



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ACTIVIDAD CAMBIAL EN LIANAS
TROPICALES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)

P R E S E N T A :

M. en C. CALIXTO LEÓN GÓMEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ARCADIO MONROY ATA

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2008



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.

RECONOCIMIENTOS

* Al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por permitir el uso de sus instalaciones para llevar a cabo este logro académico y las facilidades otorgadas para la finalización del mismo.

* A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el apoyo financiero otorgado a través de una beca para la realización de esta investigación.

* A la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” por el gran apoyo personal, académico y administrativo durante el trabajo de campo.

* Al Laboratorio de Anatomía de la Madera y a la M. en C. Josefina Barajas Morales por permitirme utilizar su equipo para realizar el trabajo de laboratorio correspondiente a este proyecto.

AGRADECIMIENTOS

* Agradezco de manera muy especial al Dr. Arcadio Monroy Ata, mi director de tesis, su gran apoyo logístico y su invaluable amistad para que este proyecto pudiera llegar a su fin. Su participación fue tal que sin sus sabios aciertos esto no hubiera llegado a su fin.

* Agradezco muy sinceramente al biólogo Alvaro Campos, la ayuda otorgada en la identificación de las especies estudiadas y el acompañarme a las numerosas incursiones a la selva de Los Tuxtlas.

* Al Dr. G. Ángeles y la Dra. T. Terrazas por participar en mi primer comité tutorial y por las revisiones críticas iniciales a este documento.

* También agradezco especialmente al Dr. Mark Olson por sus invaluable correcciones al manuscrito final.

* A mi Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas por las las precisas correcciones al manuscrito final y su participación como jurado:

Dr. Guillermo Laguna Hernández

Dra. Rosaura Grether González

Dr. Arcadio Monroy Ata

Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera

Dr. Mark Earl Olson Zunica

Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco

Dra. Silvia Aguilar Rodríguez

DEDICATORIA

Este trabajo es dedicado con mucho cariño y
agradecimiento a:

Mis padres, hermanos y sobrinos por darme los motivos de
mi existencia

A mi finada esposa por regalarme un trocito de su vida

A mi abuelo quien me marcó este destino

*Mis sueños me llevan a los recuerdos
Los recuerdos me dan motivos
Los motivos me regresan a la realidad
La realidad ahora son mis sueños*

Hueman

ÍNDICE o CONTENIDO

PRESENTACIÓN.....	5
RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
Parte I: INTRODUCCIÓN GENERAL.....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	9
1,1. ¿Qué son las lianas?.....	9
1.1.1. Concepto.....	9
1.1.2. Importancia y distribución.....	10
1.1.3. Anatomía del tallo.....	11
1.1.4. Fenología y estacionalidad del crecimiento.....	12
1.2. La actividad cambial en árboles.....	13
2. ANTECEDENTES.....	15
2.1. Importancia de la actividad cambial.....	15
2.2. El cámbium vascular y la zona cambial.....	16
2.3. Reactivación de la actividad cambial.....	18
2.4. Correlación del crecimiento primario con el secundario.....	18
3. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS.....	21
3.1. Problemática.....	22
3.2. Objetivo General.....	23
3.3. Objetivos particulares.....	23
3.4. Hipótesis.....	23
4. MÉTODOS GENERALES.....	24
4.1. Zona de estudio.....	24
4.2. Selección de especies.....	24
4.3. Estudio de la actividad cambial.....	27
4.4. Condiciones climatológicas.....	27
4.5. Trabajo de laboratorio.....	28
4.6. Estudio microscópico.....	28

Parte II: RESULTADOS. Anatomía y actividad cambial de lianas.....	30
5. ANATOMÍA DEL XILEMA Y FLOEMA DE CUATRO ESPECIES DE LIANAS DE UNA SELVA TROPICAL HÚMEDA DE MÉXICO.....	31
5.1. Resumen.....	31
5.2. Introducción.....	32
5.3. Materiales y Métodos.....	33
5.4. Resultados.....	34
5.4.1. Descripción anatómica de <i>Machaerium cobanense</i>	35
5.4.2. Descripción anatómica de <i>Machaerium floribundum</i>	38
5.4.3. Descripción anatómica de <i>Gouania lupuloides</i>	41
5.4.4. Descripción anatómica de <i>Trichostigma octandrum</i>	44
5.5. Discusión.....	49
5.6. Literatura citada.....	55
6. ESTACIONALIDAD EN LA ACTIVIDAD CAMBIAL DE CUATRO LIANAS TROPICALES DE UNA SELVA LLUVIOSA DE LAS PARTES BAJAS DE MÉXICO.....	58
6.1. Resumen.....	58
6.2. Introducción.....	58
6.3. Materiales y Métodos.....	60
6.3.1. Área de estudio.....	60
6.3.2. Material vegetal.....	60
6.3.3. Trabajo de campo.....	60
6.3.4. Trabajo de laboratorio.....	61
6.3.5. Determinación de la actividad cambial.....	61
6.4. Resultados.....	63
6.4.1. Fenología y estructura del cámbium.....	63
6.4.2. Variación anual en la actividad cambial.....	66
6.4.3. Comparación de la actividad cambial entre el período lluvioso y el período seco	66

6.5. Discusión.....	69
6.6. Literatura citada.....	71
7. DETERMINACION DE LA TASA DE CRECIMIENTO RADIAL DEL XILEMA EN CUATRO LIANAS TROPICALES.....	73
7.1. Resumen.....	73
7.2. Introducción.....	74
7.3. Materiales y Métodos.....	75
7.4. Resultados.....	79
7.5. Discusión.....	88
7.6. Literatura citada.....	90
Parte III: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	92
8. DISCUSIÓN GENERAL.....	93
9. CONCLUSIONES GENERALES.....	96
10.LITERATURA CITADA GENERAL.....	98

ESPECIES EN ESTE ESTUDIO:

Machaerium cobanense Donn. Sm. LEGUMINOSAE

Machaerium floribundum Benth. LEGUMINOSAE

Gouania lupuloides (L.) Urban RHAMNACEAE

Trichostigma octandrum (L.) H. Walt. PHYTOLACCACEAE

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1.1. <i>Machaerium floribundum</i>	9
Fig. 2.1. El cámbium vascular.....	15
Fig. 4.1. Mapa del área de estudio.....	25
Fig. 4.2. Gráficas de precipitación pluvial y temperatura.....	26
Fig. 4.3. Morfología del tallo.....	27
Fig. 4.4. Gomosis y cambia sucesivos.....	29
Fig. 5.1. Corte transversal del tallo de las 4 lianas.....	34

Fig. 5.2. Xilema secundario de <i>Machaerium cobanense</i>	37
Fig. 5.3. Xilema secundario de <i>Machaerium floribundum</i>	40
Fig. 5.4. Xilema secundario de <i>Gouania lupuloides</i>	43
Fig. 5.5. Xilema secundario de <i>Trichostigma octandrum</i>	46
Fig. 5.6. Dimorfismo de vasos.....	48
Fig. 6.1. Fenograma de las 4 especies de lianas de Los Tuxtlas.....	62
Fig. 6.2. Secciones tangenciales de tallo.....	64
Fig. 6.3. Zona cambial con capas cambiales.....	65
Fig. 6.4. Frecuencias promedio del número de capas cambiales.....	67
Fig. 6.5. Patrones de distribución del número de capas cambiales.....	68
Fig. 7.1. Marcado de tallos.....	76
Fig. 7.2. Sección transversal de tallo ilustrando las marcas de cámbium.....	79
Fig. 7.3a. Distribución de la tasa de crecimiento radial.....	86
Fig. 7.3b. Distribución de la tasa de crecimiento relativo.....	86
Fig. 7.4. RGR agrupadas por clases de diámetro de tallo.....	87

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Terminología del cámbium vascular.....	18
Cuadro 5.1. Características anatómicas del xilema secundario.....	47
Cuadro 5.2. Observaciones cuantitativas de vasos.....	48
Cuadro 6.1. Comparación de promedios del número de capas cambiales....	68
Cuadro 7.1. Tasas de crecimiento radial en <i>Machaerium cobanense</i>	81
Cuadro 7.2. Tasas de crecimiento radial en <i>Machaerium floribundum</i>	82
Cuadro 7.3. Tasas de crecimiento radial en <i>Gouania lupuloides</i>	83
Cuadro 7.4. Tasas de crecimiento radial en <i>Trichostigma octandrum</i>	84
Cuadro 7.5. Promedio anual del incremento radial de las 4 especies.....	85
Cuadro 7.6. Tasas de crecimiento relativo.....	85
Cuadro 7.7. Resumen de ANOVAs a las tasas de crecimiento relativo.....	87

PALABRAS CLAVE: Lianas, Actividad cambial, Anatomía, Tasas de crecimiento

PRESENTACIÓN

El presente trabajo fue estructurado en tres partes para un mejor manejo de la información.

En la primera se ofrece información general con respecto al estudio de la actividad cambial en lianas tropicales. Los Métodos Generales, se refiere a la información básica de colecta y tratamiento de las muestras de xilema secundario que es común a los tres capítulos de resultados de la segunda parte.

En la segunda parte se presentan los resultados, organizados en tres capítulos a manera de artículos, uno de los cuales ya fue publicado (León-Gómez y A. Monroy, 2005).

En la tercera parte se presentan una discusión y conclusiones generales integrando los resultados de los tres capítulos de la segunda parte; asimismo, una literatura citada básica que comprende las citas de la primera y tercera parte.

RESUMEN

Las lianas como forma de vida han sido poco estudiadas y los trabajos que se han realizado sobre estacionalidad de plantas trepadoras, se enfocan principalmente a la floración, fructificación y foliación, dentro de lo que se conoce como fenología. Las investigaciones que revelan su estructura anatómica son escasas, pero aún más escasas las que comprenden la dinámica de su crecimiento. Por ello, el objetivo de este estudio fue determinar el ritmo de actividad cambial de cuatro lianas dentro de una selva tropical, para dilucidar si su crecimiento es estacional o continuo y cuánto crecen por año. Para tal efecto se marcaron en el cámbium vascular haciendo una incisión vertical sobre el tallo con una navaja delgada y se colectaron mensualmente 2 individuos diferentes, durante dos años, de cada una de las especies *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth., *Gouania lupuloides* (L.) Urban y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. comunes en la selva de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, UNAM, en el estado de Veracruz.

Los resultados se presentan organizados en tres capítulos: el estudio anatómico, La estacionalidad del cámbium vascular y la determinación de tasas de crecimiento. En conjunto, los resultados muestran que *M. cobanense* y *M. floribundum* presentan una variante cambial de “cambia sucesivos” y, al igual que *G. lupuloides*, desarrollan un crecimiento estacional que responde al período de lluvias; su actividad cambial se realiza de abril a octubre. El cámbium vascular de *T. octandrum* está activo durante todo el año. Asimismo, el crecimiento radial del xilema secundario en las cuatro especies, mostró valores que van de 0.79 mm/año a 2.01 mm/año, representando a su vez una tasa de crecimiento relativo del 20 al 30%. El crecimiento en estas lianas es menor que el reportado para árboles. Pero la alta variabilidad en la tasa de crecimiento relativo entre individuos de la misma especie, en lianas, indica una elevada plasticidad para acoplarse a diferentes condiciones ambientales en su desarrollo.

ABSTRACT

Lianas, as life forms, have been scarcely studied and the few published works on seasonality of climbing plants deal with flowering, fruiting and foliage sprouting, which means properly phenology. It is difficult to find investigations about anatomic structure and growth dynamics of lianas. For this, the objective of this study was to determine the cambial activity rhythm of four lianas in a tropical rainforest, in order to establish if their growth is stational or continuous and to know their annual growth rate. The applied technique was to mark the vascular cambium with a vertical incision on the liana stem, helped by a thin knife, and to collect monthly two samples from different individuals during two years, of each one of the next species: *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth., *Gouania lupuloides* (L.) Urban and *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. This species are common in the rainforest of "Los Tuxtlas" Tropical Biology Station, located in Veracruz, State.

The results are organized in three chapters: the anatomic study, the vascular cambium activity and the analysis of growth rates. As a whole, the results show that *M. cobanense* and *M. floribundum* exhibit a cambial particularity named "successive cambia" and, in the same way that *G. lupuloides*, they have a stational growth associated with rainy period; their cambial activity is developed from April to October. In contrast, the vascular cambium of *T. octandrum* is active during all year. Likewise, the radial growth of secondary xylem of the four species, show values between 0.79 mm/year to 2.01 mm/year; this implies a relative growth rate of 20% to 30%. Thus, the growth of studied lianas is smaller than the reported growth in trees. Nevertheless, the high variability of relative growth rates among individuals of the same species of lianas, shows a high growth plasticity to couple the different environment conditions in their development.

PARTE I:
INTRODUCCIÓN
GENERAL

1. INTRODUCCIÓN

1.1. ¿Qué son las Lianas?

1.1.1. *Concepto.*

Las lianas son plantas trepadoras, de tallo largo y delgado que suelen subir hasta las copas de los árboles en busca de luz, donde extienden sus hojas y abren sus flores (Font Quer, 1953, 1973). En general, las lianas son plantas leñosas que inician su vida como plántulas terrestres erectas, capaces de crecer en la selva pero que difieren de los árboles en alometría y en anatomía. Estas plantas requieren de un soporte mecánico (generalmente un árbol) para su desarrollo adulto (Fig. 1.1).



FIG. 1.1 *Machaerium floribundum*, una liana en su ambiente. Los Tuxtlas, Ver.

Las lianas sacrifican el sistema de soporte (un tallo grueso y leñoso) por un sistema hidráulico de alta eficiencia y baja resistencia hídrica (tallo largo y poroso).

El término “liana”, del francés liane, originalmente era sinónimo de bejuco (Lévy, 1869) (término acuñado por los españoles para nombrar a plantas volubles y rampantes de la América española), pero en la actualidad es más utilizado para designar a un bejuco leñoso. El concepto de leñoso también fue acuñado para designar a la madera, como una estructura rígida y resistente. De esta manera, un bejuco leñoso es aquella planta trepadora que es relativamente gruesa y de consistencia rígida. Por lo anterior, el término bejuco indicaría que la planta llamada así no tendría leño o madera y por lo tanto, sin crecimiento secundario (xilema secundario). En realidad, existen bejucos de consistencia suave y frágil como los *Cissus* spp. pero con un xilema secundario bien desarrollado y es “difícil” llamarles lianas, pero lo son. Los bejucos y lianas son por definición trepadores; sin embargo, por condiciones ambientales, mecánicas o estratégicas (ecológicas), se les puede encontrar postradas o rastreras, por lo menos en algunas partes. Esta situación genera un cambio en la estructura anatómica, la que a su vez, es producto de diversas variaciones del cámbium vascular.

1.1.2. *Importancia y distribución.*

La presencia de lianas es una característica fisonómica de las selvas. Como un componente estructural de las selvas tropicales, éstas son importantes porque constituyen alrededor del 4.5% de la biomasa sobre el suelo y un 19% del área foliar total de la selva, aportando hasta el 35% de la hojarasca total (Putz, 1983, 1984; Gentry, 1991). Se ha estimado que del 40 al 50% de los árboles con troncos mayores a 10 cm de diámetro tienen lianas en sus copas. Además, alrededor del 20% de las plantas erectas del sotobosque en selvas neotropicales son generalmente lianas juveniles.

Las lianas tienen una amplia distribución geográfica, pero la gran mayoría está restringida a las selvas tropicales. Los bejucos herbáceos tienen una menor restricción ya que son más frecuentes en áreas perturbadas. Aunque las trepadoras en general también son frecuentes en bosques templados, en los de Norteamérica son muy escasas y aún más en Europa.

Los bejucos y lianas se han estudiado escasamente desde los trabajos de Charles Darwin los cuales se fueron enfocando principalmente a su taxonomía, geografía y anatomía (Gentry, 1991; Bamber y ter Welle, 1994; Campos-Villanueva *et al.* 2004) pero su ecología era desconocida. Sólo hasta fechas recientes se ha empezado a valorar el papel tan significativo que desempeñan las lianas en la selva, y aún hay mucho que conocer (Putz, 1984; Pérez-Salicrú y de Meijere, 2005).

1.1.3. Anatomía del tallo.

La estructura anatómica del tallo de las lianas está asociada a una gran flexibilidad de la madera. Cuando el tallo sufre algún daño mecánico, inmediatamente el cámbium promueve la formación de un callo (Fisher y Ewers, 1995). En las lianas es muy común la presencia de una estructura anómala (Obaton, 1960), la que Carlquist (1988) identifica como el producto de una variante cambial, que también se llega a encontrar en árboles, pero con menor frecuencia.

El xilema de muchas especies de lianas se caracteriza por la presencia de vasos largos (hasta 8 m) y de diámetro muy grande (hasta 500 μm) con respecto a los de los árboles, además de las variantes cambiales como floema incluido en cuñas o anillos concéntricos, cámbium vascular múltiple y bandas masivas de parénquima (Carlquist, 1988).

Menega (1968, 1969, 1972, 1997), describe anatómicamente las características de varios géneros y familias (Hippocrateaceae: *Salacia*, *Hippocratea*, *Hemiangium*, *Semialarium*, *Tontelea*; Convolvulaceae: *Dicranostyles*); incluyendo aspectos como el arreglo de vasos, tamaño de radios y presencia de cristales. Carlquist (1975), hace una recopilación de las características anatómicas de la madera de enredaderas y lianas (Schisandraceae, Dilleniaceae, *Austrobaileya*), midiendo entre otras cosas la longitud de los elementos de vaso y el diámetro y número de vasos por mm^2 . Ter-Welle (1985), analiza las características microscópicas de la madera de lianas de ca. 50 familias, relacionando el porcentaje y tamaño de los vasos con la eficacia del xilema para transportar el agua y comparándolos con especies arbóreas del mismo género o familia.

Las investigaciones sobre lianas son muy escasas no sólo en México, sino en todo el mundo. Actualmente, de los estudios que se están realizando, se observa una clara tendencia a la ecología, dejando en un segundo término los aspectos anatómicos (Schnitzer *et al.*, 2000; Schnitzer y Bongers, 2002; Gerwing, 2004; Londré y Schnitzer, 2006). Lutz (1943), menciona que algunas especies de plantas trepadoras como *Celastrus scandens* L. y *Vitis* sp. estrangulan al árbol sobre el cual se desarrollan, impidiendo el paso de nutrientes a través del tallo del árbol. Pérez-Salicrú y Barker (2000) sugieren que las lianas interfieren con la disponibilidad de agua de los árboles durante la estación seca e impiden su crecimiento.

Considerando que las lianas son trepadoras, con diversos mecanismos rampantes y que tienen actividad competitiva que les da cierta habilidad para invadir espacios, es común encontrarlas en hábitats sucesionales y en los grandes claros de las selvas, en los que se ven favorecidas por las plantas pequeñas en las que pueden trepar (Gartner, 1991b).

1.1.4. *Fenología y estacionalidad del crecimiento.*

El hecho de que las lianas sean principalmente de regiones tropicales y que posean diferentes mecanismos para crecer en diámetro (variantes cambiales), son algunas de las razones por las que existen muy pocos estudios dendrocronológicos.

Algunos de los estudios que se han realizado sobre estacionalidad de plantas trepadoras, se enfocan hacia la caracterización de sus ciclos de vida: floración, fructificación y foliación, debido a que los estudios fenológicos permiten comprender aspectos fundamentales de las plantas, como la estacionalidad reproductiva y las actividades vegetativas en respuesta a las variables ambientales. Así, los trabajos de Putz (1983, 1984), sobre aspectos fenológicos, indican la importancia de las lianas como componentes de las selvas y se menciona que contribuyen con aproximadamente 4.5% a la biomasa de la misma. Sin embargo, la información disponible hasta el momento no es suficiente para teorizar sobre la importancia relativa del clima, el ambiente local o los factores bióticos en cuanto a los patrones

estacionales de la floración, fructificación y producción de follaje, que a su vez están estrechamente relacionados con la actividad cambial (Opler *et al.*, 1991).

Los estudios sobre actividad cambial están aumentando cada vez más, pero éstos incluyen principalmente árboles (Davis y Evert, 1968; Dave y Rao, 1982; Breitprecher y Bethel, 1990; Siddiqui, 1991). La problemática de los anillos de crecimiento y actividad cambial es mayor cuando se trata de lianas debido a su hábito trepador.

1.2. La actividad cambial en árboles.

A pesar de lo que comúnmente se cree, en muchos de los estudios sobre actividad cambial en árboles tropicales se ha encontrado que ésta presenta cierta periodicidad. Por ejemplo, Amobi (1973) establece un criterio anatómico de reorganización en las fluctuaciones de la actividad cambial; él registra un período de inactividad cambial en *Bombax buonopozense* H.B.K.; dos años antes Lawton y Lawton (1971) incluyen a este árbol dentro de un grupo de especies que presentan el floema siempre activo, aunque no afirman que el cámbium esté activo continuamente.

Paliwal y Prasad (1970), encontraron en *Dalbergia sissoo* Roxb. cambios marcados en la actividad del cámbium y en la formación de anillos de crecimiento; ellos sugieren que las condiciones de día largo, temperatura elevada, poca lluvia y humedad relativa baja, al final de la época de sequía son favorables para que reinicie la actividad cambial. Ávila *et al.* (1975) encontraron que *Acacia caven* (Molina) Molina y *Proustia cuneifolia* (Phil.) Fabris, exhiben diferentes patrones en su actividad cambial, a pesar de crecer en el mismo lugar, sugiriendo que ésta también es controlada por las condiciones ambientales.

Varios estudios han continuado enfocándose en la actividad estacional del cámbium. Paliwal *et al.* (1975); Rao y Dave (1981); Dave y Rao (1982) y Rogers (1981), en sus trabajos con *Polyalthia longifolia* A.C. Smith, *Tectona grandis* L., *Gmelina arborea* Roxb. y *Terminalia ivorensis* A. Chev., de la India y Africa occidental, encontraron los mismos resultados: que el cámbium vascular se encuentra activo únicamente en la época más favorable, la de lluvias.

En una selva tropical húmeda de Costa Rica, Breitprecher y Bethel (1990), investigaron la periodicidad de crecimiento del tallo en especies arbóreas de dos sitios con diferente drenaje. Cinco de ocho especies del sitio drenado mostraron estacionalidad (por lo regular anual) y los árboles del pantano fueron de crecimiento intermitente, a excepción de dos árboles de *Pentaclethra* que tuvieron periodicidad anual. Siddiqui (1991), observó que la actividad cambial en *Ficus religiosa* L. tiene cierta estacionalidad, ya que el tamaño de las células y la proporción relativa de iniciales fusiformes y de radio, varía de acuerdo con la estación de lluvias: el crecimiento radial aumenta en julio y agosto, luego reinicia y continúa hasta noviembre sin interrupción.

Con respecto a la actividad cambial en árboles que crecen alrededor del Mediterráneo, Liphshitz y Lev-Yadum (1986) encontraron diferentes patrones entre las especies de origen templado adaptadas al mediterráneo y las de origen mediterráneo; las primeras parecen estar controladas endógenamente por su origen templado y las segundas por las condiciones climáticas de la zona.

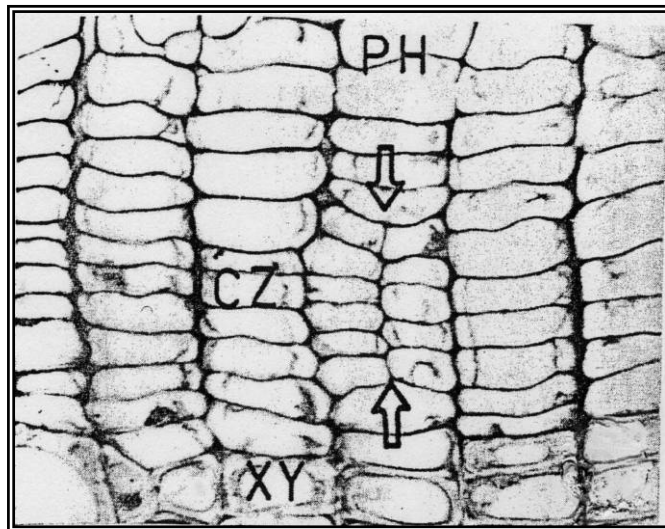
En términos generales, la mayoría de las especies arbóreas presenta una estacionalidad del cámbium vascular, observándose la mayor actividad cambial durante el período de lluvias.

2. ANTECEDENTES

2.1. Importancia de la actividad cambial.

El cámbium vascular corresponde a una capa de células meristemáticas que originan xilema centripetamente y floema centrifugamente. Esta capa unicelular presenta dos tipos de células: las iniciales fusiformes y las iniciales de radio. Las células iniciales producen derivadas que originan al xilema y floema secundarios (Srivastava, 1964). La hilera radial de derivados vasculares producida por una sola inicial cambial ha sido llamada **fila** (Fig. 2.1) (Esau y Cheadle, 1955; Cheadle y Esau, 1958).

