anatómica de las especies

estudiadas, mismas que se pueden aplicar a otras especies y a otros factores ambientales.

15. Se propone una nueva técnica para medir los porcentajes de parénquima axial y radial, por medio de histología.
16. Se propone el uso de WinCell o Estereología para medir los porcentajes de contacto entre elemento de vaso con células de parénquima.

8. RECOMENDACIONES:

1. Que las técnicas que se utilizaron para obtener moldes de vasos de xilema con silicón, y para obtener impresiones de madera en polisiloxano, se exploren con otras especies maderables.
2. Se propone a *Ureia caracasana* y a *U. eggersii* como modelo para estudios sobre la posibilidad de recarga de agua en los vasos, durante el momento de la transpiración.
3. Se recomienda que para otras especies maderables se realicen estudios para comprender el papel del parénquima xilemático en el almacenamiento de agua y como contribuye este almacenamiento en la recarga de los vasos.

estudiadas, mismas que se pueden aplicar a otras especies y a otros factores ambientales.

15. Se propone una nueva técnica para medir los porcentajes de parénquima axial y radial, por medio de histología.

16. Se propone el uso de WinCell o Estereología para medir los porcentajes de contacto entre elemento de vaso con células de parénquima.

8. RECOMENDACIONES:

1. Que las técnicas que se utilizaron para obtener moldes de vasos de xilema con silicón, y para obtener impresiones de madera en polisiloxano, se exploren con otras especies maderables.
2. Se propone a *Urera caracasana* y a *U. eggersii* como modelo para estudios sobre la posibilidad de recarga de agua en los vasos, durante el momento de la transpiración.
3. Se recomienda que para otras especies maderables se realicen estudios para comprender el papel del parénquima xilemático en el almacenamiento de agua y como contribuye este almacenamiento en la recarga de los vasos.

9. BIBLIOGRAFIA

- André, J.P. 1998 A study of the vascular organization of bamboos (Poaceae – Bambuseae) using a microcasting method *IAWA J.* 19:265-278
- Ángeles G. 2001. New techniques for the anatomical study of charcoalfied wood. *IAWA J.* 22 245-254.
- Bonsen K. J. & J. H. ter Welle. 1984. Systematic wood anatomy and affinities of the Urticaceae *Bot. Jahrb. Syst.* 105. 49-71.
- Butterfield B. G. & B. A. Meyland. 1980. *Three-dimensional structure of wood. An ultrastructural approach.* 2a. Edición. Londres / N Y. Chapman and Hall. 115 pp.
- Canny, M. J. 1995. A new theory for the ascent of sap – Cohesion supported by tissue pressure. *Annals of Botany.* 75: 343-357.
- Canny, M.J. 1997. Vessel contents during transpiration - embolisms and refilling. *American Journal of Botany* 84 1223-1230.
- Chalk, L. & M. M. Chattaway. 1937. Identification of woods with included phloem *Tropical Woods* 50 1-31
- Carlquist, S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution.* University of California Press. Berkeley Los Angeles, London. 259 pp.
- Carlquist, S 1991. Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. pp 53-71 In F. E. Putz & H.A. Mooney (editors). *The Biology of Vines.* Cambridge University Press, N Y
- Carlquist, S 1998 *Comparative wood anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood* Springer-Verlag. Berlin, 436 pp.

- Chrispeels, M. J. & C., Maurel. 1994. Aquaporinas: The molecular basis of facilitated water movement through living plant cells?. *Plant Physiology*. 105: 9-13.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 1262 pp.
- Ewers, F.W., J.B. Fisher & S.T. Chiu. 1989. Xylem structure and water transport in *Bahinia*. *American Journal of Botany*. 75:25-26
- Ewers, F.W. & J.B. Fisher. 1991. Why vines have narrow stems: Histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae). *Oecologia*. 88:233-237.
- Ewers, F. W., J. B. Fisher & K. Fichtner. 1991. Water flux and xylem structure in vines. pp 127-160. In F. E. Putz & H.A. Mooney (editors). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, N.Y.
- Ewers, F. W. & P. Cruiziat. 1991. Measuring water transport and storage. In: "Techniques and approaches in forest tree ecophysiology", J.P. Lassoie & T. H. Hinckley (editores), CRC Press, Boca Raton, Fla. EUA. pp 92-115.
- Fisher, J. B. & F.W. Ewers. 1992. Xylem pathways in liana stems with variant secondary growth. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 108:181-202.
- Fisher, J. B., G. Angeles A., F.W. Ewers & J. López-Portillo. 1997. Survey of root pressure in tropical vines and woody species. *Int. J. Plant. Sci.* 158: 44-50.
- Gentry, Alwyn H. 1993. *A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. Published in Association with Conservation International.* The University of Chicago Press. Chicago and London. 895 pp