FIG. 2.1. Zona cambial (CZ). Las células iniciales, a través de divisiones periclinales producen células de floema (PH) hacia fuera y células de xilema (XY) hacia adentro. Las hileras radiales así formadas son llamadas filas. El aumento del tallo en circunferencia, resulta de las divisiones anticlinales en las iniciales cambiales como indican las flechas.



Asimismo, el incremento en la circunferencia del cámbium es producto de la combinación de varios procesos: un incremento en la longitud, diámetro tangencial y número de iniciales fusiformes, así como un incremento en el diámetro tangencial y número de iniciales de radio. Sin embargo, estos incrementos difieren dependiendo del grupo de plantas de que se trate y de la etapa de crecimiento en la que se encuentren. En gimnospermas y dicotiledóneas con cámbium no estratificado, el incremento en longitud y diámetro tangencial de las iniciales fusiformes es más

marcado, así como el diámetro tangencial de las iniciales de radio; mientras que en especies con cámbium estratificado, los incrementos llegan incluso, a estar ausentes. Por otra parte, en las especies con cámbium no estratificado, estas características presentan sus mayores dimensiones en tallos jóvenes, más que en tallos maduros (Bailey, 1923; Bannan, 1960; Srivastava, 1963, 1964).

La actividad del cámbium vascular ha atraído la atención de muchos investigadores, entre ellos los anatomistas, quienes se han interesado por conocer el proceso durante una estación de crecimiento, así como por un cierto período de años. Como una consecuencia de tales investigaciones se han determinado las características de la zona cambial, las cuales siguen siendo muy discutidas (Larson, 1994). Sin embargo, es innegable que el conocimiento de la estructura del cámbium vascular es un aspecto necesario para el estudio ontogenético de los derivados vasculares. A su vez, los estudios sobre actividad cambial se pueden enfocar hacia estudios sobre fenología, fisiología, así como a algunos aspectos de las ciencias forestales

2.2. El Cámbium Vascular y la Zona Cambial.

Generalmente el cámbium se ha reconocido como una capa unicelular (Bannan, 1955, 1962), pero muchos investigadores consideran también a las derivadas inmediatas a cada lado de esta capa, las cuales retienen la capacidad de dividirse anticlinal y periclinalmente (Catesson, 1964). Así, se considera por conveniencia, a una zona cambial formada por células indiferenciadas con la capacidad de dividirse anticlinal y periclinalmente.

Estos puntos de vista difieren principalmente sobre la naturaleza del tejido cambial. Las células que se encuentran dividiéndose sobre el lado externo de la zona cambial dan origen a las células madres del floema (CMF), mientras que las del lado interno, originarán a las células madres del xilema (CMX); la transición que se presenta en estos tipos celulares es gradual y en ocasiones, difícil de delimitar en la práctica (Iqbal y Ghouse, 1990).

Desde la mitad del siglo XIX (*cf.* Hartig, 1853), el cámbium vascular se ha visto como biseriado, con una capa orientada hacia el floema y la otra hacia el xilema.

Estas células iniciales están dispuestas en pares, cuyas derivadas hacia el floema y xilema corresponden entre sí. En general, las controversias parten del uso del término cámbium. Una corriente de pensamiento aplica el término a la zona meristemática completa, mientras que la otra se restringe a la capa de iniciación. A estos dos puntos de vista se les conoce como el “concepto multiseriado” y “concepto uniseriado” del cámbium respectivamente. Aunque estos dos conceptos reconocen una sola capa inicial, difieren conceptualmente en que el cámbium multiseriado conserva la capacidad de multiplicarse en todas sus capas.

Este punto de vista, sobre la capacidad de multiplicación del cámbium multiseriado, propuesto por Raatz (1892) y adoptado por Kleinmann (1923), ha sido apoyado por Catesson (1964) y continúa vigente en la actualidad. Catesson (1964) sugiere que el cámbium vascular consiste de varias capas con células similares, dotadas con las mismas propiedades meristemáticas. Considera que cada una de las células es una inicial y se pueden identificar por su alto contenido de RNA, abundantes células en mitosis, menor dimensión radial y paredes celulares delgadas; así que sugiere que los términos “cámbium” y “zona cambial” se restrinjan a esta zona pluriestratificada de células indiferenciadas. Sin embargo, Davis y Evert (1968), aunque consideran un acierto las sugerencias de Catesson, en cuanto a que los términos de iniciales del floema y xilema podrían ser eliminadas del concepto de cámbium, señalan la dificultad para distinguir las células madres del xilema y del floema de las iniciales cambiales. Finalmente, mientras que Wilson *et al.* (1966) proponen que la zona cambial es aquella que se compone de la inicial cambial y sus derivadas inmediatas, todas ellas con la habilidad para dividirse, Butterfield (1975) sugiere que esta zona multiseriada es el cámbium “compuesto por células dividiéndose periclinalmente, situadas entre el xilema y floema secundario diferenciándose, con una indudable inicial capaz de dividirse periclinal y anticlinalmente, situada más o menos dentro de cada una de las filas radiales de células”. La propuesta de Wilson *et al.* (1966) la hacen siguiendo la recomendación de Esau (1965, pág. 134) y Philipson y Ward (1965, pág. 545). La terminología sugerida por Butterfield (1975) es la que se sigue en el presente trabajo, pero con

modificaciones de Wilson et al. (1966) con respecto a la aplicación del término cámbium (Cuadro 2.1)

CUADRO 2.1. Terminología utilizada en este estudio para la zona del cámbium, adaptada de Butterfield (1975) y Wilson *et al.* (1966).

Floema secundario		tejido maduro
Floema diferenciándose		formación de pared secundaria células alargándose
Zona cambial	Célula madre del floema	divisiones periclinales
	Inicial cambial	divisiones periclinales y anticlinales
	Célula madre del xilema	divisiones periclinales
Xilema diferenciándose		células alargándose formación de pared secundaria
Xilema secundario		tejido maduro

2.3. Reactivación de la actividad cambial.

Otros estudios han revelado aspectos de la reactivación del cámbium. Muchos investigadores dividen a esta reactivación cambial en dos fases: la primera es la expansión de las células cambiales en una dirección radial; la segunda corresponde al inicio de la división celular (Esau, 1965). También, se ha observado que algunas plantas responden al fotoperíodo para reactivarse, mientras que otras especies reinician su actividad con el comienzo del período de lluvias o por el efecto de la temperatura (Kozlowski, 1962; Waisel y Fahn, 1965; Waisel *et al.*, 1966; Wareing y Roberts, 1956).

2.4. Correlación del crecimiento primario con el secundario.

Quizás no sólo los procesos fisiológicos en árboles han sido estudiados más que la reactivación periódica del cámbium vascular. Aún hoy, con nuestro

conocimiento de la regulación hormonal del crecimiento, hay muchas preguntas sin respuesta acerca del reinicio de la actividad cambial.

En las regiones templadas del mundo, la reanudación del crecimiento cambial se correlaciona con la actividad renovada de las yemas y el desarrollo de las hojas cada primavera, a consecuencia de los cambios de humedad y temperatura. En regiones tropicales y subtropicales, sin embargo, el reinicio de la actividad cambial en algunas especies es menos definido, debido a que la secuencia de eventos del desarrollo durante el año no está claramente separado por períodos pronunciados de intensa actividad y descanso. En algunos árboles tropicales, el cámbium puede permanecer activo todo el año con períodos de máxima actividad, en correspondencia con períodos de rápida extensión del brote.

Se conoce mucho menos acerca de los patrones de actividad cambial en árboles tropicales, incluyendo tanto el inicio como el cese del crecimiento, que aquellos de las zonas templadas, debido a los pocos estudios detallados que han sido realizados en diferentes especies de regiones tropicales. Mucho menos se conoce acerca de los patrones de formación de madera temprana y tardía en esos árboles tropicales. Por lo tanto, mucha de la discusión sobre el crecimiento secundario está confinada a observaciones en árboles de coníferas y dicotiledóneas de zonas templadas.

La activación del cámbium en la primavera temprana ha sido, por largo tiempo, asociada con la actividad renovada de las yemas. Hartig (1853), estudiando la conducta de algunos trozos de tallo, observó que no sólo la actividad cambial comienza en la base de la yema apical y se dispersa hacia abajo, sino que una actividad similar comienza en forma de cuña debajo de cada yema lateral expandiéndose activamente y extendiéndose lateralmente y hacia abajo. Sledge (1930) reportó, sin embargo, que en trozos de tallo de madera en latencia, la actividad cambial podía proceder ligeramente hacia arriba desde el callo de una herida basal antes que la actividad de las yemas comience a extenderse; sin embargo, agregó que en la yema abierta cierta actividad cambial normal basípeta ocurrió a lo largo del tallo por debajo de las yemas. Hartig (1853) también hizo esta observación, pero aparentemente pasó inadvertida. Unos 40 años más tarde,

Jost (1891, 1893) confirmó la anterior asociación de Hartig, de la actividad cambial con el crecimiento de las yemas. Debido a que se interesó en los aspectos nutricionales del crecimiento, Jost colocó ramitas en la oscuridad y siguió su patrón de activación cambial. En todos los casos, él encontró crecimiento cambial renovado sólo por debajo de los brotes laterales alargándose, con una falta de actividad cambial a lo largo del tallo debido a la limitación del suministro de nutrientes. Jost también observó de que en el verano tardío, un esfuerzo prematuro de las yemas en la formación de brotes pobremente desarrollados, estuvo a menudo acompañado por la formación de una nueva capa de células del tipo de madera temprana con paredes delgadas, a cierta distancia por debajo de la ramita, dando origen a un anillo de crecimiento adicional.

Todos estos estudios se han enfocado en árboles; en lianas son sumamente escasos o no existen.

3. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Dada la importancia que las lianas tienen en México, es necesario realizar diversos estudios que contribuyan al mejor conocimiento de las mismas, ya que en la actualidad, a pesar de que se ha tratado de dar un impulso al conocimiento biológico de las lianas, aún son muy escasos los trabajos al respecto. Uno de los primeros estudios sobre la biología de lianas en México fue el de Peñalosa (1982, 1984) quien trabajó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", en Veracruz, sobre la especialización morfológica que tienen algunas lianas para adherirse exitosamente a los árboles. Otros trabajos sobre lianas que han sido realizados en la misma zona de estudio son: el de Ibarra-Manríquez *et al.* (1991a), quienes realizaron un estudio fenológico de 91 lianas, enfatizando el tipo de dispersión de semillas y comparándolas con especies arbóreas; en el mismo año (1991b) también publicaron un manual para la identificación de las mismas, por medio de semillas; mientras que Lozano-García *et al.* (1995), estudiaron la palinología de esas 91 especies de lianas. En la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, Gartner *et al.* (1990) estudiaron las propiedades hidráulicas de tallos de bejucos y árboles de la selva baja caducifolia. En el Centro de Ecología de Sonora, Molina-Freaner y Tinoco-Ojanguren (1997) estudiaron la distribución y abundancia de bejucos trepadores en una comunidad vegetal xerófila. Otros estudios más recientes en Los Tuxtlas, han dado como resultado un manual de Bejucos y otras trepadoras (Campos-Villanueva *et al.*, 2004) y el Manual para la identificación de lianas por medio de la morfología del tallo (León-Gómez *et al.*, aceptado). Actualmente se continúa explorando el aspecto ecológico de las lianas en la región de Los Tuxtlas, Ver. (Pérez-Salicrub y Meijere, 2005).

El estudio anatómico de las lianas en México se inició a partir de 1986 con el análisis de la estructura anatómica de 6 especies de lianas de una selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco (León-Gómez, Congresos 1986, 1990). En la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Castelán-Sánchez (1992) estudió la anatomía de la corteza y de la madera de *Salacia megistophylla* en función de la

altura; en el mismo año, Carmona-Jiménez (1992) con su trabajo sobre anatomía, morfología y etnobotánica de algunas maderas de importancia medicinal en México incluye tres especies de lianas: *Serjania schiedeana*, *S. triquetra* y *Tournefortia hirsutissima*. En 1997, León-Gómez determinó la arquitectura hidráulica de 4 vitáceas de Los Tuxtlas (*Cissus microcarpa*, *C. sicyoides*, *C. gossypifolia* y *Vitis tiliifolia*), incluyendo un estudio anatómico de las mismas. Ángeles y León-Gómez (1997) reportaron la anatomía de la corteza de las mismas 4 especies de vitáceas. En 1998, Ortis-Bonilla realizó un estudio anatómico de *Cissus sicyoides* para determinar el comportamiento del diámetro de vasos a diferentes edades. También en este año, Villa-Fernández *et al.* (1998) estudiaron la anatomía de *Hippocratea excelsa* con el propósito de contribuir a la definición taxonómica de la especie.

En general los estudios acerca de lianas son escasos y aún se desconocen muchos aspectos de su biología, ecología y evolución. En particular los estudios anatómicos que comprendan la dinámica de la actividad cambial y el crecimiento de vasos son escasos.

3.1. Problemática.

En este trabajo se plantearon inicialmente las siguientes preguntas considerando cuatro especies de lianas, *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth., *Gouania lupuloides* (L.) Urban y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt.:

-¿En una región tropical lluviosa como Los Tuxtlas, Veracruz, el crecimiento de las lianas será continuo o estacional?

-Si en las lianas se presenta un crecimiento estacional, ¿en qué momento del año se inicia? y ¿en qué momento finaliza?

-¿La estacionalidad de la actividad cambial podría estar relacionada con factores climáticos como la temperatura y/o la precipitación pluvial?

-¿Cuánto crecen (anatómicamente) los tallos de las lianas bajo estudio?

3.2. Objetivo General.

Comprender la dinámica de la actividad cambial, la estructura y la función de los procesos de crecimiento en lianas.

3.3. Objetivos particulares.

- a). Determinar el ritmo de la actividad cambial de dos patrones (variantes cambiales) de crecimiento secundario, el típico y de cambia sucesivos, comunes en las lianas de “Los Tuxtlas”, Ver.
- b). Relacionar la actividad cambial con los factores climáticos de temperatura y precipitación pluvial, durante un período de 2 años.
- c). Observar la dinámica entre la actividad de las variantes cambiales y la producción de xilema secundario.
- d). Describir la estructura anatómica del xilema secundario como base para el análisis de la actividad cambial y la dinámica de crecimiento.

3.4. Hipótesis.

Si la actividad cambial de muchas plantas leñosas está sujeta a un ciclo estacional, respondiendo a factores climáticos como la precipitación pluvial y la temperatura y si en la Selva Tropical húmeda de “Los Tuxtlas”, Ver. se presenta un período estacional de lluvias y temperatura bien definido, entonces, las plantas leñosas y en particular las lianas que habitan esta región, presentarán cierta periodicidad en su actividad cambial.

4. MÉTODOS GENERALES

4.1. Zona de estudio.

La Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” se localiza en la vertiente del Golfo de México, ubicada en las cercanías del volcán San Martín, al SE del estado de Veracruz, con una altitud de 150 a 530 msnm. Se encuentra entre los paralelos 18° 34' y 18° 36' de latitud Norte y entre los meridianos 95° 04' y 95° 09' de longitud Oeste y (Lot-Helgueras, 1976) (Fig. 4.1). Según la clasificación de Köeppen modificada por García (1981), el clima es cálido-húmedo [Af(m)w''(i')g], con una precipitación pluvial anual de 4 700 mm en promedio. La temperatura máxima es de 32.3 °C y la mínima es de 16.4 °C, con una media de 24.3 °C (Fig. 4.2). La Sierra volcánica de Los Tuxtlas apareció durante el Terciario Superior y se compone de rocas basálticas y andesíticas, con cenizas volcánicas y algunas veces afloramientos de rocas sedimentarias (Rios-Macbeth, 1952; García, 1988).

4.2. Selección de especies.

- a). Se seleccionaron cuatro especies de lianas comunes en la selva de Los Tuxtlas (Fig. 4.3): *Machaerium cobanense* Donn. Sm. y *M. floribundum* Benth. (Leguminosae), *Gouania lupuloides* (L.) Urban (Rhamnaceae) y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. (Phytolaccaceae); de éstas, dos presentan un patrón de crecimiento típico, con un cámbium vascular continuo produciendo xilema hacia dentro y floema hacia afuera. Las otras dos tienen el tipo de variante cambial, de cambia sucesivos, de acuerdo con Carlquist (1988) (Fig. 4.4).
- b). En el campo, 10 a 15 individuos de cada especie se marcaron con una etiqueta, indicando la clave de especie e individuo. Las etiquetas fueron amarradas alrededor del tallo en un lugar visible.

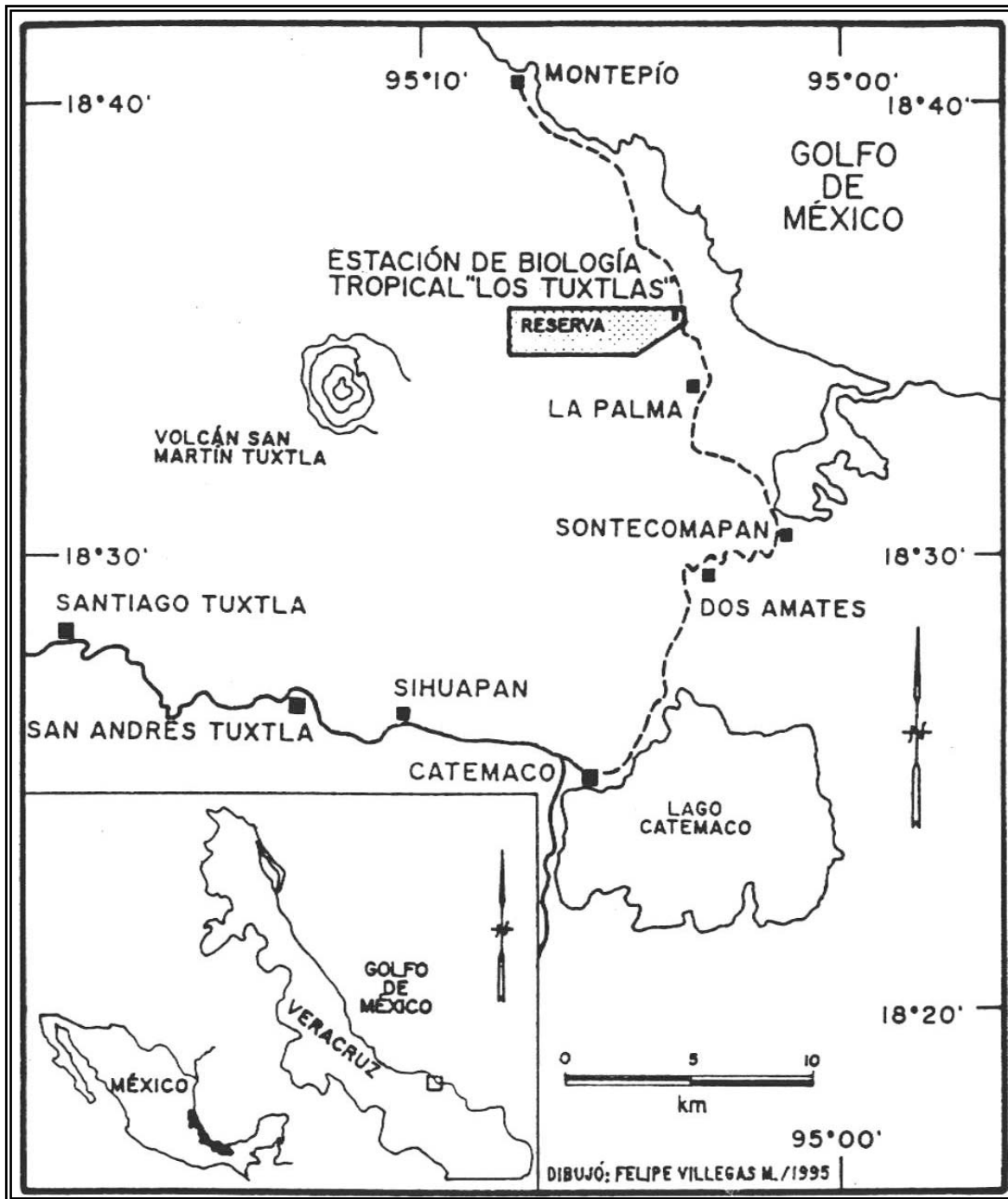


FIG. 4.1. Mapa de localización del área de estudio. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", se encuentra ubicada en el sureste de México, a 25 km de la carretera Catemaco-Montepío, en Veracruz.

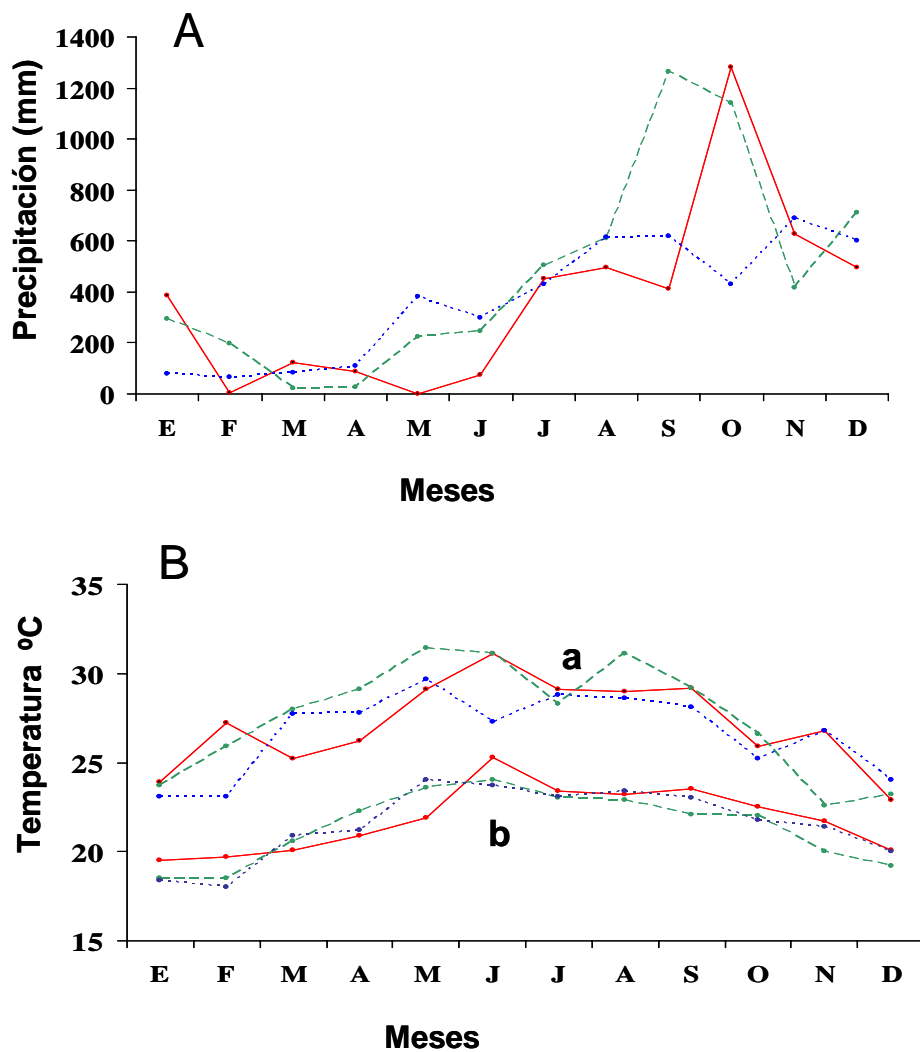


Fig. 4.2. A: Precipitación pluvial y B: temperatura en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas, Ver. Se observa una marcada estacionalidad con las lluvias, mientras que la temperatura es menos variable. La línea continua corresponde al año 1998, la discontinua a 1999 y la punteada al 2000. a: temperaturas máximas; b: temperaturas mínimas.

4.3. Estudio de la actividad cambial.

- a). Marcado del cámbium vascular. Con una navaja de hoja delgada (*cutter*), se hizo una incisión vertical de 10-20 mm de largo en el tallo e inmediatamente se cubrió la herida con pintura alquídica (acrílica). El color de la pintura fue diferente cada vez y determinó la fecha de marcado.
- b). Colecta de muestras. En cada fecha de marcado se colectaron muestras de tallo fresco de otros individuos de las mismas especies, que se marcaron, para observar el estado de la actividad cambial en ese momento. Las muestras fueron de tallo completo, de unos 40 cm de largo, conteniendo las marcas.
- c). Los incisos (a) y (b) se repitieron periódicamente, cada mes durante 2 años.