- Grace J. 1993. Consequences of xylem cavitation for plant water deficits. pp 109-128. In Smith J.A.C. & H. Griffiths. *Water deficits plant responses from cell to community*. Bios Scientific Publishers
- Higuchi, T. 1997. *Biochemistry and molecular biology of wood*. Springer series in wood science. Springer-Veslag N Y 362 pp.
- Holbrook, N. M 1995. Stem Water Storage. pp 151-174. In: Barbara L Gartner (editora). *Plant stems. Physiology and Functional Morphology*. Academic Press. N.Y.
- Holbrook N.M. & M.A. Zwieniecki. 1999 Embolism repair and xylem tension: Do we need a miracle?. *Plant Physiology* 120 7-10
- I.A.W.A. Committee on nomenclature. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *I.A.W.A. Bull* No. 10:219-332.
- Ibarra-Manríquez, G , M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La Vegetación pp. 61 a 82. In: E González Soriano, R. Dirzo & R. C Vogt. (editores) *Historia natural de Los Tuxtlas* Universidad Nacional Autónoma de México. México CONABIO
- Ibarra-Manríquez, G., y S. Sinaca-Colín. 1996 Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: (Violaceaea-Zingiberaceae). *Rev. Biol. Trop.* 44:427-447.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín 1997 Fanerógamas. pp. 61 a 82. In: E. González-Soriano, E. R Dirzo y R. C. Vogt (editores) *Historia Natural de Los Tuxtlas* Universidad Nacional Autónoma de México. CONABIO. México, D.F
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc., N.Y. 523 pp.

- Johansson, I., M. Karlsson., U Johanson, Ch. Larsson & P. Kjellbom 2000. The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1465:324-342
- Kribs, D A 1968. *Comercial foreing wood on the American market*. Dover. New York. 241 pp.
- Lev-Yadun, S. & R. Aloni 1995. Differentiation of the ray system in woody plants *The Botanical Review*. 61:45-74.
- López Curto, Ma De L., J. Márquez Guzmán y G. Murguía Sánchez. 1998. *Técnicas para el estudio de desarrollo en Angiospermas* Fac de Ciencias. UNAM. 116 pp.
- Marja-Sisko Ilvessalo-Pfäffli. 1995. *Fiber Atlas Identification of papermaking fibers* Springer N.Y 395 pp.
- Martín-Del Pozo A.L. 1997. Geología pp 25 a 31. In: E. González-Soriano, E R Dirzo y R C Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas* Universidad Nacional Autónoma de México. CONABIO. México, D.F.
- Mauseth J.D. 1988. *Plant anatomy*. Benjamin/Cummings Publishing. California 560 p
- Mauseth J.D. 1993. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti *Annals of Botany*. 72 81-89.
- Mauseth J.D. & T. Fujii. 1994. Resin-casting: a method for investigating apoplastic spaces. *American Journal of Botany*. 81: 104-110.
- McCully, M.E., C.X. Huang, & L.E.C. Ling 1998. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grow maize. *New phytologist* 138:327-342.