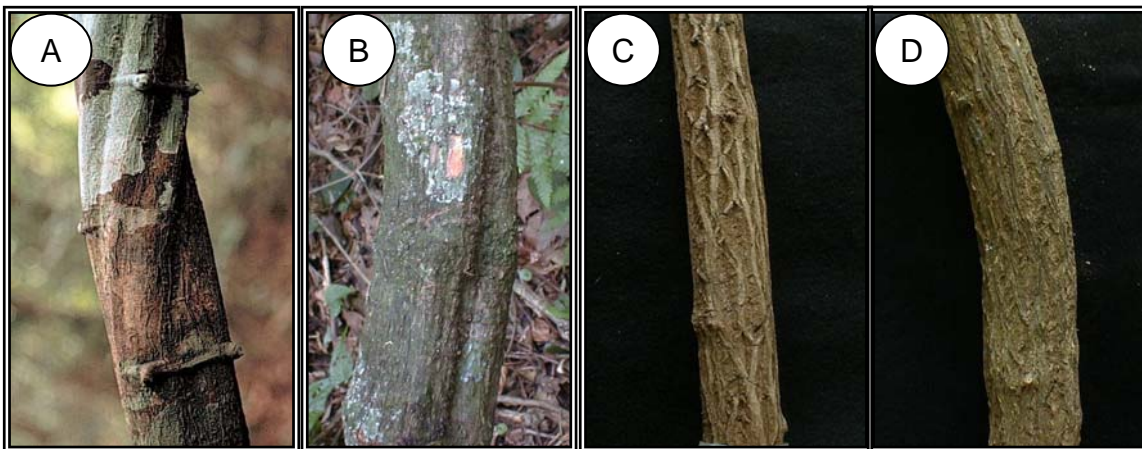


FIG. 4.3. Morfología del tallo de las cuatro especies en estudio. En la selva lo más común es encontrar sólo los tallos y rara vez hojas o flores. A: *Machaerium cobanense*; B: *M. floribundum*; C: *Gouania lupuloides*; D: *Trichostigma octandrum*.

4.4. Condiciones climatológicas.

- a). Se reunió información acerca de la precipitación pluvial y temperatura media mensual, prevalcientes en la zona.
- b). Se elaboraron gráficas de distribución anual de la precipitación y temperatura.

4.5. Trabajo de laboratorio.

- a). Fijación. Las muestras obtenidas mensualmente en el campo, inmediatamente se fijaron en FAA, Etanol 70° y se mantuvieron en estas soluciones durante el lapso de una semana a dos meses, después del cual se lavaron y se mantuvieron en una solución de GAA hasta la elaboración de los cortes.
- b). Elaboración de laminillas fijas. Cada muestra de tallo colectada, fijada y lavada se procesó, iniciando con un ablandamiento en etilendiamina ($\text{NH}_2\text{-CH}_2\text{-CH}_2\text{-NH}_2$) al 10% en solución acuosa (Kukachka, 1977), hirviendo a reflujo durante 1 hora en promedio. Después de lavarse en agua corriente para la eliminación de la etilendiamina, se incluyeron o embebieron en PolietilenGlicol o Parafina para posteriormente hacer cortes, deshidratación en alcoholes graduales, tinción con safranina-azul de anilina (Johansen, 1940) y montaje en laminillas fijas utilizando resina sintética Entellan de Merck. Para los cortes se usó un micrótopo de deslizamiento, obteniéndose secciones con un grosor de 15-25 μm , principalmente transversales para el análisis del cámbium y el crecimiento radial, mientras que para la descripción anatómica fue necesario además, realizar y procesar los cortes tangenciales y radiales.

4.6. Estudio microscópico.

- a). Descripción anatómica del xilema secundario. Para cada especie se hicieron observaciones a partir de los tres cortes elaborados, correspondientes a los planos de la madera: transversal, tangencial y radial. Además, parte del material del tallo fue macerado en una solución de Jeffrey (ácido nítrico y trióxido de cromo en partes iguales) (Berlyn y Miksche, 1976) con la finalidad de hacer mediciones de las células aisladas. La terminología y estándares utilizados para la descripción anatómica son los propuestos por: IAWA Committee (1989), Trockenbrodt (1990) y Junikka (1994).
- b). Actividad cambial. La observación del estado de actividad cambial de las muestras se realizó principalmente en los cortes transversales conteniendo xilema y floema secundarios. La actividad cambial se midió contando el

número de capas de células indiferenciadas presentes en la zona cambial observada. A mayor número de capas, mayor actividad cambial.

- c). Producción de xilema secundario. La producción del xilema se determinó midiendo la distancia radial desde las marcas hechas en el cámbium con anterioridad, hasta el cámbium reciente al momento de la colecta.
- d). Análisis estadístico. Este correspondió básicamente a ANOVAs de un factor (especies) y pruebas de “t” teniendo como variable de respuesta: ritmo de actividad cambial, tasa de crecimiento de la planta ($RGR = \ln(L_0 - L_i) / L_0 - L_i$), etc., y análisis de correlación simple y múltiple (Chatterjee y Price, 1977; Sibly y Clutton-Brock, 2003).

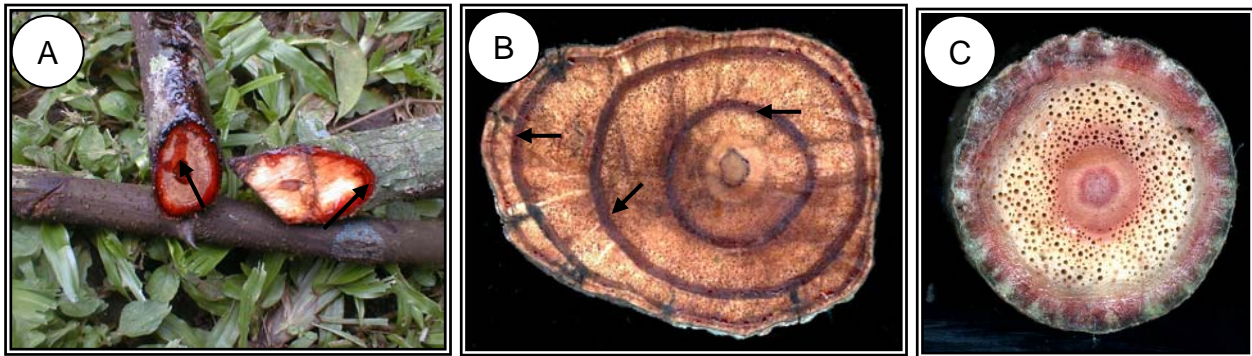


FIG. 4.4. A y B: Gomosis y variante cambial de cambia sucesivos (flechas) en *M. cobanense* y *M. floribundum*. C: Crecimiento “típico” en *Gouania lupuloides*.

PARTE II:

RESULTADOS.

Anatomía y actividad cambial de lianas

Los resultados del presente trabajo se organizaron en tres capítulos a manera de artículos con la intención de publicarlos inmediatamente en la Revista de la International Association of Wood Anatomists. En cada uno de estos capítulos se da una breve introducción y antecedentes con información particular de acuerdo al tema, incluyendo a veces, algo de la información que se da en la introducción y antecedentes de la primera parte de este trabajo; además de los resultados, también se incluye una discusión y literatura citada apropiada al tema.

Los resultados sobre la **estacionalidad en la actividad cambial** son presentados en el Cap. 6 y estos ya fueron publicados en IAWA J. 26(1), 2005 (León-Gómez y A. Monroy, 2005). La **determinación de la tasa de crecimiento radial** del xilema secundario es presentada en el Cap. 7, y como consecuencia de los dos estudios anteriores fue necesario incorporar el **estudio anatómico del xilema secundario**, cuyos resultados son presentados al inicio, en el Cap. 5.

5. ANATOMÍA DEL XILEMA SECUNDARIO DE CUATRO ESPECIES DE LIANAS DE UNA SELVA TROPICAL HÚMEDA DE MÉXICO

5.1. RESUMEN

La estructura anatómica de las lianas ha sido poco estudiada, sin embargo, los escasos estudios realizados han demostrado que éstas presentan un xilema diferente al de otras formas vegetales. En este trabajo se describe la anatomía del xilema secundario de 4 especies de lianas tropicales. Se recolectaron los tallos de las especies: *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth., *Gouania lupuloides* (L.) Urban y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt., en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y se seccionaron en cortes transversales, tangenciales y radiales de 20 μm para describir su anatomía. *Machaerium cobanense* y *M. floribundum* presentan la variante cambial de “cambia sucesivos”, mientras que *G. lupuloides* y *T. octandrum* tienen un crecimiento “típico”. Tres especies presentaron xilema estratificado, excepto *T. octandrum*. Las cuatro especies mostraron un dimorfismo de vasos, con el 60-80% de vasos anchos de diámetro mayor a 150 μm y el 20-40% de vasos angostos con un diámetro menor a 150 μm , excepto *T. octandrum*, en cuyo xilema predominaron los vasos angostos en un 80%. Como se esperaba, los vasos de las lianas estudiadas presentaron en conjunto un diámetro tangencial promedio mayor (222-274 μm) que aquellos de los árboles de la misma zona (159 μm). Este diámetro mayor de los vasos permite a las lianas proporcionar el suministro adecuado de agua al follaje, compensando lo delgado de sus tallos.

5.2. INTRODUCCIÓN

Las lianas muestran una gran diversidad de organización anatómica con respecto a otras formas vegetales. Sin embargo, el estudio anatómico de su xilema secundario ha sido poco abordado (Bamber y ter Welle, 1994). Las lianas son plantas de hábito trepador, cuyos tallos largos y delgados muestran modificaciones en su estructura anatómica respecto a aquellas plantas erectas que se sostienen solas. Los tejidos que proporcionan el soporte mecánico y el sistema de conducción en las lianas se encuentran muy modificados. Lo mismo ocurre con los tejidos corticales, los cuales se ven alterados geométricamente por los cambios alométricos del tallo; es decir, la reducción del área transversal del tallo con respecto a su longitud (Ewers y Fisher, 1991; Caballé, 1993).

En años recientes, sólo otros pocos trabajos anatómicos de lianas pueden ser mencionados. Ángeles y León-Gómez (1997) reportaron la anatomía de la corteza de 4 especies de vitáceas de Los Tuxtlas, Veracruz. En 1998, Ortis-Bonilla realizó un estudio anatómico de *Cissus sicyoides* para determinar el comportamiento del diámetro de vasos a diferentes edades. También en este año, Villa-Fernández *et al.* (1998) estudiaron la anatomía de *Hippocratea excelsa* con el propósito de contribuir a la definición taxonómica de la especie. Araque *et al.* (2000) describieron la anatomía del xilema de seis especies de lianas de Venezuela, y posteriormente la anatomía xilemática de 11 especies de lianas de la familia Bignoniaceae en la reserva forestal de Caparo, en Venezuela (Araque *et al.*, 2005). Cevallos y Tomazello (2006), más recientemente, han hecho la anatomía de la madera de *Uncaria guianense* y *U. tomentosa* en Brasil.

En general los estudios acerca de lianas son escasos y aún se desconocen muchos aspectos de su biología, ecología y evolución.

El presente estudio tiene la finalidad de aportar información describiendo la estructura anatómica del xilema secundario de cuatro especies tropicales de lianas, bajo un enfoque ecofisiológico, que a su vez permita comprender la dinámica de crecimiento observada en el campo.

5.3. MATERIALES Y MÉTODOS

Las muestras para el estudio fueron recolectadas en la selva tropical húmeda de “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. Las especies seleccionadas fueron: *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth. (Leguminosae), *Gouania lupuloides* (L.) Urban (Rhamnaceae) y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. (Phytolaccaceae), las cuales son características de la vegetación primaria de esta región y alcanzan diámetros basales del tallo hasta de 20 cm, aunque la mayoría oscila alrededor de los 5-10 cm de diámetro. Las muestras se tomaron de la parte basal de 3 tallos por cada especie, con un diámetro de 2 a 5 cm. De cada tallo se extrajo un pequeño bloque de aproximadamente 1.5 cm por lado, con sus caras orientadas transversal, tangencial y radialmente. Algunos tallos menores a 2.5 cm de diámetro se manejaron en rollete completo. Las muestras se guardaron en alcohol al 70% y GAA (Glicerina, alcohol y agua en proporciones 1:1:1) (Sass, 1958). Posteriormente se ablandaron en una solución de etilendiamina al 10%, hirviendo a reflujo durante 30-60 minutos (Kukachka, 1977). Algunas sólo se dejaron en la solución de etilendiamina por 24 horas (Carlquist, 1982). Finalmente se incluyeron en polietilen-glicol y se hicieron cortes con un grosor de 15-20 μm en un micrótopo de deslizamiento Leica Mod. Hn40. Para la elaboración de laminillas fijas, el polietilen-glicol se eliminó de los cortes con agua, posteriormente se tiñeron con safranina-azul de anilina y se deshidrataron en alcoholes graduales hasta su montaje en resina sintética (Johansen, 1940).

Para medir la longitud y anchura de los elementos celulares, se maceraron piezas pequeñas de xilema empleando una solución de Jeffrey (Berlyn y Miksche, 1976) a 60° por 24 horas. Los valores medios de las características cuantitativas, tanto de los cortes como de los macerados, fueron calculados realizándose una estadística descriptiva básica, de un total de 50 mediciones por muestra. Para la observación y medición anatómica, se utilizó un microscopio óptico Zeiss.

Estos caracteres se clasificaron de acuerdo a Chattaway (1932), Kribs (1935) y los estándares establecidos por IAWA (1937, 1939). Se usó la terminología propuesta por el Comité de Nomenclatura de la IAWA (1989).

5.4. RESULTADOS

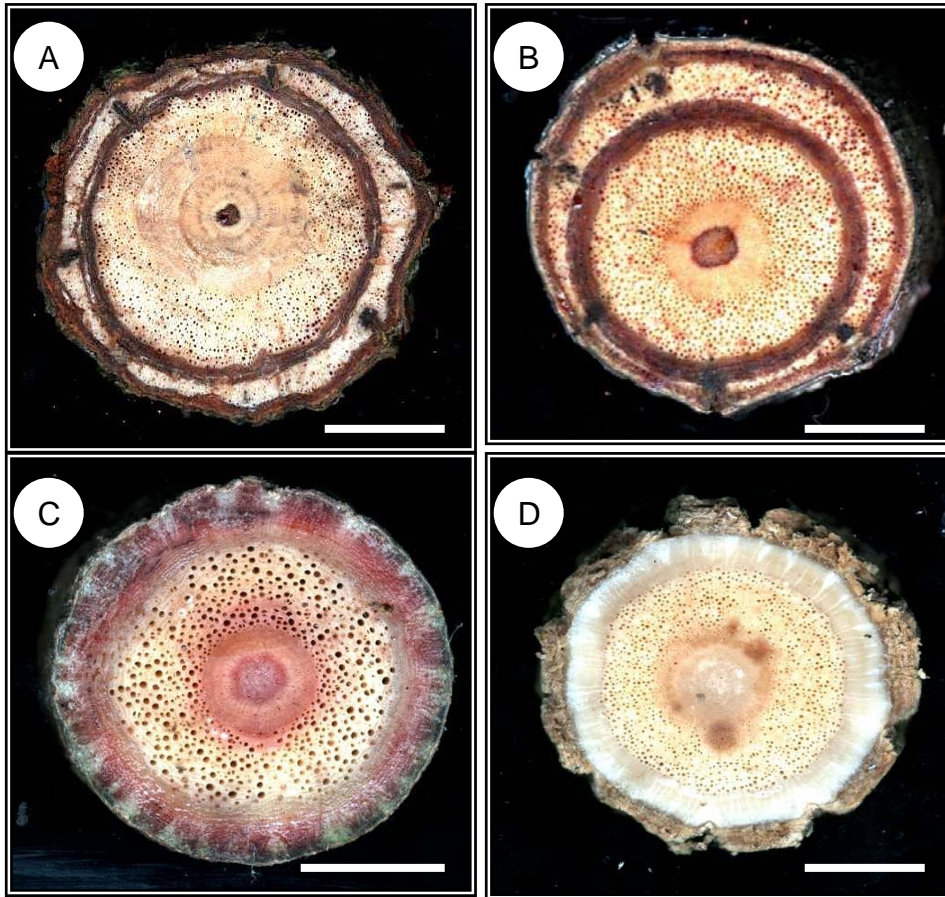


FIG. 5.1 Corte transversal del tallo. A: *Machaerium cobanense* y B: *M. floribundum*, mostrando un anillo de floema incluido, producto de la variante cambial de cambia sucesivos; C: *Gouania lupuloides* y D: *Trichostigma octandrum*, exhibiendo corteza gruesa. Para ilustrar la sección transversal completa de esta figura, se utilizaron tallos jóvenes. Escala: 10 mm.

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES

5.4.1. *Machaerium cobanense* Donn. Sm. (Figs. 5.1A, 5.2)

Nombre Común: uña de gato

Familia: LEGUMINOSAE (Papilionoideae)

Morfología del tallo. Tallo cilíndrico y recto, de 6-10 cm de diámetro. Nudos evidentes, prominentes en tallos gruesos, alternos; en cada uno de ellos hay un par de espinas cónicas, dispuestas abajo y a los lados de la yemas o brotes, o restos de ramas u hojas, ligeramente dirigidas hacia abajo y puntiagudas. Los entrenudos varían de 1-2 cm a 12-15 cm de largo. Los tallos gruesos son lacunosos. Corteza lisa a ligeramente rugosa, ocasionalmente con pequeñas estrías longitudinales y un tenue indumento (pubescencia) en los tallos más jóvenes; de color café oscuro a rojizo. Lenticelas no evidentes.

Corte transversal. Corteza de 1-2 mm de grosor no diferenciada, fibrosa, de color café; madera de color café grisáceo con poros visibles a simple vista; médula circular, de 1 mm de diámetro, café rojiza. Se observa un exudado rojizo y pegajoso en la corteza interna (floema), en los anillos de floema incluido y en la médula (Fig. 5.1A).

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

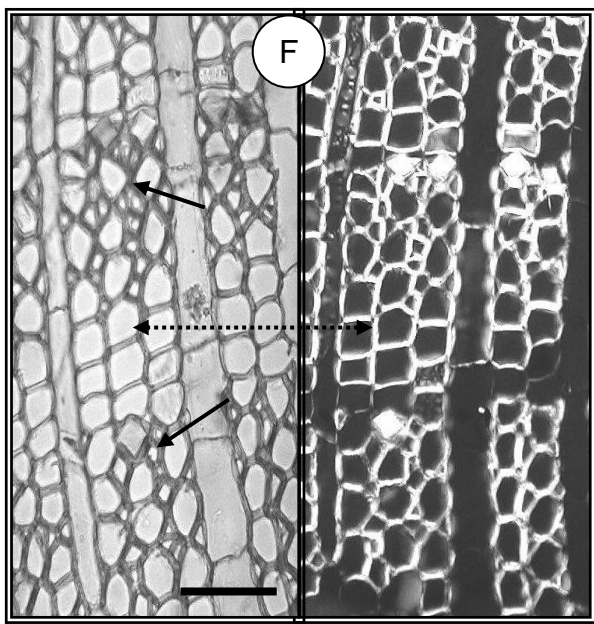
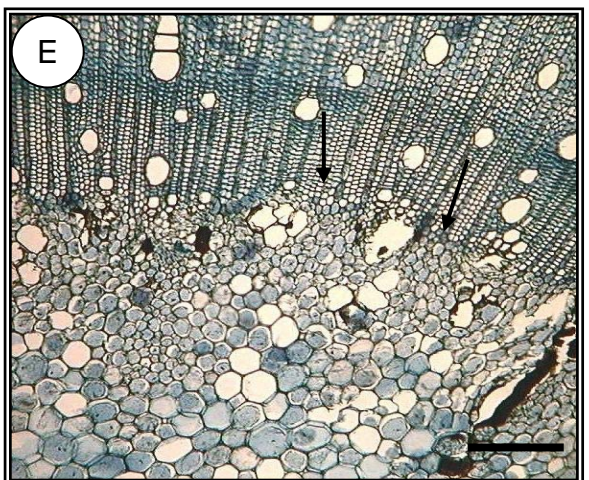
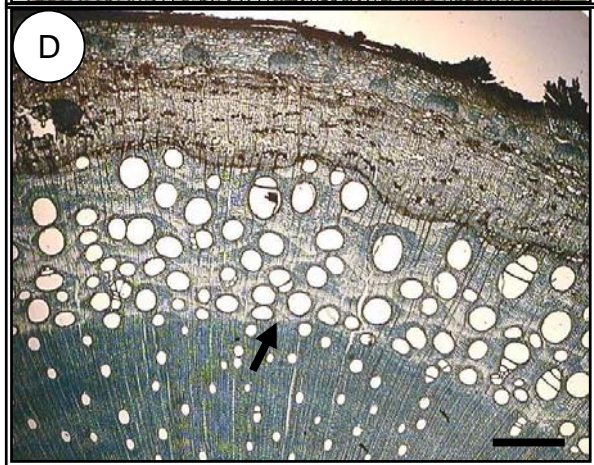
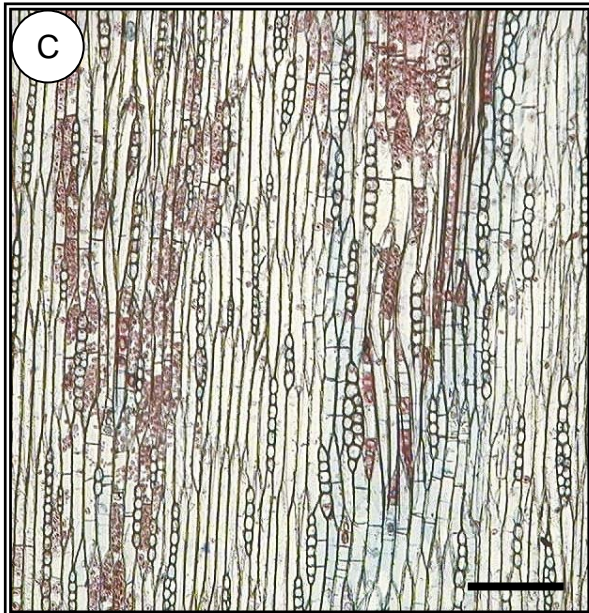
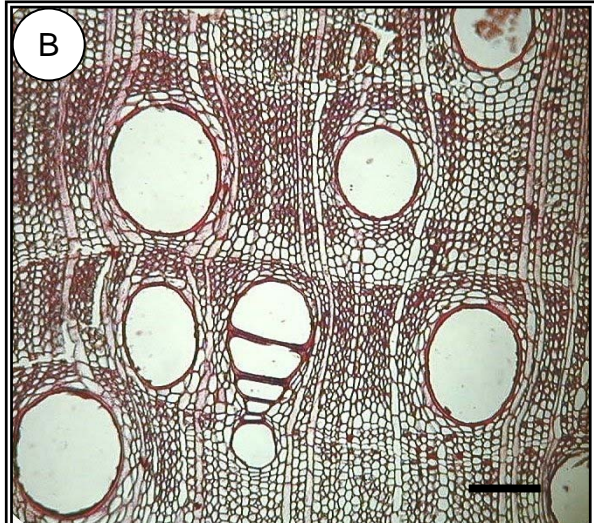
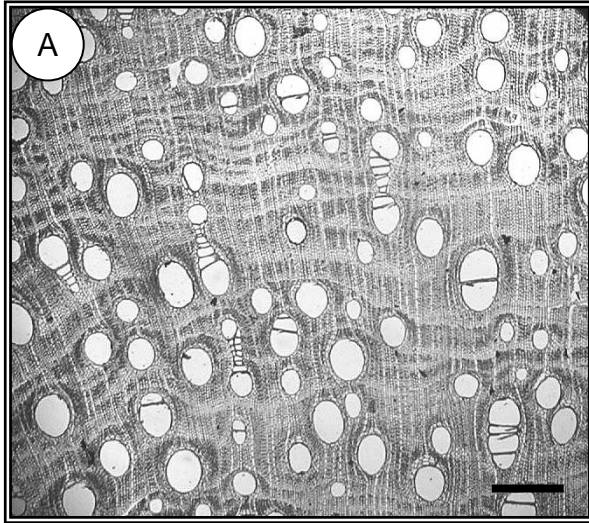
Xilema secundario (Fig. 5.2) (Cuadros 5.1, 5.2)

Características microscópicas. Porosidad difusa, con poros de contorno ovalado, principalmente solitarios y algunos grupos de dos o más, arreglados radialmente; son numerosos, 10-15 poros/mm². Con dos diferentes diámetros de vaso: los anchos de 222 μ m (150-550 μ m) en promedio y un porcentaje de abundancia de 60-70%, los angostos de 115 μ m (40-150 μ m) en promedio y un porcentaje de abundancia de 30-40%. Los elementos de vaso son cortos, con longitud promedio

de 260 μm (248-285 μm), platinas de perforación simples y transversales; punteaduras intervasculares y de vaso a radio pequeñas y alternas con 5-7 μm de diámetro. El parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico y marginal, de mediana abundancia, con series de 4 células por segmento, con gránulos de gomas y cristales poliédricos en cámara. Los radios son numerosos, 11/mm, homocelulares y heterocelulares, ambos uniseriados y algunos biseriados, formados por células procumbentes en el cuerpo y con 1-3 hileras de células cuadradas en los extremos; son radios bajos, con altura promedio de 340 μm . Fibras de tipo libriforme, cortas, con longitud promedio de 271 μm (248-298 μm); paredes muy delgadas, con espesor de 2 μm y 18 μm de diámetro tangencial, con punteaduras simples. Anillos de crecimiento inconspicuos. Estratificación parcial de fibras, parénquima marginal y vasos, con 5 líneas/mm.

Página siguiente

FIG. 5.2. Xilema secundario de *Machaerium cobanense*. A, B: Distribución de vasos y parénquima axial. C: estratificación de parénquima y fibras. D: se muestra la transición de madera juvenil a madera madura. E: inicio del cambio vascular y el interfascicular (flechas). F: las flechas indican la terminación de un estrato inferior de fibras; a la derecha mismo corte polarizado para mostrar lignificación del parénquima axial (flecha punteada). Escalas: A y D: 600 μm ; B y C: 200 μm ; E: 500 μm ; F: 50 μm .



5.4.2. *Machaerium floribundum* Benth. (Figs. 5.1B, 5.3)

Nombre Común: mano de galápagos

Familia: LEGUMINOSAE (Papilionoideae)

Morfología del tallo. Tallo cilíndrico, ligeramente acostillado, las costillas están insinuadas, de 6.5 cm de diámetro. Nudos evidentes, no prominentes, cicatrices foliares grandes, ovaladas transversalmente, algunas hundidas, alternas, sin espinas; entrenudos de 15 cm de largo. Corteza principalmente rugosa por lenticelas, de aspecto escamoso, escamas muy pequeñas e irregulares: de color verde grisáceo. Lenticelas grandes y circulares, de 2 mm, abultadas, abundantes y dispersas, de color café.

Corte transversal: El xilema es café claro con grandes poros visibles hacia la parte exterior; una médula grande irregular, de 3-4 mm de diámetro y de color café rojizo, con exudado rojizo. La corteza es café rojiza de 1 mm de grosor. Con varios anillos de floema incluido, de color café rojizo, con exudado gomoso, rojizo (Fig. 5.1B).

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

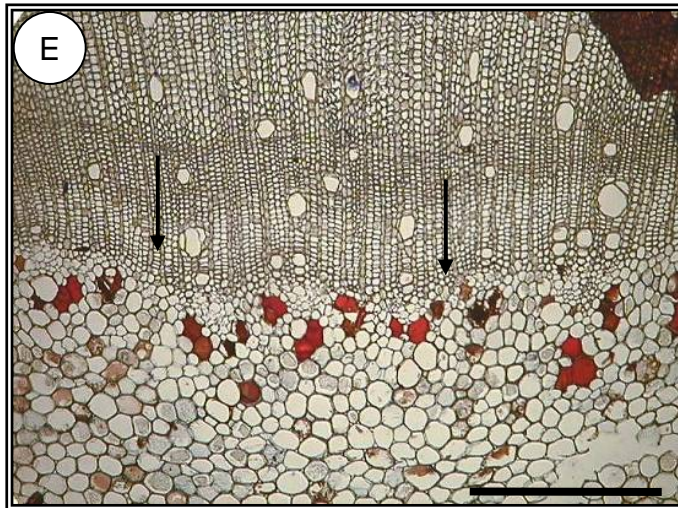
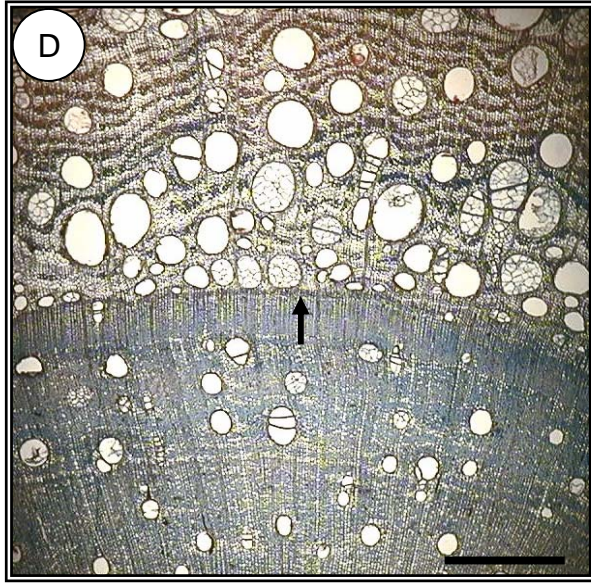
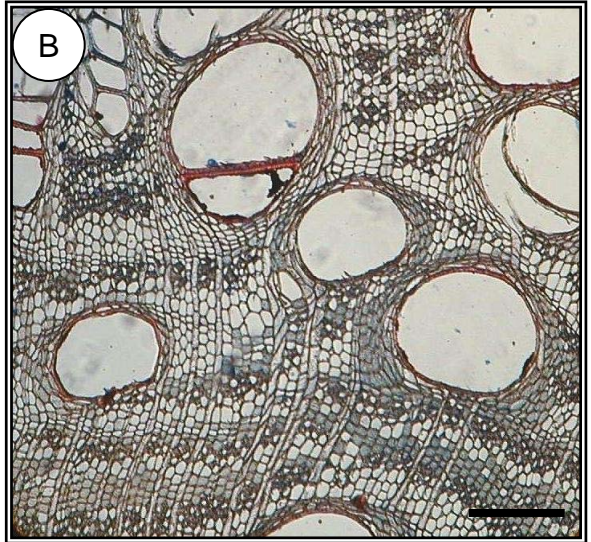
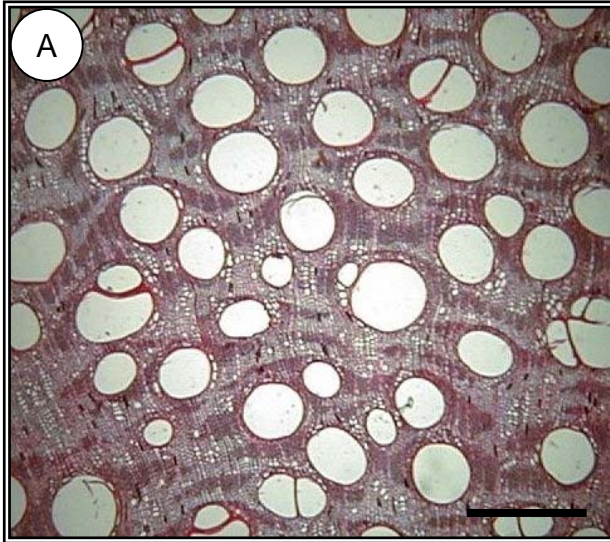
Xilema secundario (Fig. 5.3) (Cuadros 5.1, 5.2)

Características microscópicas. Porosidad difusa, con poros de contorno ovalado, principalmente solitarios y en grupos de 2 y 3; son numerosos, 8-12 poros/mm². Con dos diferentes diámetros de vaso (Fig. 5.6): los anchos de 274 μm (160-500 μm) en promedio y un porcentaje de abundancia de 65-75%, los angostos de 99 μm (40-160 μm) en promedio y un porcentaje de abundancia de 25-35%. Los elementos de vaso son pequeños, con longitud promedio de 250 μm (198-298 μm), platinas de perforación simples con inclinación de 30°; punteaduras intervasculares y de vaso a radio pequeñas y alternas con 4-6 μm de diámetro. El Parénquima axial es paratraqueal en bandas tangenciales de 2 a 4 células de

ancho, de mediana abundancia, con series de 3 a 4 células por segmento, con algunos cristales en cámara. Los radios son numerosos, 11/mm, heterocelulares, biseriados (tipo II y III), formados por células procumbentes en el cuerpo y con 1 a 3 hileras de células erectas en los extremos; son radios bajos, con altura promedio de 224 μm , semiestratificados. Fibras de tipo libriforme, cortas con longitud promedio de 438 μm (347-558 μm); paredes muy delgadas, con espesor de 2 μm y 12 μm de diámetro tangencial, con punteaduras simples. Anillos de crecimiento inconspicuos. Estratificación parcial, de parénquima y radios, con 6 líneas/mm.

Página siguiente

FIG. 5.3. Xilema secundario de *Machaerium floribundum*. A, B: Distribución de vasos y abundante parénquima axial. C: estratificación de parénquima, vasos y radios, vasos con tílides. D: se muestra la transición de madera juvenil a madera madura. E: inicio del cambio vascular y el interfascicular (flechas). Escalas: A: 500 μm ; B: 300 μm ; C: 200 μm ; D y E: 1000 μm .



5.4.3. *Gouania lupuloides* (L.) Urban. (Figs. 5.1C, 5.4)

Nombre Común: bejuco julián, bejuco cerebro

Familia: RHAMNACEAE

Morfología del tallo. Tallo cilíndrico y recto, de aspecto acostillado y anastomosado, con 8.5 cm de diámetro. Los nudos no son evidentes. En tallos delgados los entrenudos son de 7 cm de largo. Corteza fisurada, de color verde o amarillo grisáceo. Las fisuras tienen alrededor de 5 mm de profundidad. Lenticelas no evidentes.

Corte transversal. El corte transversal muestra un xilema café rojizo oscuro, con una banda más clara de su crecimiento más reciente, con poros muy grandes y numerosos, visibles a simple vista; la médula es muy pequeña, del mismo color, café rojizo oscuro, casi indistinguible. La corteza es muy gruesa, de 10 mm de grosor, de color rojo muy oscuro. Por su parte interna, el floema secundario, se observa estratificado (laminado) y de color café más intenso (Fig. 5.1C).

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

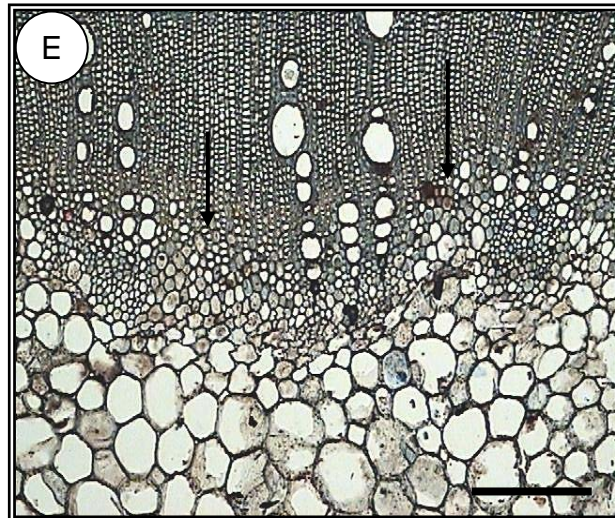
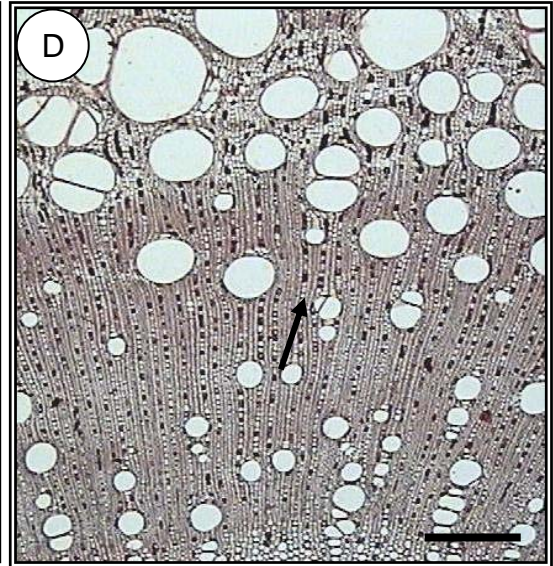
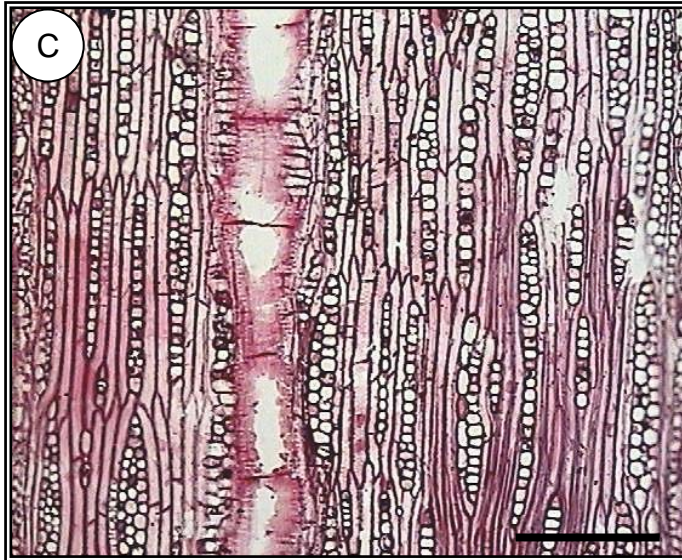
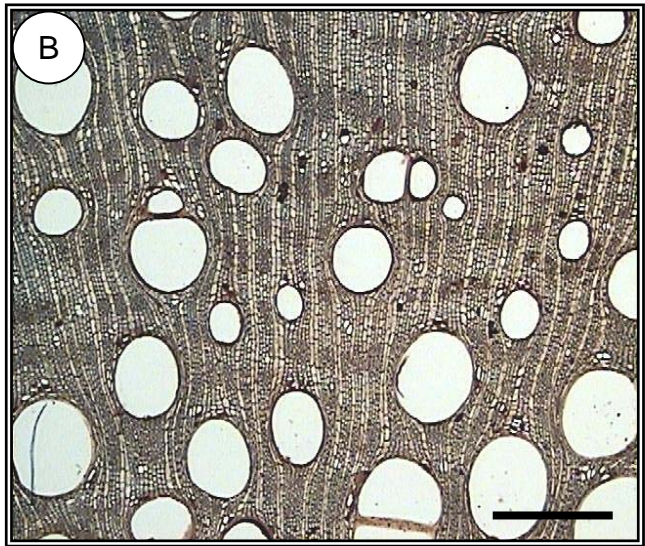
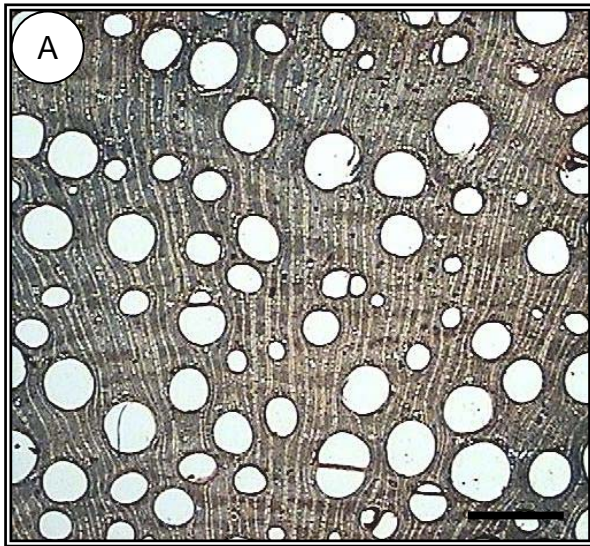
Xilema secundario (Fig. 5.4) (Cuadros 5.1, 5.2)

Características microscópicas. Porosidad difusa, con poros de contorno circular, principalmente solitarios y algunos grupos de 2 y 3; son escasos, 7-9 poros/mm². Con dos diferentes diámetros de vaso: los anchos de 266 μm (180-450 μm) en promedio y un porcentaje de abundancia de 75-80%, los angostos de 123 μm (50-180 μm) en promedio y un porcentaje de abundancia de 20-25%. Los elementos de vaso son pequeños, con longitud promedio de 144 μm (124-161 μm), platinas de perforación simples con inclinación de 15°; punteaduras intervasculares y de vaso a radio pequeñas y alternas con 5-7 μm de diámetro. Con abundantes vasos angostos fusiformes, en agregados, 15/mm². El parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico escaso y en bandas, abundante, con células fusiformes en las bandas

y con series de 2 células por segmento en el vasicéntrico. Los radios son numerosos, 16/mm, homocelulares, uni y biseriados, formados por células procumbentes; son radios bajos, con altura promedio de 314 μm . Fibras de tipo libriformes, cortas, con longitud promedio de 450 μm (380- 495 μm), punteaduras simples, paredes gruesas con espesor de 2 μm y 6 μm de diámetro tangencial. Anillos de crecimiento inconspicuos. Estratificación parcial, de parénquima y radios, con 4 líneas/mm.

Página siguiente

FIG. 5.4. Xilema secundario de *Gouania lupuloides*. A, B: Distribución de vasos y parénquima axial. C: estratificación de parénquima, vasos y radios. D: se muestra la transición de madera juvenil a madera madura. E: inicio del cambio vascular y el interfascicular (flechas). Escalas: A y B: 500 μm ; C, D y E: 200 μm .



5.4.4. *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. (Figs. 5.1D, 5.5)

Familia: PHYTOLACCACEAE

Morfología del tallo. Tallo cilíndrico y recto, con 1.9 cm de diámetro. Los nudos están presentes, son laterales y alternos, evidentes por la presencia de proyecciones cónicas como espinas gruesas y romas que son los restos peciolares o de ramas en el tallo, algunas proyecciones son largas, de hasta 10 mm y otras muy truncas, de 3-4 mm. Los entrenudos varían de 3 a 8 cm de largo. Corteza finamente fisurada, de color verde grisáceo o café verdoso claro. Las fisuras son cortas, hasta de 2-3 cm de longitud y hasta de 1 mm de profundidad, son de color café claro. Lenticelas no evidentes, pero se encuentran dando origen a las fisuras, por lo que en algunas partes se pueden apreciar como alargadas axialmente, de 5 mm y cafés.

Corte transversal. El corte transversal muestra un tallo circular con un xilema amarillo claro (o café-amarillento claro) con numerosos poros visibles a simple vista; una médula grande y circular, de 5 mm de diámetro y de color amarillo verdoso claro. La corteza se diferencia en 2 capas, la externa muy delgada de color café claro y la interna (floema) más gruesa de 2 mm y color verde amarillento muy claro. El grosor total de la corteza es de 2.5 mm. En la corteza interna se observan unas pequeñas bandas radiales más claras y espaciadas que corresponden al floema secundario (Fig. 5.1D).

DESCRIPCIÓN ANATÓMICA

Xilema secundario (Fig. 5.5) (Cuadros 5.1, 5.2)

Características microscópicas. Porosidad difusa, con poros de contorno principalmente ovalado, arreglados en cadenas radiales de 2 a 10 o más, con 1 ó

2 poros grandes en uno o los dos extremos, algunos solitarios; son abundantes, 34-39 poros/mm². Con dos diferentes diámetros de vaso: los anchos de 250 μm (150-450 μm) en promedio y un porcentaje de abundancia de 18-20%, los angostos de 74 μm (35-150 μm) en promedio y un porcentaje de abundancia de 80-82%. Los elementos de vaso son cortos, con longitud promedio de 335 μm (272-408 μm), platinas de perforación simples con inclinación de 15-30°, en vasos delgados hasta de 60-70°; punteaduras intervasculares y de vaso a radio alternas, con 10-15 μm de diámetro. El parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico a escaso y apotraqueal en bandas de 3 a 5 células de ancho, de abundancia mediana, con series de 2 células por segmento, algunas con un contenido cristalino de oxalato de calcio que cubre toda la cavidad celular, de forma alargada o estiloidea, frecuentemente fracturado. Los radios son muy escasos, 3/mm, heterocelulares (tipo III), bi y triseriados, formados por células procumbentes en el cuerpo y una o dos hileras de células erectas en los extremos; son radios muy altos, con altura promedio de 1546 μm. Fibras con abundantes punteaduras, de tipo fibrotraqueidas, cortas, con longitud promedio de 641 μm (519-815 μm), paredes muy delgadas con espesor de 2 μm y 16 μm de diámetro tangencial. Anillos de crecimiento inconspicuos. Sin estratificación.

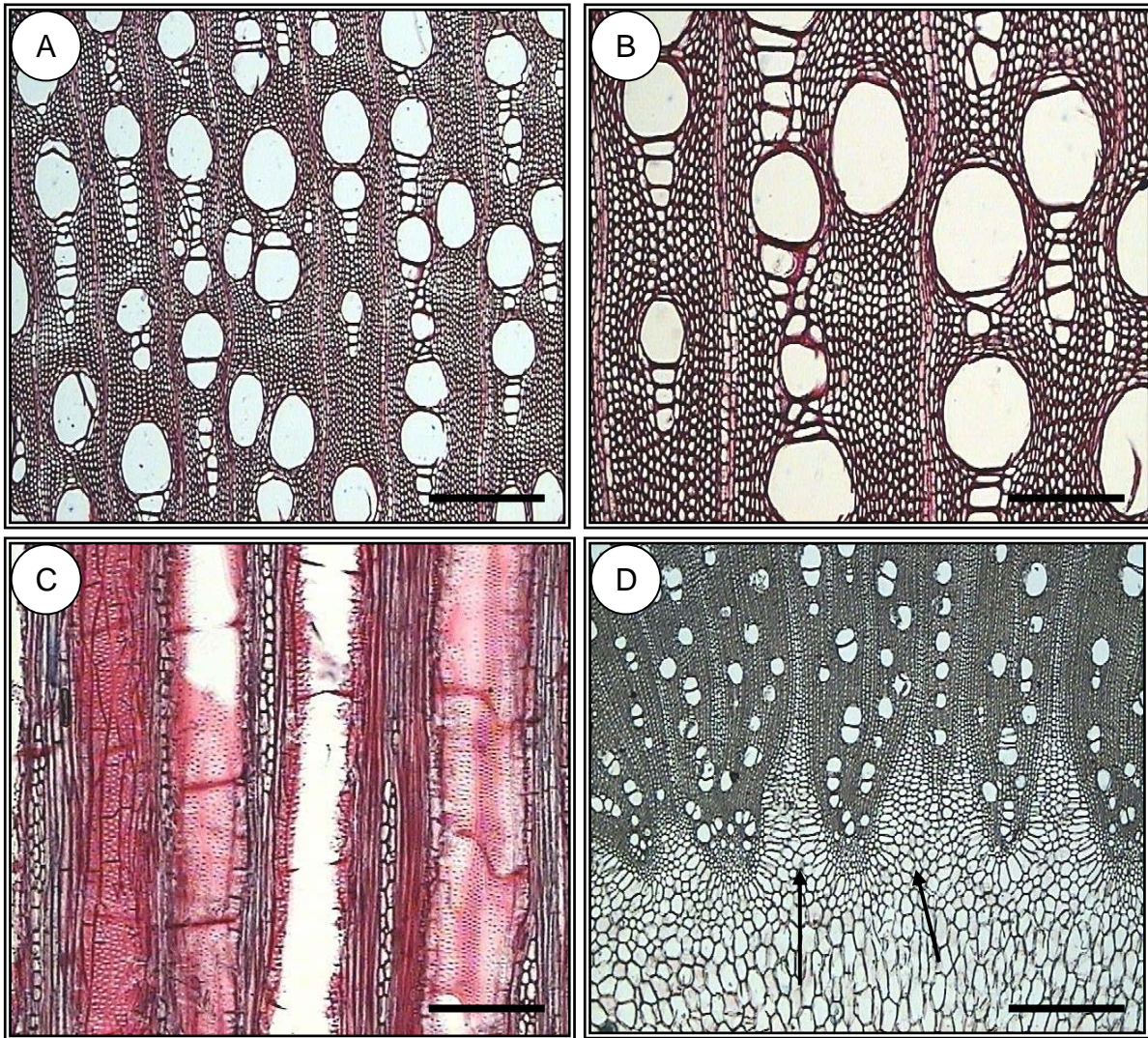


FIG. 5.5. Xilema secundario de *Trichostigma octandrum*. A, B: Distribución de vasos en cadenas radiales y abundantes vasos pequeños. C: no hay estratificación. D: inicio del cambio vascular, en esta especie no se forma el meristemo interfascicular (flechas). Escalas: A y D: 500 μm ; B: 300 μm ; C: 200 μm .