- Metcalf, C.R. & L. Chalk. 1950 *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 2. Oxford at the Clarendon Press 1499 pp.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot México* 28:29-178 pp.
- Niklas Karl J 1992 *An engineering approach to plant form and function*. The University of Chicago Press. Chicago 607 pp.
- Orozco Segovia, A., C. Vázquez Yáñez, R Coates Estrada, y N. Pérez Nasser, 1987. Ecophysiological characteristics of the seed of the tropical forest pionner *U. caracasana* (Urticaceae). *Tree Physiology* 3:375-386.
- Parkhurst D.F. 1982 Stereological methods for measuring internal leaf structure variables *American Journal of Botany* 69:31-39.
- Peterson C. A., D. E Enstone & J. H. Taylor. 1999 Pine root structure and its potential significance for root function. *Plant and Soil* 217 205-213.
- Puig, H. 1993. *Árboles y Arbustos del Bosque Mesofilo de Montaña de la Reserva El Cielo, Tamaulipas, México*. Instituto de Ecología A.C. 84 pp.
- Raschi, A., R Tognetti, H. W. Ridder & C Béres. 1995. Water in the stems of sessile oak (*Quercus petraea*) assessed by computer tomography with concurrent measurements of sap velocity and ultrasound emission. *Plant, cell and environment*. 18:545-554.
- Ribero, J.E.L. da S., M J G. Hopkins, A. Vicentini, C. A. Sothers, M A da S. Costa, J M Brito, M.A.D de Souza, L.H P Martins, L. G. Lohmann, P A. C L. Assuncao, E da C Pereira, C. F. Da Silva, M. R Mesquita & L C. Procopio 1999. *Flora da Reserva Ducke. Guia de identificacao das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazonia Central*. INPA/DFID. 793 pp

- Slavík, B. 1974 *Methods of studying plant water relations* Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praga. 324 pp
- Salisbury, F. B. y Ross, C. W. 1994 *Fisiología vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica. México 759 pp.
- Schulze Ernest-Detlef, Harold A. Mooney, Stephen H. Bullock, & Ana Mendoza. 1988 Water contents of wood of tropical deciduous forest species the dry season. *Bol. Soc. Bot México*. 48:113-118.
- Shau-Ting & F.E. Ewers, 1992. Xylem structure and water transport in a twiner, a scrambler, and a shrub of Lonicera (Caprifoliaceae). *Trees*. 6 216-224
- Sperry, J. S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. En B. L. Gartner (editora). *Plant stems: Physiology and Functional Morphology*. Academic Press. N Y pp 409-428.
- Standley, P. C 1920-1926 *Trees and shrubs of Mexico*. Smithsonian Institution. United States National Museum. 1721 pp.
- Standley, P. C & J.A. Steyermark. 1952. *Flora de Guatemala* V 24 parte III Chicago Natural History Museum. 432 pp.
- Steele, J. H , G. Ifju, & J. A. Johnson. 1976. Quantitative characterization of wood microstructure *J. Microsc.* 107: 297-311.
- Steudle, E. 1990. Methods for studying water relations of plant cells and tissues pp 113-150 In Hashimoto, Y , Nonami H., Kramer P. J. & Strain B.R Measurement techniques in plant science Academic Press, Inc.

Tosco, U. 1973. *Atlas de botánica*. Teide, S.A. Barcelona 246 pp.

Tyree, M.T. & F.W. Ewers. 1991. Tansley Review No. 34. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New phytologist*. 119: 345-360

Tyree, M.T., S.D. Davies, & H. Cochard. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution. Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Bull.* 15: 335-360

Tyree, M.T., S. Salleo, A. Nardini, M. A. Lo Gullo & R. Mosca. 1999. Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm?. *Plant Physiology* 120: 11-21

Ueda, M. & E. Shibata. 2001. Diurnal changes in branch diameter as indicator of water status of Hinoki cypress *Chamaecyparis obtusa*. *Trees* 15:315-318.

Vassilyev, A. E. 2000. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron*. *Int. J. Plant. Sci.* 161: 615-630.

Waring, R. H. & S.W. Running. 1978. Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water – conductance through stems of old – growth Douglas fir. *Plant, Cell Environment*. 1:131-140.

Wullschlegel, S.T., P. J. Hanson & D. E. Tood. 1996. Measuring stem water content in four deciduous hardwoods with a time-domain reflectometer. *Tree Physiology*. 16: 809-815.

Zimmermann, M. H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, NY. 143 pp

Zimmermann, U., F.C. Meinzer, R. Benkert, J.J. Zhu, H. Schneider, G. Goldstein, E. Kuchenbrod & A. Haase. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory? *Plant Cell and Environment*. 17: 1169-1181.

Zweifel R , H. Item & R Häslér. 2000. Stem radius changes and their relation to stored water in stems of young Norway spruce trees. *Trees*. 15 : 50-57

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Apéndice 1

Resumen de los promedios de los porcentajes de agua en vasos, xilema (parénquima-fibrotraqueidas) y corteza (parénquima). Los promedios corresponden al número de segmentos que se analizaron de cada planta.

ESPECIE	N° PLANTA	N° se segmentos analizados	mes	volumen xilema	volumen médula	volumen menos médula	peso del agua libre extraída por centrifugación	Datos sin transformar			Datos transformados (arcoseno)		
								%deagua vasos (agua capilar)	%agua xilema (parénquima fibrotraqueidas)	%agua en corteza (parénquima)	%deagua vasos	%agua parénquima	%agua en corteza
<i>U. caracasana</i>	1	8	MARZO	9483.37	159.32	9324.05	0.47	4.41	83.05	83.93	12.03	65.70	66.39
<i>U. caracasana</i>	2	8	MARZO	5301.80	135.87	5165.93	0.24	4.41	64.36	79.75	11.89	53.40	63.27
<i>U. caracasana</i>	3	8	MARZO	9075.44	136.58	8938.86	0.42	3.79	69.57	79.08	11.18	56.55	62.78
<i>U. caracasana</i>	4	8	MARZO	4754.72	335.74	4418.98	0.20	4.48	83.47	84.49	12.00	66.03	66.82
<i>U. caracasana</i>	5	8	MARZO	3681.10	150.97	3530.13	0.19	5.56	72.33	80.98	13.53	58.27	64.15
<i>U. caracasana</i>	6	8	MARZO	5710.31	555.96	5154.34	0.25	3.72	80.58	82.57	11.09	63.90	65.33
<i>U. caracasana</i>	7	8	MARZO	5453.82	241.08	5212.74	0.42	4.52	72.01	81.17	12.26	58.08	64.30
<i>U. caracasana</i>	8	8	MARZO	5047.18	148.06	4899.12	0.27	4.92	75.89	83.49	12.78	60.60	66.03
<i>U. caracasana</i>	1	4	JUNIO	5469.02	157.80	5311.22	0.23	3.58	76.06	81.12	10.74	60.72	64.26
<i>U. caracasana</i>	2	8	JUNIO	6063.40	690.58	5372.82	0.18	2.13	78.87	80.44	7.17	62.65	63.81
<i>U. caracasana</i>	3	8	JUNIO	3735.41	263.35	3472.05	0.08	2.52	76.54	80.92	6.82	61.11	64.26
<i>U. caracasana</i>	4	8	JUNIO	4314.87	306.57	4008.30	0.19	4.41	70.63	81.25	11.28	57.19	64.35
<i>U. caracasana</i>	5	8	JUNIO	5386.21	516.27	4869.93	0.15	2.48	83.57	84.23	9.03	66.09	66.93
<i>U. caracasana</i>	6	8	JUNIO	16390.84	2016.79	14374.05	0.63	3.53	85.73	85.90	10.81	67.80	67.95
<i>U. caracasana</i>	7	8	JUNIO	7920.39	398.15	7522.25	0.10	1.26	86.23	83.80	6.38	68.22	66.27
<i>U. caracasana</i>	8	8	JUNIO	7470.32	343.87	7126.45	0.17	2.14	85.39	85.19	8.37	67.53	67.37