CUADRO 5.1. Características anatómicas del xilema secundario. Valores cuantitativos promedio MC: *Machaerium cobanense*; MF: *Machaerium floribundum*; GL: *Gouania lupuloides*; TO: *Trichostigma octandrum*; homo: homocelular; hetero: heterocelular; Apo: apotraqueal. Las cifras entre paréntesis representan el rango. *diámetro, longitud, altura y grosor de la pared de fibras en μm . El promedio de los vasos corresponde a censos completos.

Características/Especies	MC	MF	GL	TO
VASOS				
Diámetro tangencial	222 (150-550)	274 (160-500)	266 (180-450)	250 (150-450)
Longitud del elemento	260 (248-285)	250 (198-298)	144 (124-161)	335 (272-408)
Abundancia (poros/ mm^2)	10-15	8-12	7-9	34-39
FIBRAS				
Diámetro	18	12	6	16
Longitud	271 (248-298)	438 (347-558)	450 (380-495)	641 (519-815)
Grosor de la Pared	2	2	2	2
PARÉNQUIMA AXIAL				
Tipo	paratraqueal	paratraqueal	paratraqueal	para/apotraqueal
Distribución	vasicéntrico y marginal	en bandas tangenciales	vasicéntrico y en bandas	vasicéntrico y en bandas
Células/segmento	4	3-4	1 y 2	2
PARÉNQUIMA RADIAL				
Tipo	homo y hetero	hetero	homo	hetero
Serie	1 y 2	2	1 y 2	2 y 3
Altura	340	224	314	1546
Abundancia (radios/mm)	11	11	16	3
OTROS				
Estratificación	5 líneas/mm fibras, vasos y parénquima	6 líneas/mm radios y parénquima	3-4 líneas/mm radios y parénquima	no se presenta

CUADRO 5.2. Observaciones cuantitativas de vasos. Se resaltan las diferencias de dos grupos de vasos en cuanto a la media del diámetro y la media de su abundancia. MC: *Machaerium cobanense*; MF: *Machaerium floribundum*; GL: *Gouania lupuloides*; TO: *Trichostigma octandrum*; VA: vasos anchos; Va: vasos angostos; R: rango. Los valores \pm representan la desviación estándar.

Características		Especies de lianas			
		MC	MF	GL	TO
Diámetro (µm)	Total				
	V A	222 \pm 36.3 R=150-550	274 \pm 53.1 R= 160-500	266 \pm 50.8 R= 180-450	250 \pm 54.3 R= 150-450
	V a	115 \pm 25.8 R= 40-150	99 \pm 31.7 R= 40-160	123 \pm 28.3 R= 50-180	74 \pm 23.3 R= 35-150
Abundancia Poros/mm ²	Total	10-15	8-12	7-9	34-39
	V A	7-10	5-6	5-7	6-8
	V a	3-6	3-6	1-2	28-31
Porcentajes (%)	V A	60-70	65-75	75-80	18-20
	V a	30-40	25-35	20-25	80-82

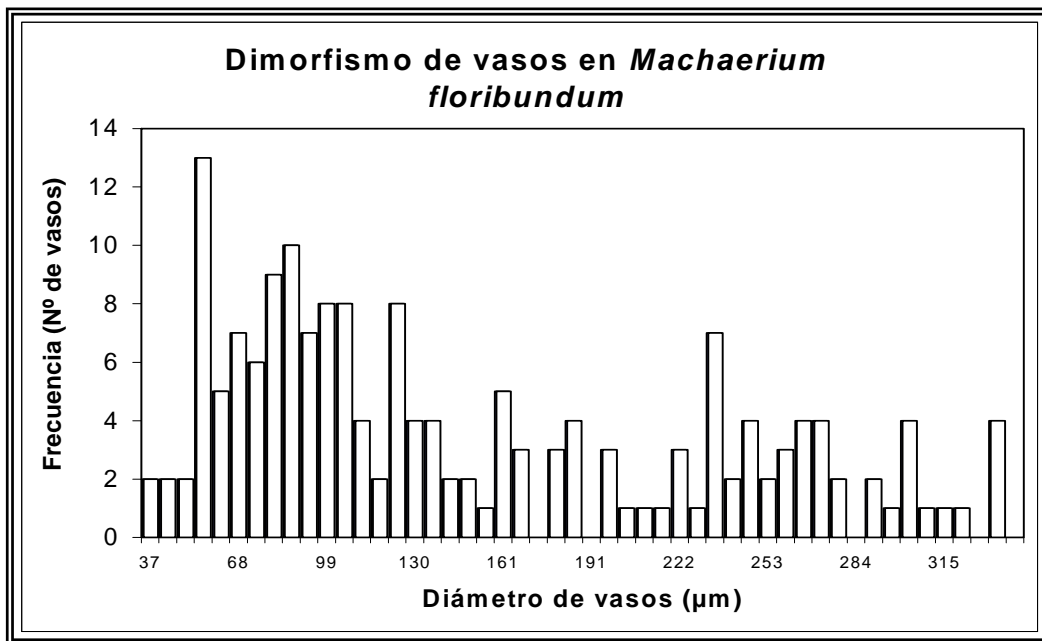


FIG. 5.6. Distribución de frecuencias del diámetro de vasos en *Machaerium floribundum*. Una muestra como ejemplo de dimorfismo de vasos. La distribución es bimodal y el punto que separa los dos grupos siempre estuvo situado en los 150 µm de diámetro, en varias muestras analizadas.

5.5. DISCUSIÓN

Muchos de los fenómenos relacionados con los procesos del crecimiento de las lianas, pueden ser explicados con la anatomía de su xilema secundario como lo sugieren Bamber y ter Welle (1994). Por esta razón, los escasos estudios reportados sobre anatomía de lianas, en su mayoría se han dirigido a establecer patrones de variación anatómica, principalmente comparados con la madera de árboles.

Variantes cambiales

Entre las especies examinadas en este estudio se encontraron dos tipos de patrones de crecimiento: a) el *típico* o de un solo cilindro vascular que produce de manera continua xilema secundario hacia dentro y floema secundario hacia fuera, y b) un patrón de crecimiento irregular producto de una variante cambial que parece ser muy común en lianas: el de *cambia sucesivos* (Carlquist, 2007) (Fig. 5.1A y B). En este último, la variante cambial consiste de capas sucesivas de xilema y floema secundarios, separadas por bandas tangenciales de tejido conjuntivo como fue reportado por Solereder (1908). Esta variante cambial se ha observado en *Machaerium cobanense* y *M. floribundum*, que muestran un desarrollo del xilema secundario muy similar en estructura. Este desarrollo se presenta en tres fases: la primera se inicia con una etapa juvenil, cuando el tallo tiene un radio de 5-6 mm de longitud y se caracteriza por elementos de vaso de diámetro angosto y de escasa abundancia al igual que de parénquima axial; en la segunda fase aparece un xilema secundario más desarrollado con las características propias de una liana, con elementos de vaso de diámetro más grande y abundantes, distribuidos irregularmente (Figs. 5.2D y 5.3D). En esta fase también es notable el parénquima paratraqueal, abundante en bandas tangenciales y con varias células de amplitud, siendo más abundante en *M. floribundum*. La tercera fase se inicia por la formación de un nuevo cámbium que aparece entre las primeras capas (más externas) del floema secundario ya

establecido. Este nuevo cámbium se desarrolla a una distancia radial aproximada de 12 mm a partir de la médula.

Especies con cambia sucesivos

La estructura anómala en *M. cobanense* y *M. floribundum* se origina a partir de la desdiferenciación de algunas células parenquimáticas presentes en las primeras capas formadas del floema secundario, cuando el conjunto ha desarrollado más o menos 7 bandas o períodos de crecimiento. El nuevo cámbium comienza de manera aislada, como pequeños nódulos con 1 ó 2 vasos y posteriormente se van desarrollando lateralmente hasta formar un cilindro completo (Nair y Mohan Ram, 1990).

En *M. cobanense*, los elementos de vaso son significativamente más angostos (222 μm de diámetro) que en *M. floribundum* (274 μm) y tiene menos parénquima axial; sin embargo, la longitud de las fibras es mayor en *M. floribundum* (438 μm) y éstas le confieren mayor rigidez al tallo con respecto a *M. cobanense* (271 μm). Por otra parte, la altura de los radios en *M. cobanense* es mayor (340 μm) que en *M. floribundum* (224 μm) proporcionando una mayor cantidad de parénquima radial y aportando a su vez una mayor cantidad de tejido suave. Baretta-Kuipers (1981) indica que el género *Machaerium* junto con *Dalbergia* y *Pterocarpus* tienen una estructura muy fina a comparación de otros géneros de la tribu Dalbergiae, con vasos pequeños, parénquima finamente bandeado, radios bajos uni y biseriados y sobre todo, todos los elementos celulares estrictamente estratificados. Sin embargo, la referencia de *Machaerium* la hace con una sólo especie, *M. scleroxylon*, que es un árbol. Las dos especies estudiadas aquí presentan una estructura no muy fina, los vasos son grandes y abundantes y los radios heterocelulares, con una estratificación no tan definida como *M. scleroxylon*. Lo que si se puede apreciar del análisis de la estructura anatómica, y de acuerdo a Baretta-Kuipers (1981), es que *M. cobanense* es menos especializado que *M. floribundum* por sus vasos más pequeños, sus radios más altos, y no estratificados y, por tener mayor número de células en el parénquima axial. Por otra parte, *M.*

floribundum es menos especializado por los radios biseriados y el tipo, exclusivamente heterocelulares.

Es necesario mencionar que en estas especies se ha observado un engrosamiento o lignificación de la pared en las células del parénquima axial bandeado (Fig. 5.2F), permitiendo una mayor resistencia al tallo.

Especies con crecimiento típico

Al igual que en las dos especies de *Machaerium*, también hay un período juvenil notable en *Gouania lupuloides*, con vasos más pequeños y menos abundantes que los del período de madurez. Pero en general el patrón de crecimiento es típico, al igual que en *Trichostigma octandrum*. El xilema secundario de *G. lupuloides* presenta una estructura anatómica común, similar a la encontrada en árboles, pero en *T. octandrum* es algo diferente, puesto que los vasos son en su mayoría pequeños y agregados radialmente; además de que durante la formación del cilindro vascular secundario, no se desarrolla un cámbium interfascicular (Fig. 5.5D).

Dimorfismo de vasos

En todos los casos se observó que los elementos de vaso se agrupaban en dos tamaños distintos de diámetro (Ewers y Fisher, 1989; Fisher y Ewers, 1989). A esta situación Carlquist (1981) le llamó dimorfismo de vasos. Las lianas en particular tienden a tener elementos de vaso angostos mezclados con los anchos y fácilmente se llegan a confundir con las traqueidas o fibras en vista transversal (Carlquist, 1981, 1985). Según Ewers y Fisher (1989), la contribución de los vasos angostos a la conductividad axial es minúscula pero al contabilizarse con los anchos, el diámetro promedio de estos elementos de vaso angostos es bajo, alterando los análisis hidráulicos de los mismos.

En el análisis estadístico de la agrupación de vasos se encontró que las cuatro especies de lianas presentan el 60 a 80% de elementos de vaso anchos mayores de 150 μm de diámetro, y el 20 a 40% de elementos de vaso angostos con diámetros menores de 150 μm , excepto en *T. octandrum* cuyas agrupaciones de

elementos de vaso están invertidas en proporción, con el 20% de los vasos anchos y el 80% de los vasos angostos (Cuadro 5.2).

Estos resultados no van en la misma línea que los obtenidos por Carlquist (1981, 1985) en *Nepenthaceae* y *Adenocalymma paulistarum*, quien establece que los elementos de vaso angostos pueden confundirse con las traqueidas o fibras en vista transversal, indicando con esto que son muy delgados, tanto como el diámetro de las fibras. En este trabajo en particular no existe tal confusión puesto que el dimorfismo de vasos que se registra aquí no contempla elementos de vaso tan delgados como las fibras porque no los hay, pero si lo suficientemente delgados como para conformar una curva de distribución bimodal, diferente a la que se esperaría en cualquier población de células (Fig. 5.6). Aunque se hayan obtenido diferentes rangos de distribución en el diámetro de vasos, se confirman las observaciones de Carlquist (1981, 1985) con *Nepenthaceae* y *Adenocalymma paulistarum*, y las de Ewers y Fisher (1989b) con seis especies de lianas tropicales, las cuales tienden a tener elementos de vaso angostos mezclados con los anchos.

Ecofisiología de las lianas

Se ha encontrado evidencia de que el diámetro y la longitud de los vasos son determinantes en la eficiencia de conducción del xilema y pueden ser un factor importante que limita el crecimiento vegetal, el desarrollo y la distribución de las plantas en la naturaleza (Zimmermann, 1983; Ewers *et al.* 1989, 1990). La predominancia de los vasos anchos en las lianas compensa lo delgado de los tallos en cuanto a la eficiencia conductiva por área transversal (Gartner, 1991; Ewers y Fisher, 1991; Ewers *et al.* 1997), ya que al no haber suficiente tejido conductor, es necesario aportar el suministro adecuado de agua a la gran cantidad de follaje.

Muchos trabajos han comparado la anatomía de las lianas con respecto a la de los árboles, enfocándose principalmente al tamaño de los vasos (ter Welle, 1985; Bamber y ter Welle, 1994; Jacques y de Franceschi, 2007). Como ha indicado

Carlquist (1985), el tamaño de los vasos es una de las características distintivas en la histología del xilema de las lianas. En este sentido, Gartner *et al.* (1990) trabajando en la selva baja de Chamela (Jalisco, Méx.), encontraron que las lianas presentan un mayor diámetro de vasos que los árboles creciendo en la misma ladera (190 μm contra 96 μm , respectivamente). En un estudio anatómico de los árboles de Los Tuxtlas (Veracruz, Méx.), Barajas-Morales (1985) reportó que el diámetro promedio de los vasos de 45 especies es de 159 μm , con 7 poros/ mm^2 , mientras que en las lianas del presente trabajo se encontró un diámetro de vasos mayor (222 a 274 μm) pero con una abundancia similar.

En otros trabajos de lianas como el de Castelán-Sánchez (1992), se reportó para *Salacia megistophylla* un diámetro de vasos de 135 a 163 μm y una abundancia de 11 poros/ mm^2 . Villa-Fernández *et al.* (1998) encontraron en *Hippocratea excelsa*, 131 μm de diámetro de vasos y una abundancia de 35 poros/ mm^2 , pero esta especie procede de selva baja caducifolia, al igual que *Serjania schiedeana* y *S. triquetra*, en las que se encontraron vasos de 160 y 159 μm y 34 y 50 poros/ mm^2 , respectivamente (Carmona-Jiménez, 1992). También han sido reportadas *Tournefortia hirsutissima* (Carmona-Jiménez, 1992) con diámetro de vasos de 200 μm en promedio y 19 poros/ mm^2 en promedio y *Cissus sicyoides* (Ortiz-Bonilla, 1998) con 217 μm de diámetro en promedio y 3 a 4 poros/ mm^2 en promedio, procedentes de la selva alta perennifolia. En *C. sicyoides* además, se indicó la presencia de vasos angostos con un diámetro promedio de 104 μm y 2 a 3 poros/ mm^2 . En este último caso, se considera un dimorfismo de vasos, con un 55 a 60% de vasos anchos y un 40 a 45% de vasos angostos.

En las vitáceas de Los Tuxtlas, Ver. (León-Gómez, 1997), *Cissus sicyoides*, *C. microcarpa*, *C. gossypifolia* y *Vitis tiliifolia* presentaron un diámetro de vasos de 220 a 380 μm ; los porcentajes fueron de 60 a 80% para vasos grandes y 20 a 40% para los pequeños en las especies de *Cissus*, contra el 40% de grandes y 60% de pequeños en *Vitis tiliifolia*, siendo esta última la de mayor abundancia de vasos (14 poros/ mm^2), mientras que en las tres especies de *Cissus* fueron pocos (4-6 poros/ mm^2).

En este estudio, para las cuatro especies de tres familias distintas, las dimensiones de los vasos concuerdan con aquellas obtenidas para las vitáceas, que junto con las especies analizadas esta vez pertenecen a la misma zona de Los Tuxtlas. El dimorfismo de vasos en ambos casos es prácticamente el mismo. Las especies que se estudiaron, de la familia Leguminosae, presentan un porcentaje equilibrado entre los dos grupos de tamaño de vasos, siendo ligeramente mayor el de los vasos anchos; mientras que *G. lupuloides* de las Rhamnaceae tiene un mayor porcentaje de los vasos anchos en comparación con las otras tres especies. En *T. octandrum*, de las Phytolaccaceae, la mayor cantidad en porcentaje está representada por vasos pequeños. Por lo menos tres de las cuatro especies estudiadas confirman la premisa acerca de un mayor diámetro de vasos en las lianas con respecto al correspondiente de los árboles.

5.6. LITERATURA CITADA

- Angeles, G. and C. León-Gómez, 1997. Bark anatomy of four tropical Vitaceae from Veracruz, Mexico. *IAWA Journal* 18(3): 213-226.
- Araque, O.Z., N. Espinoza de Pernia y W.J. León H. 2000. Estudio anatómico del leño de seis especies de lianas. *Rev. Forest. Venez.* 44(2): 39-48.
- Araque, O.Z., W.J. Leon H. y C. Hernández P. 2005. Anatomía xilemática de lianas de la familia Bignoniaceae en la Reserva Forestal de Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 30(1): 104-125.
- Bamber, R.K. and B.J.H. ter Welle. 1994. Adaptative trends in the wood anatomy of lianas. In Iqbal, M. (Ed.) *Growth patterns in vascular plants*. Dioscorides Press. Portland, Oregon, U.S.A. Cap. 10: 272-287.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bull.* n.s. 6: 355-364.
- Baretta-Kuipers, T. 1981. Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to Taxonomy. *Advances in Legume Systematics*, Part 2. Eds. R.M. Polhill & P.H. Raven. p. 677-705.
- Berlyn, G.P. & J.P. Miksche. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa
- Caballé, G. 1993. Liana structure, function and selection: a comparative study of xylem cylinders of tropical rainforest species in Africa and America. *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 41-60. (with 68 figures).
- Carlquist, S. 1981. Wood anatomy of Nepenthaceae. *Bull. Torrey Bot. Club.* 108: 324-330.
- Carlquist, S. 1982. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. *Stain Technology* 57(5): 311--317.
- Carlquist, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma. *Aliso* 11: 139-157.
- Carlquist, S. 2007. Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Bot. J. Linn. Soc.* 153: 141-155.

- Carmona-Jiménez, M.L. 1992. *Estudio anatómico, morfológico y etnobotánico de algunas maderas de importancia medicinal en México*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 182 pp.
- Castelán-Sánchez, L. A. 1992. *Anatomía de la madera y corteza de Salacia megistophylla de la región de Los Tuxtlas Veracruz*. Tesis de Licenciatura en Biología. E.N.E.P. Iztacala, UNAM, México, D.F. pp. 74
- Ewers, F.W. and Fisher, J.B. 1989a. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *Amer. J. Bot.* 76:645-656.
- Ewers, F.W. and Fisher, J.B. 1989b. Variation in vessel length and diameter in stem of some tropical and subtropical lianas. *Amer. J. Bot.* 76: 1452-1459.
- Ewers, F.W., J.B. Fisher, and S.T. Chiu. 1989. Water transport in the liana *Bauhinia fassoglensis* (Fabaceae). *Plant Physiology* 91: 1625-1631.
- Ewers, F.W., J.B. Fisher and S-T Chiu. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84: 544-552.
- Ewers, F.W. and Fisher, J.B. 1991. Why vines have narrow stems: Histological trends in *Bauhinia* (Fabaceae). *Oecologia* 88: 233-237.
- Ewers F.W., M.R. Carlton, J.B. Fisher, K.J. Kolb and M. Tyree. 1997. Vessel diameters in roots versus stems of tropical lianas and other growth forms. *IAWA J.* 18(3): 261-279.
- Fisher, J.B. and F.W. Ewers. 1989. Wound healing in stems of lianas after twisting and girdling injuries. *Bot. Gaz.* 150(3): 251--265.
- Gartner, B.L., Bullock, S.H., Mooney, H.A., Brown, V.B. and Whitbeck, J.L. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *Amer. J. Bot.* 77: 742-749.
- Gartner, B.L. 1991. Stem hydraulic properties of vines vs shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversifolium*. *Oecologia* 87: 180-189.
- IAWA, Committe. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10(3): 219-332.
- Jacques, F.M.B. and D. De Franceschi. 2007. Menispermaceae wood anatomy and cambial variants. *IAWA J.* 28(2): 139-172.

- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York.
- Kukachka, B.F. 1977. *Sectioning refractory woods for anatomical studies*.
U.S.D.A. Forest Serv. Research Note FPL-0236: 1-9 (also *Microscopica Acta* 80: 301-307, 1978).
- León-Gómez, C. 1997. *Arquitectura hidráulica de Vitaceas (Lianas) de "Los Tuxtlas" Ver.* Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. 137 pp.
- Nair, M.N.B. & H.Y. Mohan Ram. 1990. Structure of wood and cambial variant in the stem of *Dalbergia paniculata* Roxb. *IAWA Bull.* n.s. 11: 379-391.
- Ortis-Bonilla, C.M. 1998. *Patrón de comportamiento del diámetro de vasos en Cissus sicyoides L., a diferentes edades*. Tesis de Licenciatura en Biología. Esc. Nal. Est. Sup. Iztacala, UNAM. México, D.F. 67 pp.
- Sass, J.E. 1958. *Botanical microtechnique*. 3d. Ed. Iowa State Coll. Press, Ames.
- Solereder, H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons. Trans: L. A. Boodle, F. E. Fritsch. 2 Vols. Oxford: Clarendon Press.
- Villa-Fernández, M.G., J. Barajas-Morales y G. Angeles. 1998. Estudio anatómico de *Hippocratea excelsa* HBK. (Hippocrateaceae). *Acta Botánica Mexicana* 43: 7-21.
- Zevallos Pollito, P.A. & M. Tomazello. 2006. Anatomia do lenho de *Uncaria guianensis* e *U. tomentosa* (Rubiaceae) do Estado do Acre, Brasil. *Acta Amazônica* 36(2): 169-176.
- Zimmermann, M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Berlag, Berlin. 143 pp.

6. ESTACIONALIDAD EN LA ACTIVIDAD CAMBIAL DE CUATRO LIANAS DE UNA SELVA TROPICAL HÚMEDA DE LAS PARTES BAJAS DE MEXICO

6.1. RESUMEN

Se estudió el ritmo de actividad cambial vascular en cuatro especies de lianas en una selva tropical húmeda de las partes bajas de México. Se colectaron mensualmente 2 tallos por cada una de las especies seleccionadas: *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth., *Gouania lupuloides* (L.) Urban y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. y se obtuvieron cortes anatómicos para observar la zona cambial. La actividad cambial fue determinada por el número de capas cambiales presentes. En las cuatro especies, el cámbium vascular está activo a través del año. En tres de ellas, excepto *T. octandrum*, la actividad cambial varió entre el período lluvioso de abril a octubre y el período seco de noviembre a marzo, mostrando que la actividad es significativamente más alta durante el período lluvioso. Se concluye que hay una marcada estacionalidad en la actividad cambial en tres especies, respondiendo claramente a la estación lluviosa. Por lo tanto, las observaciones y análisis registrados en este trabajo sugieren que las lianas en regiones tropicales con precipitación variable y temperatura más o menos constante, muestran actividad cambial a través del año, con un significativo incremento durante el período lluvioso.

6.2. INTRODUCCIÓN

Muchos estudios de actividad cambial se han realizado en árboles y muy pocos con lianas. Algunos de los primeros informes que registran la actividad cambial en lianas, incluyendo cambios estacionales en el cámbium vascular proceden de especies templadas como *Vitis vinifera*, *V. riparia*, *Parthenocissus inserta* y *Celastrus scandens*, así como la especie tropical *Bougainvillea glabra* (Esau, 1948;

Davis y Evert, 1970; Pulawska, 1973). En otros trabajos se han investigado cambios estacionales del crecimiento en lianas refiriéndose principalmente a su fenología (Croat, 1975; Putz y Windsor, 1987; Hegarty, 1988; Opler *et al.*, 1991). Sin embargo, se ha enfatizado la necesidad de continuar con la investigación sobre lianas especialmente en la correlación de los factores ambientales con la estructura del tallo.

En regiones tropicales y subtropicales, la correlación de la actividad cambial con las estaciones del año no es muy conocida para muchas especies y no es clara la separación de períodos pronunciados de actividad y descanso. En algunos árboles tropicales el cámbium puede permanecer activo durante el año completo, con períodos de mayor actividad correlacionados con un rápido crecimiento del brote.

En general, poco se sabe acerca de los patrones de actividad en árboles tropicales, incluyendo tanto el inicio como el cese del crecimiento, por los escasos estudios en regiones tropicales. En cuanto a las lianas es aún menor este tipo de conocimiento.

En muchos árboles, la presencia de anillos de crecimiento es una indicación de que existe cierta periodicidad en el crecimiento diametral del tallo, y aunque en árboles tropicales es poco comprendido este proceso, también es común observar anillos de crecimiento. En las lianas no es frecuente encontrar anillos de crecimiento haciendo difícil determinar su edad. Por tal motivo, en la presente investigación se pretende conocer parte de los procesos del crecimiento en lianas, documentando el patrón de actividad cambial en cuatro especies de lianas de la selva tropical de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Esta región muestra una precipitación pluvial variable que llega a determinar una cierta estacionalidad, mientras que la temperatura es más constante. El objetivo principal del trabajo es probar la hipótesis de que las lianas crecen continuamente a través del año pero con alguna respuesta a las variaciones de la precipitación, ya que la temperatura es más constante.

6.3. MATERIALES Y MÉTODOS

6.3.1. Área de estudio

La estación de campo de Biología Tropical Los Tuxtlas se encuentra en las costas del Golfo de México, en la parte sureste del estado de Veracruz, con elevaciones de 150 a 530 msnm, entre los 18° 34' y 18° 36' de latitud Norte y entre los 95° 04' y 95° 09' de longitud Oeste (Lot-Helgueras, 1976). El clima es cálido-húmedo [Af(m)w''(i)_g] siguiendo la clasificación de Köeppen modificada por García, 1981], con lluvias en verano, de junio a noviembre y una precipitación anual de 4725 mm. La temperatura máxima es de 32.3 °C y la mínima es de 16.4 °C, con un promedio de 24.3 °C (Fig. 4.2).

6.3.2. Material vegetal

Las lianas seleccionadas para este estudio son características de la vegetación primaria de la región y alcanzan un diámetro basal del tallo hasta de 20 cm. Las especies investigadas son *Machaerium cobanense* Donn. Sm. y *M. floribundum* Benth. (Leguminosae), *Gouania lupuloides* (L.) Urban (Rhamnaceae) y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. (Phytolaccaceae).

6.3.3. Trabajo de campo

El estudio se llevó a cabo de enero, 1999, hasta diciembre, 2000. Por cada especie, se colectaron mensualmente dos individuos con un diámetro del tallo de 1-5 cm, haciendo un total de 24-71 tallos por especie (Cuadros 7.1-7.4). Se tomó una sección de tallo de 2 cm de largo de cada individuo y se preservó en FAA (Sass, 1958). Cuando las muestras tuvieron menos de 2.5 cm de diámetro, las transecciones fueron hechas del tallo completo. Cuando las muestras excedieron los 2.5 cm en diámetro, fueron sub-muestreadas en 6 a 8 transecciones conteniendo cámbium vascular y tejidos adyacentes.

6.3.4. Trabajo de laboratorio

El xilema de estas especies es duro, especialmente en tallos de más de 1 cm en diámetro, por lo que las muestras fueron ablandadas en una solución al 10% de etilen-diamina, hirviendo (a reflujo) por 30-60 min (*cf.* Carlquist, 1982, Kukachka, 1977) y embebidas en polietilen-glicol. Fueron cortadas en secciones de 15-20 μm con un microtomo de deslizamiento. Las secciones fueron teñidas con safranina-azul de anilina (Johansen, 1940).

6.3.5. Determinación de la actividad cambial

La actividad cambial se determinó por el conteo del número de capas o filas radiales de células en la zona cambial. Se asume que un mayor número de capas de células indican una mayor actividad cambial (Paliwal y Prasad, 1970 p. 337; Siddiqi, 1991 p. 179; Larson, 1994 p. 597; Priya y Bhat, 1999 p. 183). Los términos “cámbium” y “zona cambial” son usados en este estudio para designar la zona meristemática completa incluyendo las iniciales cambiales fusiformes y parte del floema y xilema, cuyas células están creciendo pero aún son capaces de dividirse, como lo describe Wilson *et al.* (1966).

Para cada uno de los individuos muestreados mensualmente, se hicieron de 4 a 8 conteos (en su mayoría fueron 6) de capas cambiales. Para las transecciones de tallos completos, los conteos se hicieron en cuatro puntos equidistantes, y para los tallos subseccionados, se hizo un conteo para cada sub-muestra. A partir de las observaciones se aplicó una prueba de t (de Student) para evaluar las diferencias en la actividad cambial entre los períodos de lluvia y sequía, para cada una de las especies.

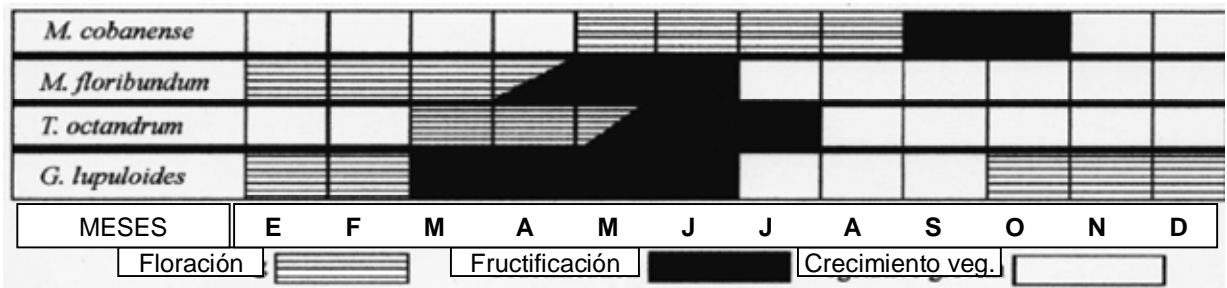


Fig. 6.1. Fenograma de especies de lianas de Los Tuxtlas, Ver. La floración normalmente ocurre al final del período seco y la fructificación al inicio del período lluvioso. *Machaerium cobanense* se encuentra en desfase.

6.4. RESULTADOS

6.4.1. Fenología y estructura del cámbium

Las especies son perennifolias pero durante el período de sequía la cantidad de hojas es menor. *Machaerium floribundum*, *G. lupuloides* y *T. octandrum* florecen principalmente en la estación seca, de enero a abril, mientras que *M. cobanense* florece en los meses lluviosos de mayo a agosto. Todas las especies (excepto *M. cobanense*) normalmente fructifican al comienzo de la estación lluviosa, de marzo a julio (Fig. 6.1).

El desarrollo del xilema secundario en las cuatro especies incluye dos tipos de cámbium. *Gouania lupuloides* y *T. octandrum* presentan un cámbium "típico" en el cual el xilema secundario es producido como un cilindro continuo, mientras que en *Machaerium floribundum* y *M. cobanense* se observan varias zonas cambiales, en los cuales el xilema se alterna con anillos concéntricos de floema, correspondiendo al tipo *Securidaca* de Carlquist (1988). En transección, las iniciales fusiformes y de radio se pueden distinguir de las derivadas cambiales debido a la abundancia de divisiones periclinales y paredes más delgadas. La organización del cámbium, como se ve en sección tangencial, varía para cada especie: se observó que no se presenta estratificación en *T. octandrum*, mientras que en *M. cobanense*, *M. floribundum* y *Gouania lupuloides* sí se observó estratificación de los elementos celulares (Fig. 6.2).

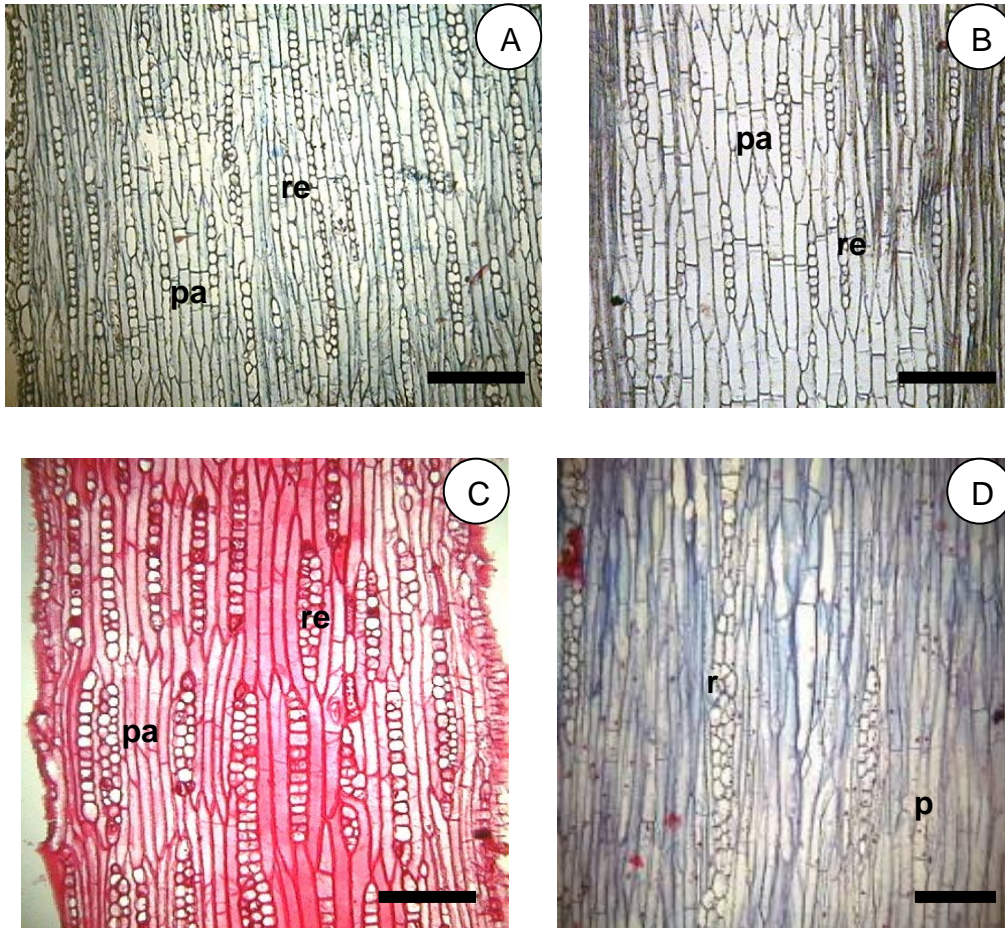
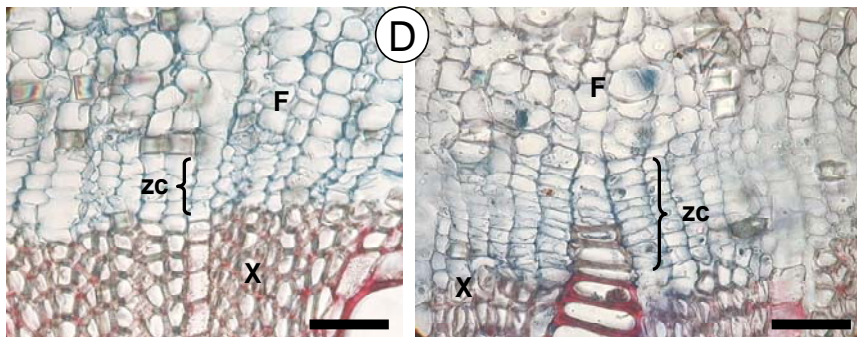
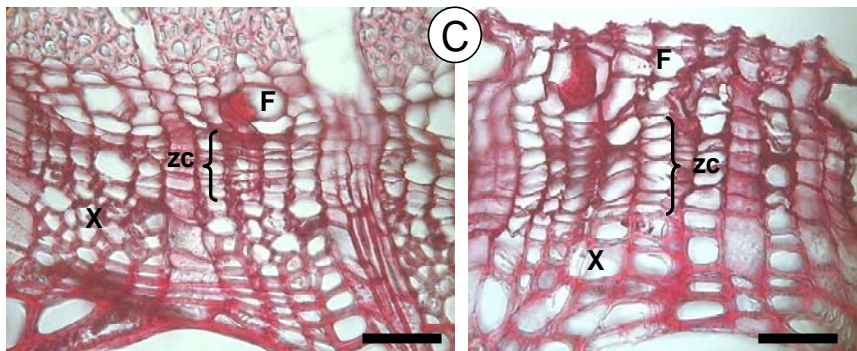
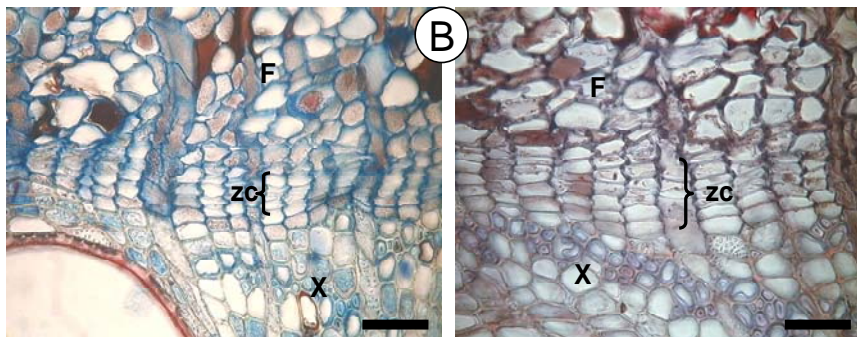
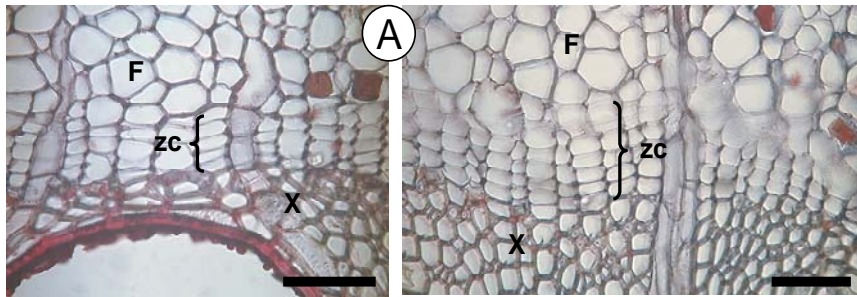


FIG. 6.2. Secciones tangenciales de tallo que muestran la organización longitudinal de los elementos del xilema. A: *Machaerium cobanense*, B: *M. floribundum*, C: *Gouania lupuloides*, D: *Trichostigma octandrum*. *M. cobanense*, *M. floribundum* y *G. lupuloides* tienen estructura estratificada de radios y parénquima axial, mientras que en *T. octandrum* no hay estratificación. p: parénquima axial no estratificado, pa: parénquima axial estratificado, r: radios no estratificados, re: radios estratificados. Escala = 200 μ m.

Página siguiente

FIG. 6.3. Zona cambial que muestra el número y la amplitud de las células cambiales. A: *Machaerium cobanense*, B: *M. floribundum*, C: *Gouania lupuloides*, D: *Trichostigma octandrum*. Las imágenes a la izquierda muestran el estado cambial durante el período seco (noviembre-marzo) y las de la derecha durante el período lluvioso (abril-octubre). zc: zona cambial, F: floema secundario, X: xilema secundario. Escala = 50 μ m.



6.4.2. Variación anual en la actividad cambial

En las cuatro especies, el cámbium vascular está activo todo el año (Figs. 6.3, 6.5), pero el número de capas de cámbium está en su máximo durante el período lluvioso. En *Machaerium cobanense*, el desarrollo está en su máximo de 4 a 6 capas de células durante febrero a octubre con un número promedio de capas de 3 a 4 el resto del año (Fig. 6.5A). *Machaerium floribundum* presenta un máximo de 4 a 5 capas de cámbium en julio y agosto (Fig. 6.5B); *Gouania lupuloides* está en su máximo de abril a octubre, con la formación de 6 a 7 capas de células (algunas muestras forman hasta 10), mientras que de noviembre a marzo sólo son observadas de 4 a 5 capas (Fig. 6.5C). En *Trichostigma octandrum* el número de capas de cámbium fluctúa entre 3 a 5 todo el año (entre diferentes muestras, aunque algunas alcanzan hasta 8) (Fig. 6.5D).

Cada una de las especies tiene un diferente promedio en el número de capas de células y durante el período lluvioso estas diferencias son más notables. *Gouania lupuloides* tiene un número de capas cambiales significativamente más grande, 6-8, en comparación con *T. octandrum* quien tiene el número de capas de células más bajo, 3-5 ($p < 0.0001$; Fig. 6.4, C y D respectivamente).

6.4.3. Comparación de la actividad cambial entre el período lluvioso y el período seco

Dado que la estacionalidad fue observada en la producción de capas cambiales (Fig. 6.5), se efectuó una comparación de medias usando la prueba de t, entre el período lluvioso (abril-octubre), y el período seco (noviembre-marzo) para cada una de las especies. El análisis se llevó a cabo para determinar si las diferencias observadas en los datos estaban correlacionadas con las diferencias ambientales. Los resultados estuvieron asociados con las fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de agua (Cuadro 6.1). En *M. cobanense*, *M. floribundum* y *G. lupuloides*, la actividad cambial es significativamente mayor en la estación lluviosa que en la estación seca ($p = 0.002566$, $p = 0.031199$ y $p = 0.000136$). Este no es

el caso para *T. octandrum* que mostró variación en la actividad cambial pero sin diferencias significativas entre la estación húmeda y la seca.

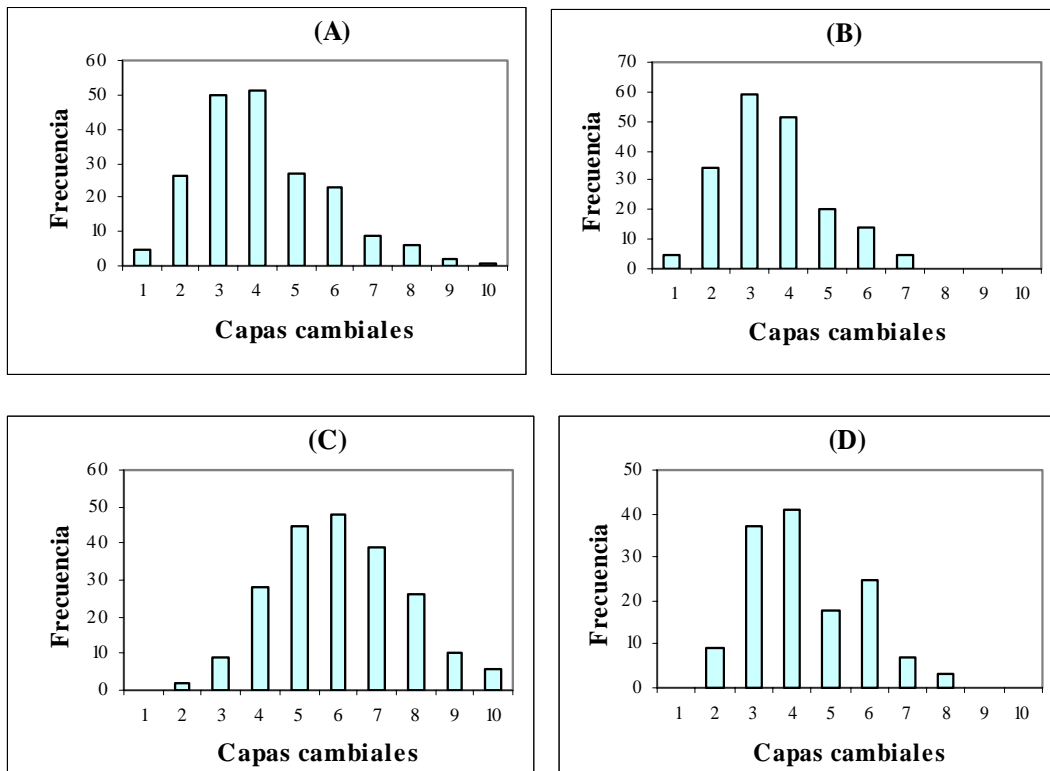


FIG. 6.4. Frecuencia promedio en el número de capas cambiales en las cuatro lianas. A: *Machaerium cobanense*, B: *M. floribundum*, C: *Gouania lupuloides*, D: *Trichostigma octandrum*. *G. lupuloides* exhibe una distribución normal con el mayor número de capas cambiales y las otras especies muestran una frecuencia basada en un número más bajo.

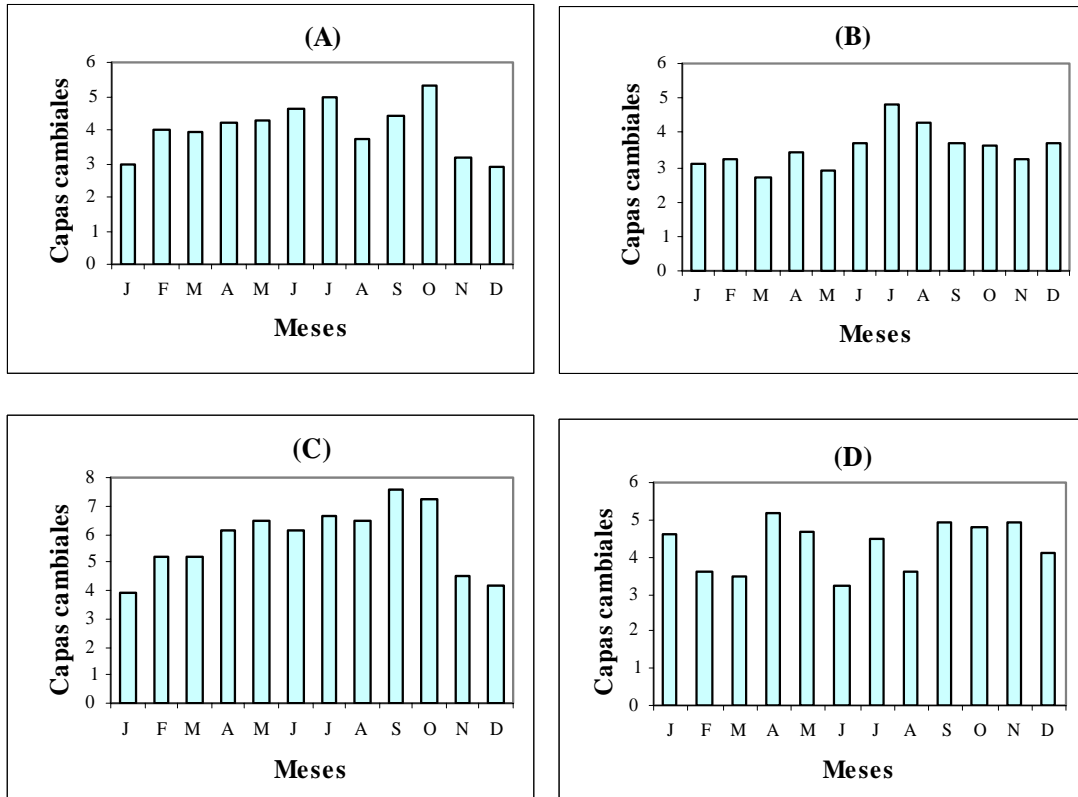


FIG. 6.5. Patrones de distribución del número promedio mensual de capas cambiales durante un ciclo anual. A: *Machaerium cobanense*, B: *M. floribundum*, C: *Gouania lupuloides*, D: *Trichostigma octandrum*. La actividad cambial es continua a través del año, sin embargo, el número de capas es menor durante el período seco (noviembre a marzo) que en el período lluvioso (abril a octubre). *T. octandrum* no muestra estacionalidad.

CUADRO 6.1. Comparación de promedios con la prueba t (Student) entre los períodos seco y lluvioso, para cada especie. La variable evaluada fue el número promedio mensual de capas cambiales; tamaño de la muestra: $n_1=5$, $n_2=7$; grados de libertad: d.g.₁= 4, d.g.₂= 6

Especies	t exp. $t_{0.05} = 1.81$	P
<i>Machaerium cobanense</i>	3.56**	0.002566
<i>Machaerium floribundum</i>	2.1*	0.031199
<i>Gouania lupuloides</i>	6.15**	0.000136
<i>Trichostigma octandrum</i>	0.71 ns	0.248523

* = diferencias significativas; ** = diferencias altamente significativas; ns = diferencias no significativas

6.5. DISCUSIÓN

El estudio se realizó con la finalidad de conocer la correlación de la actividad cambial con la estacionalidad del clima (PP y °T) en algunas lianas tropicales.

Una de las premisas que se suponen para la selva tropical húmeda es la falta de estacionalidad climática que da como resultado un crecimiento continuo de las plantas a través del año. Sin embargo, en la selva de Los Tuxtlas existe una marcada estacionalidad con respecto a la precipitación pluvial, que presenta sus valores máximos durante los meses de abril a octubre, no siendo así con la temperatura, la cual se mantiene más constante (24.3 °C). Por esta razón, se estudió la correlación entre la actividad cambial y la precipitación pluvial.