<i>U. caracasana</i>	9	12	JUNIO	8485.81	568.63	7917.18	0.24	2.64	85.12	85.03	9.26	67.34	67.24
<i>U. caracasana</i>	10	9	JUNIO	7872.70	524.62	7348.09	0.21	2.39	85.00	83.83	8.88	67.25	66.30
<i>U. caracasana</i>	11	8	JUNIO	5706.77	472.93	5233.83	0.15	2.40	72.03	80.91	8.86	58.07	64.09
<i>U. caracasana</i>	12	8	JUNIO	6405.20	1259.06	5146.14	0.15	2.31	81.32	84.56	8.65	64.39	66.86
<i>U. caracasana</i>	13	8	JUNIO	5182.19	363.66	4818.53	0.13	2.49	73.02	81.85	8.39	58.72	64.78
<i>U. eggersii</i>	1	16	MARZO	1651.60	272.46	1379.14	0.10	5.10	68.68	80.21	12.85	56.08	63.60
<i>U. eggersii</i>	2	13	MARZO	1639.46	337.63	1301.83	0.14	7.40	74.98	79.35	15.64	60.18	63.00
<i>U. eggersii</i>	3	8	MARZO	1463.21	331.12	1132.09	0.11	6.76	78.90	79.30	14.92	62.66	62.95
<i>U. eggersii</i>	4	8	MARZO	1460.00	415.33	1044.67	0.09	5.46	76.46	80.08	13.41	61.17	63.51
<i>U. eggersii</i>	5	8	MARZO	1534.62	386.24	1148.38	0.16	9.57	78.56	78.26	17.91	62.43	62.21
<i>U. eggersii</i>	6	8	MARZO	1792.89	396.55	1396.34	0.14	7.43	76.19	79.62	15.66	60.84	63.19
<i>U. eggersii</i>	1	18	JUNIO	5039.80	393.11	4646.70	0.38	6.54	76.85	79.92	14.21	61.31	63.38
<i>U. eggersii</i>	2	8	JUNIO	3520.84	728.33	3189.67	0.46	10.35	65.65	76.94	18.68	54.12	61.30
<i>U. eggersii</i>	3	8	JUNIO	1391.00	305.09	1085.91	0.01	0.91	71.85	76.36	5.35	57.97	60.91
<i>U. eggersii</i>	4	16	JUNIO	4753.62	558.83	4194.80	0.36	6.17	81.21	81.43	14.12	64.32	64.48
<i>U. eggersii</i>	5	8	JUNIO	7728.94	783.36	6945.58	0.96	11.40	78.17	79.67	19.68	62.16	63.21
<i>U. eggersii</i>	6	16	JUNIO	4257.51	394.72	3862.79	0.50	10.08	76.93	80.64	18.32	61.31	63.90
<i>U. eggersii</i>	7	8	JUNIO	2202.95	390.24	1812.71	0.09	3.71	73.08	79.51	10.78	58.75	63.60
<i>U. eggersii</i>	8	8	JUNIO	3324.92	418.22	2906.71	0.16	4.45	75.03	79.28	11.84	60.05	62.93
<i>U. eggersii</i>	9	8	JUNIO	2161.71	338.89	1822.82	0.20	8.16	74.84	77.91	16.27	59.92	61.98
<i>U. eggersii</i>	10	8	JUNIO	5925.10	305.32	5619.79	0.66	10.43	74.67	78.68	18.78	59.81	62.50

Apéndice 2

Mediciones del diámetro de punteaduras intervasculares de *U. eggersi*,
obtenidas por medio de dos técnicas: parafina y polisiloxanos

PARAFINA	POLISILOXANO
10.4	10.9
10.3	10.0
10.9	10.0
11.7	9.6
11.8	10.5
11.2	8.7
11.7	9.7
10.4	9.1
10.6	10.5
10.5	10.1
11.3	8.3
10.4	9.4
9.4	10.2
9.5	9.0
10.5	9.3
10.6	8.9
11.1	9.7
10.0	8.7
10.1	8.2
9.0	9.3
10.5	8.7
10.7	10.0
10.7	8.8
11.1	9.2
10.9	9.0
9.9	9.7
9.7	9.3
11.1	9.7
10.2	8.3
9.7	8.5
11.4	10.9
11.2	11.4
11.4	12.4
10.2	11.8
10.4	12.1
9.2	11.3
10.6	11.9
9.7	11.4
10.2	11.6
10.2	11.2
11.7	10.8
9.7	10.2
9.2	9.6
9.3	12.1
10.7	11.2
8.5	10.8
11.0	12.5

Promedio	10.4	10.1
Error estándar	0.2	0.4