Como punto de partida, también se supone que las lianas en una selva tropical tendrán un patrón de actividad cambial continuo, durante todo el año. La misma premisa se tomó para este estudio considerando que si se presentaba una estacionalidad en la precipitación, a ella respondería la actividad cambial de las lianas estudiadas. Tres de las cuatro especies mostraron estacionalidad en su actividad cambial.

Machaerium cobanense y *M. floribundum* tienen una zona cambial formada principalmente con 3 a 4 capas de células durante la inactividad cambial. Sin embargo, *M. cobanense* inicia su actividad cambial, incrementando su número de capas, un poco antes de iniciarse el período lluvioso, mientras que *M. floribundum* lo hace hasta abril, cuando las lluvias comienzan (Figs. 6.4 y 6.5). *Gouania lupuloides* es la especie con el mayor número de capas cambiales (6 a 7) analizadas en este estudio. Su producción máxima tiene lugar hacia el final del período lluvioso, de septiembre a octubre. Esta especie al igual que *T. octandrum*, presenta un floema secundario muy amplio, indicativo de una gran producción de derivados cambiales aunque en *T. octandrum* la actividad cambial se mantiene casi constante todo el año, mientras que en *G. lupuloides* varía con la precipitación.

La temperatura en el sitio de estudio es muy constante y podría tener poca influencia el desarrollo del cámbium de las especies estudiadas. Sin embargo, la lluvia varía significativamente en Los Tuxtlas y pudiera ser de gran importancia para la actividad cambial (cf. Creber & Chaloner, 1990; Priya & Bhat, 1999). En efecto, la marcada estacionalidad entre los períodos lluvioso y seco está asociada con la actividad cambial en tres de las cuatro lianas estudiadas (excepto *T. octandrum*). De acuerdo con Ávila *et al.* (1975), la actividad del cámbium está genéticamente controlada y, en muchas plantas, su ritmo es determinado por la disponibilidad de agua.

Las observaciones y análisis registrados en este trabajo sugieren que las lianas de regiones tropicales con temperatura más o menos constante y precipitación pluvial variable, muestran actividad cambial a través del año, con un significativo incremento durante el período lluvioso.

6.6. LITERATURA CITADA

- Ávila, G., M.E. Aljaro, S. Araya, G. Montenegro & J. Kummerow. 1975. The seasonal cambial activity of Chilean and Californian shrubs. *Am. J. Bot.* 62: 473--478.
- Carlquist, S. 1982. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. *Stain Technology* 57: 311--317.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag, Berlín.
- Creber, G.T. and W.G. Chaloner. 1990. Environmental influences on cambial activity. In: M. Iqbal (ed.), *The vascular cambium*: 159--199. Research Studies Press Ltd. England.
- Croat, T.B. 1975. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). *Biotropica* 7: 270--277.
- Davis, J.D. and R.F. Evert. 1970. Seasonal cycle of phloem development in woody vines. *Bot. Gazette* 13(12): 128--138.
- Esau, k. 1948. Phloem structure in the grapevine, and its seasonal changes. *Hilgardia* 18: 217--296.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de Köeppen para adaptar a las condiciones de la República Mexicana. 3ra. ed. Univ. Nal. Auton. Mex., México.
- Hegarty, E.E. 1988. Canopy dynamics of lianas and trees in subtropical rainforest. Ph. D. Thesis, University of Queensland, St. Lucia, Australia.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York.
- Kukachka, B.F. 1977. Sectioning refractory woods for anatomical studies. U.S.D.A. Forest Serv. Research Note FPL-0236:1-9 (also *Microscopica Acta* 80: 301--307, 1978).
- Larson, P.R. 1994. *The vascular cambium*. Springer-Verlag, New York.
- Lot-Helgueras, A. 1976. *La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado*

- presente y futuro. In: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yañez, S. del Amo y C.A. Butanda (eds.), *Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*: 31--69. Ed. Continental, México.
- Opler, P.A., H.G. Baker and G.W. Frankie. 1991. Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rican dry forest. In: F.P. Putz, and H.A. Mooney (eds.), *The biology of vines*: 377--391. Cambridge University Press. Cambridge.
- Priya, P.B. and K.M. Bhat. 1999. Influence of rainfall, irrigation and age on the growth periodicity and wood structure in teak (*Tectona grandis*). *IAWA Journal* 20(2): 181--192.
- Paliwal, G.S. and N.V.S.R.K. Prasad. 1970. Seasonal activity of cambium in some tropical trees I. *Dalbergia sissoo*. *Phytomorphology* 20: 333--339.
- Pulawska, Z. 1973. The parenchyma-vascular cambium and its derivative tissues in stem and roots of *Bougainvillea glabra* Choisy (Nyctaginaceae) *Ann. Soc. Bot. Polonia* 42: 41--61.
- Putz, F.E. and D.M. Windsor. 1987. Liana phenology on Barro Colorado Island, Panama. *Biotrópica* 19: 334--341.
- Sass, J.E. 1958. *Botanical microtechnique*. 3d. Ed. Iowa State Coll. Press, Ames.
- Siddiqi, T.O. 1991. Impact of seasonal variation on the structure and activity of vascular cambium in *Ficus religiosa*. *IAWA Bull. n.s.* vol. 12(2): 177--185.
- Wilson, B.F., T.J. Wodzicki and R. Zahner. 1966. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. *For. Sci.* 12: 438--440.

7. DETERMINACION DE LA TASA DE CRECIMIENTO RADIAL DEL XILEMA SECUNDARIO EN CUATRO ESPECIES DE LIANAS TROPICALES DE MÉXICO.

7.1. RESUMEN

La dinámica de crecimiento de las lianas es prácticamente desconocida y poco se sabe acerca de cómo y cuánto crecen anualmente. El presente trabajo se realizó para determinar la tasa de crecimiento radial del xilema secundario, en cuatro especies de lianas de la selva tropical húmeda de Los Tuxtlas, Ver. México. Las especies son: *Machaerium cobanense* Donn. Sm., *M. floribundum* Benth., *Gouania lupuloides* (L.) Urban y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. Durante dos años, se marcó mensualmente el cámbium de 15 individuos por especie, haciendo una incisión vertical en el tallo con una navaja delgada, a una profundidad de 2 a 5 mm. A partir de un año se colectaron muestras del tallo incluyendo las marcas dejadas en el xilema y a partir de secciones transversales de 20 μm de grosor, se obtuvo la tasa de crecimiento radial anual. Los resultados muestran que la tasa de crecimiento radial para las cuatro especies de lianas va de 0.72 mm/año a 2.13 mm/año, representando a su vez una tasa de crecimiento relativo anual del 20 al 30%. Las lianas estudiadas presentan tasas de crecimiento menores a las reportadas para árboles, pero la gran variabilidad de la tasa de crecimiento relativo entre individuos de la misma especie, en lianas, indica una elevada plasticidad para acoplarse a diferentes condiciones ambientales en su desarrollo.

7.2. INTRODUCCIÓN

En los últimos años se han intensificado los estudios sobre los ecosistemas tropicales y entre ellos se ha presentado un incremento en el número de investigaciones sobre anillos de crecimiento y la determinación de la edad en árboles tropicales. Con estas investigaciones se han desarrollado nuevos métodos dendrocronológicos, acordes con las necesidades y tecnologías actuales (Bormann y Berlyn, 1983; Schweingruber, 1988; Dünisch *et al.*, 2002; Heinrich y Banks, 2002; Callado *et al.*, 2004; Rossi *et al.*, 2006).

Uno de los resultados en la búsqueda por determinar la edad de los árboles es la tasa de incremento radial del xilema secundario. La estimación de la edad y tasa de crecimiento de árboles se basa generalmente en observaciones a largo plazo, ya sea utilizando bandas dendrométricas, datación por radiocarbono o densitometría por rayos-X o rayos gamma. En algunos casos se han implementado métodos por herida cambial, marcando el cámbium con alfileres o clavos. Estos métodos son considerados “destructivos” y se derivan de las llamadas “ventanas” de Mariaux (1967-68), donde una pequeña parte de la corteza es removida exponiendo el cámbium. Este último, con el tiempo, regenera la zona afectada quedando una marca de tejido conjuntivo dentro del xilema reestablecido. El marcado con clavos (Shiokura, 1989) o alfileres (Kuroda y Shimaji, 1984) ocasionan un mínimo daño a la planta, por lo que en estudios recientes, las tasas de crecimiento radial del xilema secundario están basados principalmente en los métodos de herida cambial o marcas del cámbium, ya que éstos proporcionan resultados más confiables a corto plazo (Vetter y Botosso, 1989). Sin embargo, se ha encontrado que el método del alfiler no es muy adecuado para algunas especies y se ha modificado por la aplicación de una cuchilla de hoja delgada (Kuroda y Kiyono, 1997).

Utilizando estos métodos se han estudiado los incrementos radiales del xilema o las tasas de crecimiento de árboles, tanto de gimnospermas como de angiospermas, pero no se han aplicado a las lianas.

Los procesos de crecimiento de las lianas han generado algo de confusión, puesto que se afirma, en algunos casos, que estas plantas crecen muy rápido, y en otros, que lo hacen muy lentamente (Putz, 1983). El presente estudio se realizó para determinar la producción de xilema secundario mediante el crecimiento radial en cuatro especies de lianas de una selva tropical húmeda.

7.3. MATERIALES Y METODOS

Las especies seleccionadas fueron: *Machaerium cobanense* Donn. Sm. y *M. floribundum* Benth. (Leguminosae), *Gouania lupuloides* (L.) Urban (Rhamnaceae) y *Trichostigma octandrum* (L.) H. Walt. (Phytolaccaceae), las cuales son características de la selva tropical húmeda de Los Tuxtlas, Ver., México, alcanzando diámetros basales del tallo hasta de 20 cm, aunque la mayoría oscila alrededor de los 5 cm de diámetro.

El marcado del cámbium por el método alternativo de herida cambial, utilizando una navaja delgada, resulta eficiente para el análisis del crecimiento en los tallos de lianas. Lo anterior debido a que la marca longitudinal en el xilema proporciona una mayor área de tejido para hacer los cortes histológicos sin necesidad de los detalles que establece el método del alfiler. Las marcas pueden verse a simple vista en un corte transversal del tallo y se definen muy bien a nivel microscópico (Fig. 7.2). Sin embargo, se deja en claro que es necesario conocer el grosor de la corteza de la especie en estudio para hacer una buena marca. Cuando hay una corteza gruesa como en el caso de *G. lupuloides* y *T. octandrum*, se debe introducir más la navaja, ya que de lo contrario se corre el riesgo de no herir el cámbium y no habrá marca. Otro inconveniente que se puede presentar es la dureza de la corteza; cuando ésta es muy dura (por ejemplo, *M. floribundum*) es más difícil hacer la marca y se debe tener cuidado con la profundidad del corte para evitar hacer un daño mayor innecesario. Cuando esto sucede la planta se puede infectar y morir.

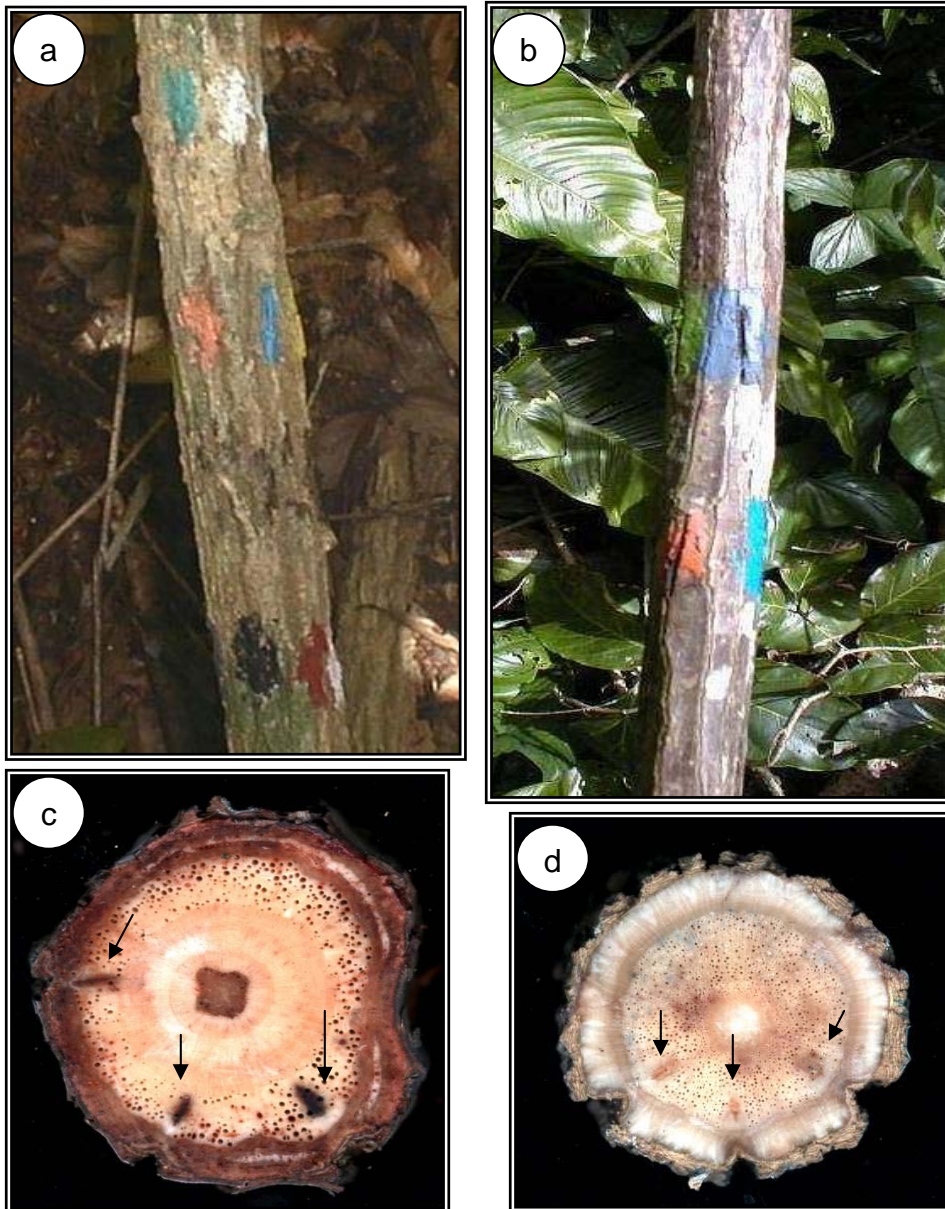


FIG. 7.1 Marcado de tallos. a: *T. octandrum* y b: *M. floribundum*; Marcas del cámbium identificadas con colores para diferentes fechas. c: *M. floribundum* y d: *T. octandrum*; Las flechas señalan las marcas hechas en el cámbium.

Durante dos años, se marcaron mensualmente 15 tallos de cada especie, con un diámetro inicial de 1 a 5 cm. Las marcas consistieron en hacer una incisión vertical de 10-20 mm de largo en el tallo y a una profundidad de 2 a 5 mm para

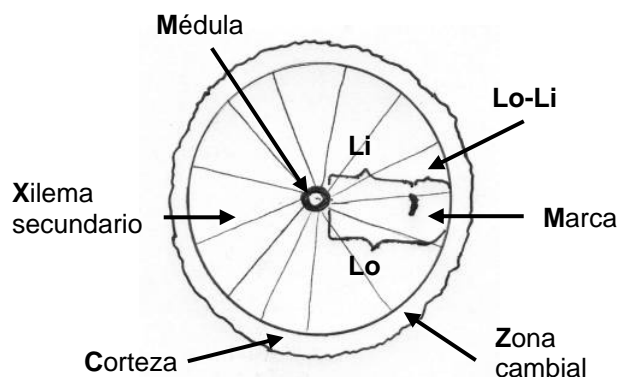
alcanzar la zona del cámbium, utilizando para esto una navaja desechable de hoja delgada (*cutter*). Inmediatamente después de hacer la marca, se cubrió la herida con pintura alquídica de color diferente para cada fecha de marcado (Kuroda y Kiyono, 1997) (Fig. 7.1).

A partir de un año, las lianas marcadas se comenzaron a colectar extrayendo una rodaja completa con una o varias marcas de diferente fecha. Cuando el diámetro de las rodajas era mayor a 2.5 cm, se cortaron en pequeños bloques, con una marca, de aproximadamente 1.5 cm por lado. Cada muestra o bloque se fijó en FAA (Sass, 1958) y posteriormente se ablandó en etilendiamina al 10% durante 30 minutos a una hora, en ebullición y a reflujo (Kukachka, 1977; Carlquist, 1982), excepto las de *Trichostigma octandrum* cuya madera es muy suave, las cuales se colocaron en una solución de GAA (Glicerina, alcohol y agua en partes iguales). Finalmente se incluyeron en polietilén-glicol y se hicieron cortes de 15 a 20 μm de grosor. Para la elaboración de laminillas fijas, el polietilén-glicol se eliminó de los cortes con agua, posteriormente se tiñeron con safranina-azul de anilina y se deshidrataron en alcoholes graduales hasta su montaje en resina sintética Entellan de Merck (Johansen, 1940).

En cada uno de los cortes elaborados se observó y midió radialmente la producción del xilema durante el período de estudio, considerándose a ésta como el incremento radial. El incremento se considera a partir de la marca realizada en el cámbium hasta la actual zona del cámbium al momento de la colecta (Fig. 7.2).

A partir de los incrementos radiales del xilema secundario, se obtuvo la tasa anual de crecimiento relativo (RGR, siglas en inglés, reconocidas mundialmente), la cual se derivó de la fórmula:

$$\text{RGR} = \ln (\text{Lo-Li})/\text{Lo-Li}$$



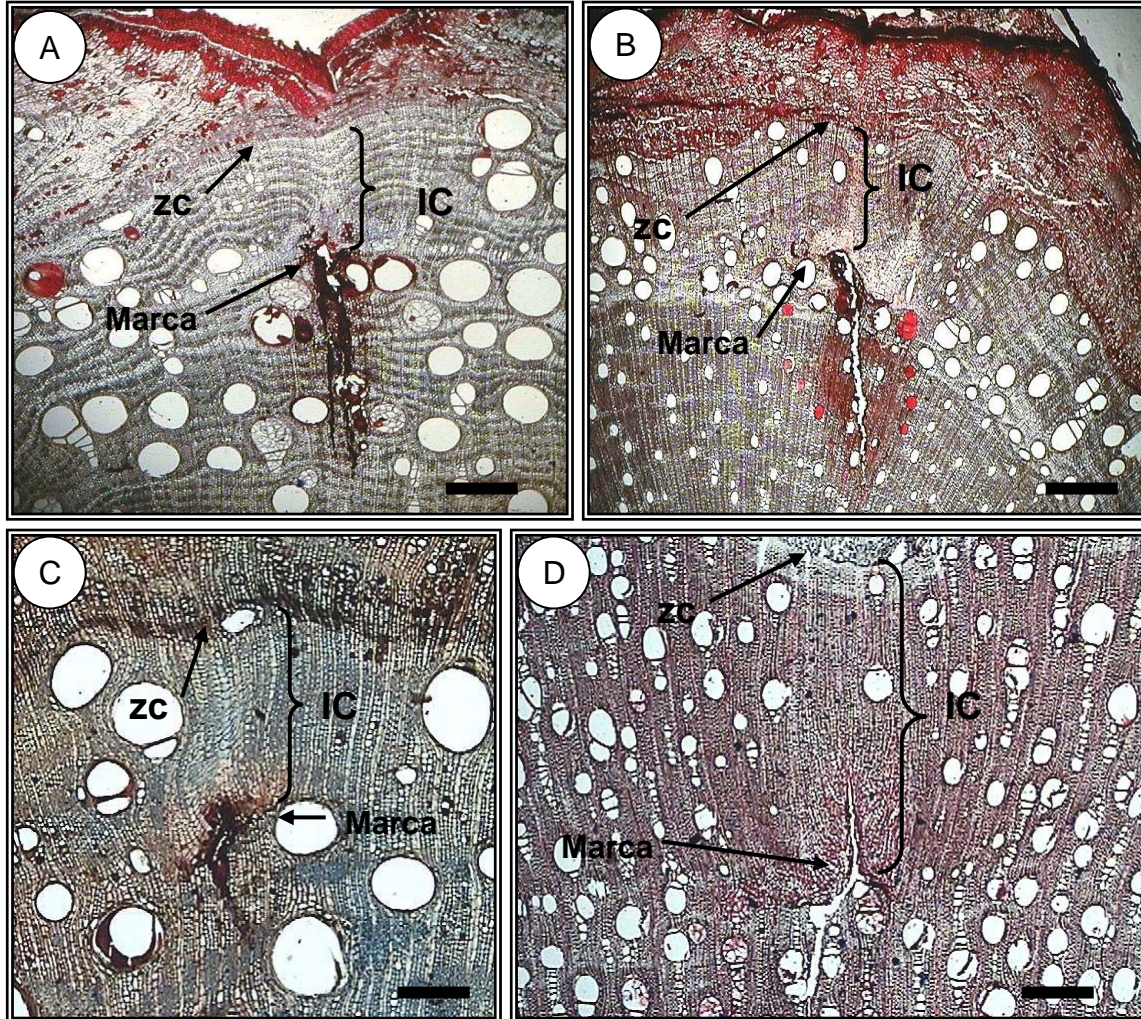
donde **Lo** representa el crecimiento total del xilema desde la médula hasta el momento de la colecta, **Li** es el crecimiento inicial del xilema desde la médula hasta el momento que se hizo la marca, **Lo-Li** es el incremento alcanzado desde que se hizo la marca hasta el momento de la colecta y **Ln** es el logaritmo natural (Sibly y Clutton-Brock, 2003). Como se utilizó el factor tiempo, el divisor **Lo-Li** se comparó con la diferencia de tiempo, en meses, desde la marca hecha hasta el momento de la colecta (esto es proporcional al incremento neto del xilema), quedando de la siguiente manera:

$$\text{RGR} = [\text{Ln}(\text{crec. final}) - \text{Ln}(\text{crec. inicial})] / t_f - t_i$$

Después de obtener los incrementos radiales y sus respectivos RGR, se realizó una estadística descriptiva para cada una de las especies y una ANOVA para comparar las 4 especies, tomando como variables a las 4 especies de lianas contra la RGR obtenida. Como parte complementaria, se trató de establecer una correlación del crecimiento con respecto al diámetro del tallo (Chatterjee y Price, 1977).

Página siguiente

FIG. 7.2. Sección transversal que ilustra las marcas realizadas en el xilema secundario. A: *Machaerium floribundum*; B: *M. cobanense*; C: *Gouania lupuloides*; D: *Trichostigma octandrum*. Escalas: A, B y D: 500 μm ; C: 300 μm . IC: incremento de crecimiento; ZC: zona cambial.



7.4. RESULTADOS

El crecimiento radial del xilema secundario fue muy variable dentro de cada una de las especies (Cuadros 7.1 a 7.4). En *M. cobanense* se encontró un incremento promedio de 0.72 mm/año (0.06-3.14 mm/año); en *M. floribundum* de 1.36 mm/año (0.09-6.95 mm/año); en *G. lupuloides* de 1.02 mm/año (0.11-2.57 mm/año) y en *T. octandrum* de 2.13 mm/año (0.11-4.89 mm/año) (Cuadro 7.5).

En cada caso también se obtuvieron las tasas de crecimiento relativo (RGR) (Cuadros 7.1 a 7.4). En *M. cobanense*, la tasa varió desde 0.29 a 88.40%, observándose las tasas mayores en tallos de 14 a 15 mm de diámetro; mientras que las tasas menores fueron más comunes en tallos de 18 a 22 y 67 mm de diámetro (Cuadro 7.1). En *M. floribundum*, la RGR fue más variable, desde 0.70 hasta 189.54%. Los valores más grandes se observaron en tallos de 8 a 13 cm de diámetro y los más bajos en tallos de 37 a 45 mm de diámetro (Cuadro 7.2). La RGR en *G. lupuloides* fue de 2.43 a 76.52%, encontrándose los valores mayores en tallos con diámetros de 10 a 20 mm y los menores en diámetros de más de 20 mm (Cuadro 7.3). Para *T. octandrum*, la RGR varió de 0.93 a 134.4%. Los valores mayores se encontraron en tallos de menos de 25 mm de diámetro y los menores en tallos de más de 25 mm de diámetro (Cuadro 7.4).

La RGR de las 4 especies presentó un rango de 20-30% anual en promedio (Cuadro 7.6). Los valores mayores se observan en tallos con menos de 15 mm de diámetro y parece que disminuyen a medida que el tallo aumenta en diámetro. Sin embargo, en *T. octandrum*, la RGR se mantiene un poco más constante en diferentes diámetros de tallo. El diámetro de los tallos para el estudio varió de 0.7 a 67 mm y presentó una correlación negativa con la tasa de crecimiento radial, de 0.6 a 1.0 (Fig. 7.3a y b). La menor correlación (0.59) se observó en *M. cobanense*. *Trichostigma octandrum* exhibe valores de RGR mayores a diferentes diámetros.

CUADRO 7.1. Tasa de crecimiento radial del xilema secundario en *Machaerium cobanense*. n: muestras; Ø: diámetro.

n	ØTallo (mm)	Incremento anual (µm)	RGR anual (%)
1	14.6	1054.6	35.51
2	14.9	1420.7	33.62
3	14.9	1623.0	74.01
4	15.3	1937.1	87.96
5	15.3	1930.7	55.25
6	14.0	558.4	11.23
7	13.4	681.6	19.57
8	21.1	59.2	1.19
9	23.8	102.9	1.41
10	23.8	139.5	2.25
11	22.0	67.1	1.02
12	22.0	189.0	3.10
13	22.0	70.2	1.33
14	19.9	657.7	12.03
15	21.7	407.7	4.69
16	21.7	365.6	6.64
17	21.7	541.8	10.49
18	20.5	289.6	4.01
19	20.5	600.6	11.86
20	25.0	291.4	3.48
21	25.0	1123.4	16.33
22	25.0	382.0	4.94
23	25.0	956.7	13.97
24	23.5	607.8	8.12
25	23.5	991.5	13.94
26	14.3	2203.5	54.90
27	14.3	3138.0	88.40
28	14.2	1905.4	43.99
29	14.2	2014.0	68.39
30	14.2	2312.4	73.12
31	13.7	1188.0	26.21
32	18.5	254.1	5.67
33	18.5	302.3	7.30
34	18.5	105.0	1.92
35	19.1	168.5	3.91
36	19.1	133.8	2.38
37	19.1	481.5	10.16
38	18.4	214.8	3.89
39	18.4	185.3	3.28
40	18.4	222.4	4.38
41	18.4	132.0	2.42
42	18.5	62.3	1.22
43	18.5	339.5	5.66
44	15.7	710.0	19.11
45	12.9	1185.5	30.41
46	9.1	837.0	30.80
47	67.0	130.4	0.29
48	67.0	605.7	1.55
49	67.0	211.7	0.84
50	67.0	518.7	22.62
51	67.0	329.3	0.88

CUADRO 7.2. Tasa de crecimiento radial del xilema secundario en *Machaerium floribundum*. n: muestras; Ø: diámetro.

n	ØTallo (mm)	Incremento anual (µm)	RGR anual (%)
1	5.3	577.8	49.87
2	5.3	722.3	62.34
3	11.9	4501.5	120.03
4	11.9	2644.0	71.14
5	13.9	2156.4	63.64
6	13.9	2983.5	92.06
7	13.9	2635.7	61.83
8	12.4	3836.3	10.60
9	12.4	4900.0	12.94
10	12.9	2223.4	61.78
11	12.9	2384.0	63.34
12	12.8	6952.8	189.54
13	12.8	5835.0	182.54
14	13.4	2744.0	79.35
15	13.4	6228.0	162.96
16	6.8	1500.0	84.16
17	6.8	740.0	43.00
18	45.0	425.1	2.56
19	45.0	905.7	5.71
20	45.0	995.6	5.83
21	45.0	592.7	4.69
22	45.0	467.5	3.34
23	37.0	213.0	1.10
24	37.0	326.4	1.69
25	37.0	264.9	1.36
26	37.0	581.5	3.35
27	37.0	655.0	3.59
28	37.0	355.7	1.69
29	37.0	457.6	3.22
30	37.0	246.9	1.35
31	37.0	448.4	2.57
32	37.0	486.0	2.69
33	37.0	549.2	2.70
34	19.6	444.0	9.90
35	12.8	186.0	4.46
36	14.5	744.0	15.34
37	20.0	481.7	16.52
38	20.0	1419.2	22.37
39	20.0	1212.0	20.66
40	20.0	1608.0	24.41
41	20.0	1778.7	27.01
42	20.0	2033.1	35.07
43	20.0	2578.8	42.59
44	20.0	3334.0	54.00
45	21.5	141.1	1.79
46	21.5	277.8	4.18
47	21.5	280.0	3.58
48	42.1	201.0	1.82

Continuación Cuadro 7.2.

49	42.1	261.4	2.06
50	42.1	94.4	0.70
51	42.1	261.1	2.30
52	42.1	148.2	1.29
53	42.1	300.7	2.53
54	11.5	191.1	5.64
55	11.5	489.6	15.97
56	11.5	186.0	8.44
57	11.8	742.0	21.27
58	11.8	852.0	23.57
59	25.0	1412.5	17.39
60	25.0	592.8	7.85
61	24.4	722.4	9.43
62	24.4	1115.4	13.07
63	24.4	366.3	5.19
64	18.8	749.0	11.33
65	18.8	553.8	9.81
66	19.4	389.1	6.41
67	19.4	546.3	11.20
68	19.4	1111.6	19.32
69	8.0	632.4	46.15
70	13.7	2220.0	43.06
71	8.7	3852.0	129.02

CUADRO 7.3. Tasa de crecimiento radial del xilema secundario en *Gouania lupuloides*. n: muestras; Θ : diámetro.

n	Θ Tallo (mm)	Incremento anual (μ m)	RGR anual (%)
1	11.5	1428.0	50.52
2	11.5	2100.0	58.48
3	11.5	2376.0	65.64
4	13.5	949.2	29.47
5	13.5	2573.1	68.85
6	13.5	1186.3	35.16
7	17.5	2161.2	31.18
8	17.5	1414.9	31.21
9	19.0	1323.4	29.44
10	18.8	1090.3	24.32
11	18.8	1164.6	32.31
12	18.8	1394.8	45.84
13	18.9	958.2	19.47
14	18.9	1815.6	76.52
15	18.9	954.0	20.65
16	15.6	137.4	4.46
17	15.6	143.1	3.78
18	15.6	108.0	2.43
19	25.0	1356.0	21.00
20	25.0	1236.0	18.28
21	25.0	771.6	14.51

Continuación Cuadro 7.3.

22	23.0	1177.4	22.22
23	23.0	500.4	8.51
24	23.0	257.7	4.56
25	23.0	510.0	12.55
26	23.0	424.4	5.68
27	23.0	304.8	4.36
28	23.0	510.0	8.46
29	14.0	148.0	3.80
30	14.0	193.2	5.17

CUADRO 7.4. Tasa de crecimiento radial del xilema secundario en *Trichostigma octandrum*. n: muestras; Ø: diámetro.

n	ØTallo (mm)	Incremento anual (µm)	RGR anual (%)
1	29.0	1482.0	21.32
2	29.0	1664.3	24.96
3	29.0	1534.8	25.01
4	25.0	1630.7	25.02
5	25.0	2425.6	35.14
6	25.0	1296.8	20.43
7	25.0	1225.4	19.69
8	25.0	1737.0	22.91
9	39.0	345.6	2.98
10	39.0	106.3	0.93
11	24.0	361.6	6.79
12	24.0	2914.7	68.81
13	24.0	297.6	4.46
14	23.0	3704.4	110.28
15	14.4	148.8	4.08
16	14.4	4896.0	134.40
17	45.0	3860.4	31.43
18	45.0	2824.8	18.50
19	45.0	2242.4	16.85
20	45.0	3268.8	21.30
21	45.0	2750.0	21.55
22	45.0	3282.0	22.28
23	45.0	4323.0	29.13
24	45.0	2861.5	19.16

CUADRO 7.5. Promedio anual del incremento radial del xilema secundario de las cuatro especies de lianas de Los Tuxtlas, Ver. D.E.: desviación estándar

ESPECIES	INCREMENTO mm/año (D.E.)	RANGO mm/año
<i>Machaerium cobanense</i>	0.72 (\pm 0.72)	0.06 – 3.14
<i>Machaerium floribundum</i>	1.36 (\pm 1.53)	0.09 – 6.95
<i>Gouania lupuloides</i>	1.02 (\pm 0.70)	0.11 – 2.57
<i>Trichostigma octandrum</i>	2.13 (\pm 1.37)	0.11 – 4.90

CUADRO 7.6. Tasas de crecimiento relativo (RGR) promedio. Se presentan datos estadísticos generales, así como aquellos correspondientes a las tres clases de diámetro obtenidas de acuerdo a las gráficas de distribución de la Fig. 7.2. MC: *Machaerium cobanense*; MF: *M. floribundum*; GL: *Gouania lupuloides*; TO: *Trichostigma octandrum*.

* Clases de diámetro del tallo (mm)

Parámetros Estadísticos	Especies de Lianas			
	MC	MF	GL	TO
TOTAL				
Promedio RGR	18.30 (\pm 3.34)	30.36 (\pm 5.08)	25.29 (\pm 3.88)	29.48 (\pm 6.50)
Desv. Stdr.	24.06	42.83	21.23	31.85
Rango	88 (0.29-88.4)	188 (0.7-189.4)	74 (2.43-76.52)	133 (0.93-134.4)
N	52	71	30	24
CLASE 1 * (1-15)				
Promedio RGR	47.03 (\pm 6.29)	41.20 (\pm 7.83)	29.8 (\pm 8.22)	69.24 (\pm 65.16)
Desv. Stdr.	25.15	51.4	27.28	92.15
Rango	77 (11-88)	188 (1.1-189)	66 (2-68)	130 (4-134)
N	16	43	11	2
CLASE 2 (16-30)				
Promedio RGR	5.77 (\pm 0.80)	16.96 (\pm 2.83)	22.69 (\pm 3.93)	32.07 (\pm 8.49)
Desv. Stdr.	4.38	13.28	17.13	29.41
Rango	15 (1-16)	52 (1.79-54)	72 (4-76)	105 (4-110)
N	30	22	19	12
CLASE 3 31-45)				
Promedio RGR		1.78 (\pm 0.28)		18.41 (\pm 3.09)
Desv. Stdr.		0.68		9.8
Rango		1.83 (0.7-2.53)		30 (1-31)
N		6		10
CLASE 4 (46-60)				
Promedio RGR	4.36 (\pm 3.66)			
Desv. Stdr.	8.96			
Rango	22 (0-22)			
N	6			

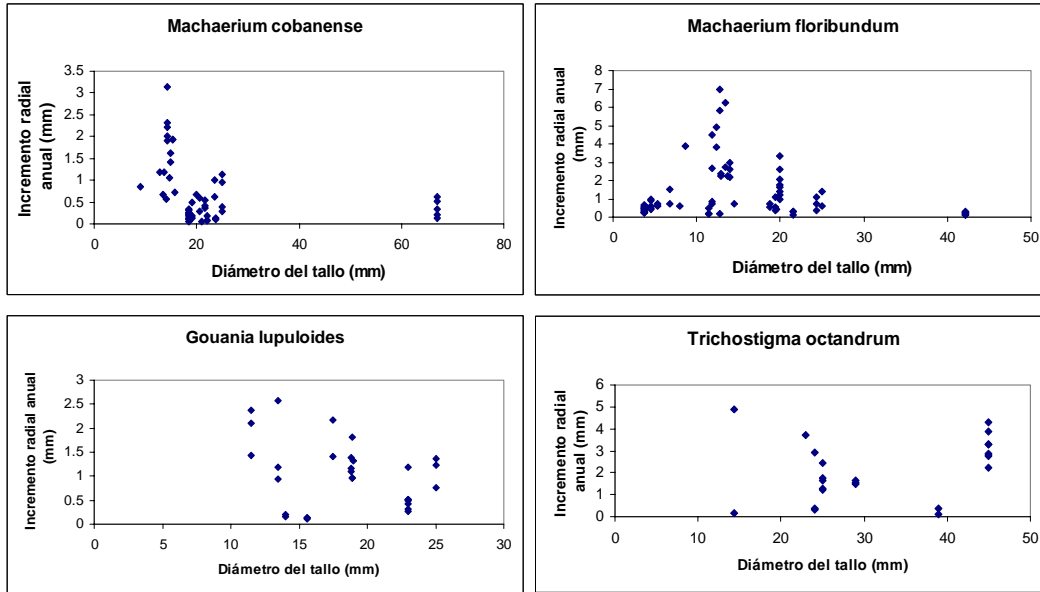


FIG. 7.3a. Distribución de la tasa de crecimiento radial con respecto al diámetro de las muestras de lianas de Los Tuxtlas, Ver. Se observa una tendencia a ser mayor tasa de crecimiento en tallos de menor diámetro.

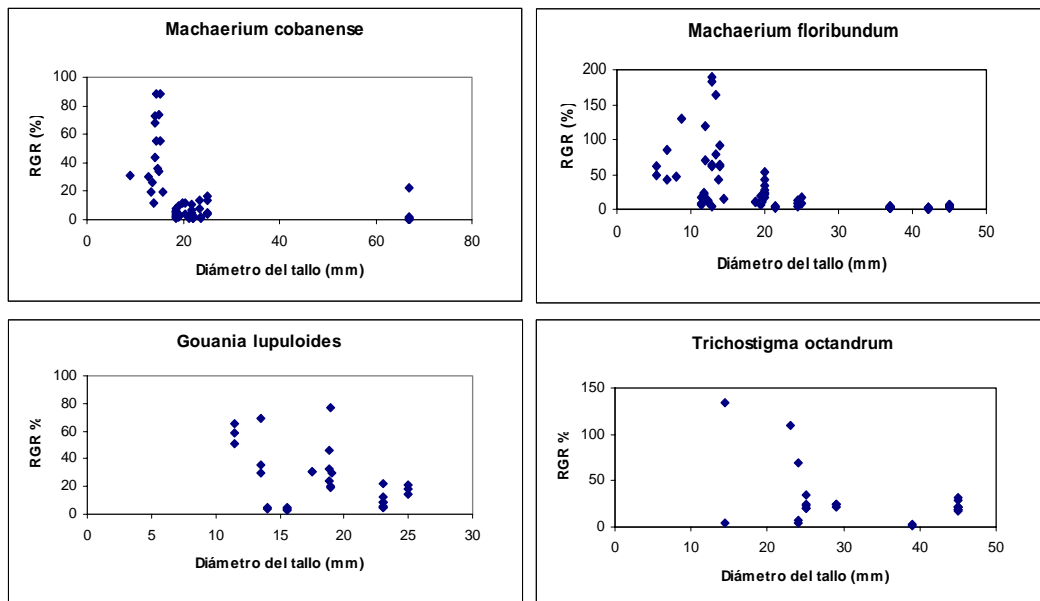


FIG. 7.3b. Distribución de la tasa de crecimiento relativo (RGR) con respecto al diámetro de las muestras de lianas de Los Tuxtlas, Ver. Se observa la misma distribución y tendencia que en las gráficas de crecimiento radial.

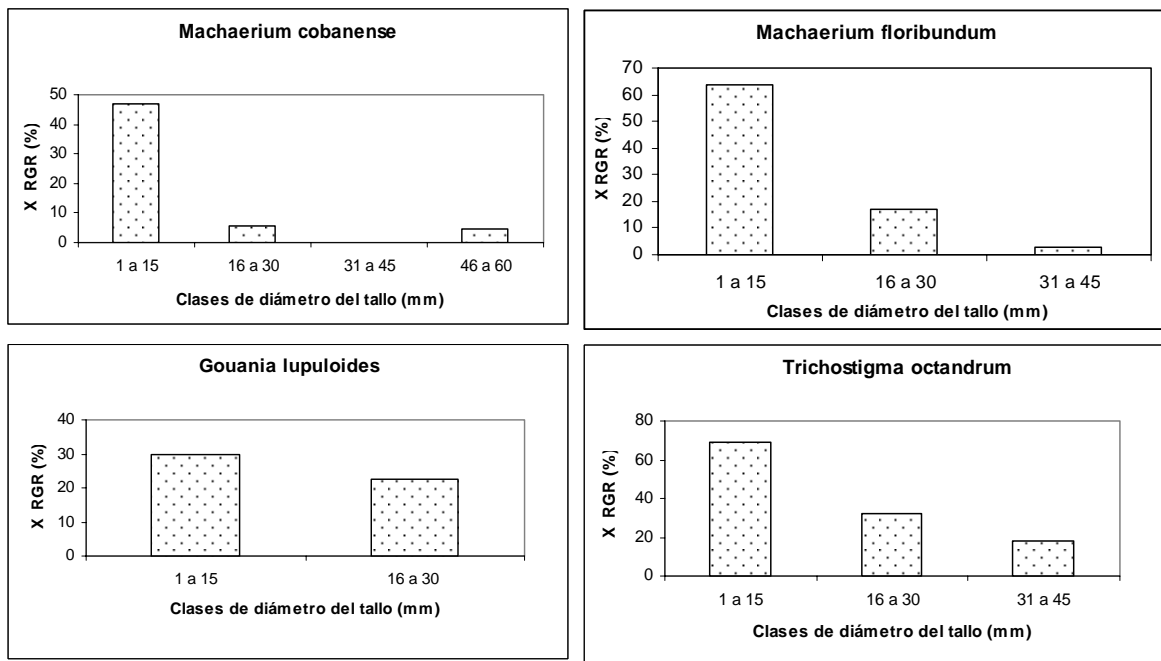


FIG. 7.4. Tasa de crecimiento relativo (RGR) agrupadas en clases de diámetro y se ve la misma tendencia a un mayor crecimiento en tallos delgados que en los gruesos.

CUADRO 7.7. Resumen del ANOVA para cada una de las especies. *M. floribundum* y *M. cobanense* son las especies más variables de manera muy significativa. En *G. lupuloides* la variabilidad es baja y esta no es significativa para *T. octandrum*. MS: muy significativa, S: significativa, NS: no significativa.

Especies	Media	Desviación estándar	F	Probabilidad	Valor crítico para F	
<i>M. cobanense</i>	21.1386	±27.67107676	17.83584094	7.31028E-10	2.093948526	MS
<i>M. floribundum</i>	36.93886957	±46.50607404	31.47808435	2.02059E-19	1.800879057	MS
<i>G. lupuloides</i>	25.24166667	±18.93815826	4.034190533	0.007422841	2.537666539	S
<i>T. octandrum</i>	26.06814815	±17.91106723	0.681571416	0.700770252	2.848565142	NS

7.5. DISCUSIÓN

La mayor parte de los estudios sobre el crecimiento en plantas se han realizado desde un punto de vista forestal considerando medidas diametrales del tallo. Por ejemplo, Williams-Linera (1996), estimó las tasas de crecimiento en diámetro de algunas especies arbóreas caducifolias y perennifolias del bosque mesófilo de montaña de Xalapa, Ver., encontrando valores entre 0.29 y 0.83 cm/año. Los valores más grandes correspondieron a los árboles dentro del Jardín Botánico Clavijero y los más bajos a árboles de bosques naturales de las cercanías.

Otros estudios, como los de la selva tropical húmeda de Barro Colorado en Panamá han reportado tasas de crecimiento de 0.01 a 1.5 cm/año (Lang y Knight, 1983). Sin embargo, son tasas de crecimiento en diámetro y de árboles.

En este trabajo, el análisis se ha hecho con respecto al crecimiento radial y del xilema secundario, encontrándose valores que van de 0.72 mm/año a 2.13 mm/año. Estos a su vez, representan una tasa de crecimiento relativo (RGR) del 20 al 30% en promedio, lo que demuestra que las lianas tropicales estudiadas aquí presentan tasas de crecimiento menores a las reportadas para árboles. Además, las RGR observadas en este estudio son mayores en tallos delgados o jóvenes que en los maduros.

La variabilidad de la RGR entre individuos es indicativa de la plasticidad de una especie a diferentes condiciones ambientales en su desarrollo. En estos términos, se puede decir que *M. cobanense* y *M. floribundum* son las especies con una mayor variabilidad, lo cual se refleja en el número de muestras obtenidas. Como se indica en la sección de métodos, para las 4 especies se estableció el mismo número de tallos y marcas. La recolección de estos tallos no fue proporcional. Todos estuvieron sujetos a daños mecánicos (heridas) hechos por animales, huracanes y sequías, pero al cabo de dos años, muchos murieron y pocos fueron recolectados. Las especies con más éxito, tanto por distribución como por supervivencia a los daños antes mencionados fueron *M. cobanense* y *M. floribundum*. A pesar de encontrarse derribadas (por un huracán), continuaron vivas. *Gouania lupuloides* y *T. octandrum* fueron las especies con el menor éxito.

Su distribución es muy restringida, hacia lugares con mayor humedad (hondonadas) y a pesar de eso muchos individuos marcados resultaron muertos. El ANOVA realizado para las cuatro especies mostró poca variación o plasticidad en *G. lupuloides* y una variación no significativa en *T. octandrum* (Cuadro 7.7).

Una probable explicación para la alta tasa de crecimiento relativo en *T. octandrum* (2.13 mm/año) en los diferentes diámetros de tallos, es que sea muy susceptible a los daños o condiciones ambientales donde se desarrolla, puesto que también su distribución en la zona es muy restringida. Además, lo anterior concuerda con la actividad cambial que exhibe, ya que es continua durante el año.

De acuerdo a los resultados, los valores de la tasa radial y RGR son mayores en tallos de menos de 15 mm de diámetro y disminuyen a medida que éstos aumentan en diámetro. Aunque parece haber una correlación negativa de la RGR con el diámetro del tallo (Fig. 7.3 y 7.4) también pudiera tratarse de una distribución irregular en los diferentes diámetros. Sin embargo, estos resultados concuerdan con los obtenidos por Adamopoulos y Voulgaridis (2002) quienes indican que la tasa de crecimiento se incrementa en los primeros 5-9 anillos de crecimiento desde la médula para luego disminuir gradualmente en *Robinia pseudoacacia*.

La tasa de crecimiento observada en los tallos de las lianas de Los Tuxtlas, no es la misma en diferentes puntos de su circunferencia; tal vez por diferentes razones. El análisis de su actividad cambial (ver Cap. 6 de este trabajo) así lo señala.

7.6. LITERATURA CITADA

- Adamopoulos S. and E. Voulgaridis. 2002. Within-tree variation in growth rate and cell dimensions in the wood of black locust (*Robinia pseudoacacia*). *IAWA J.* 23(2): 191-199.
- Bormann, F.H. y G. Berlyn. 1983. *Edad y tasa de crecimiento en los árboles tropicales*. Edit.. Ed. C.E.C.S.A. Inst. Nac. Inv. Rec. Biót. Xalapa, Ver. Méx.
- Carlquist, S. 1982. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. *Stain Technology* 57: 311--317.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy: systematic ecological and evolutionary aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag, Berlín.
- Chatterjee, S., and B. Price. 1977. *Regression analysis by example*. John Wiley & Sons, New York.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York.
- Kukachka, B.F. 1977. Sectioning refractory woods for anatomical studies. U.S.D.A. Forest Serv. Research Note FPL-0236: 1-9 (also *Microscopica Acta* 80: 301-307, 1978).
- Kuroda, K. and K. Shimaji. 1984. The pinning method for marking xylem growth in hardwood species. *Forest Sci.* 30(2): 548-554.
- Kuroda, K. and Y. Kiyono. 1997. Seasonal rhythms of xylem growth measured by the wounding method and with a band-dendrometer: an instance of *Chamaecyparis obtusa*. *IAWA Journal* 18(3): 291-299.
- Lang, G.E. and D.H. Knigh. 1983. Tree growth, mortality recruitment and canopy gap formation during a 10-year period in a tropical moist forest. *Ecology* 64(5): 1075-1080.
- Mariaux, A. 1967-1968. Les cernes dans les bois tropicaux africains, nature et périodicité. *Bois et forêts des tropiques* No. 113: 3-14 y 114: 23-37.
- Putz, F.E. 1983. Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest In the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biótica* 15: 185-189.

- Sass, J.E. 1958. *Botanical microtechnique*. 3d. Ed. Iowa State Coll. Press, Ames.
- Shiokura, T. 1989. A Method to measure radial increment in tropical trees. *IAWA Bull.* n.s., 10(2): 147-154.
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree rings*. Reidel Dondrecht.
- Sibly, J.H.R.M., and T.H. Clutton-Brock. 2003. Wildlife population growth rates. The Royal Society, Cambridge University Press. pp. 362.
- Vetter, R.E. and P.C. Botosso. 1989. Remarks on age and growth rate determination of amazonian trees. *IAWA Bull.* n.s. 10(2): 133-145.
- Williams-Linera, G. 1996. Crecimiento diamétrico de árboles caducifolios y perennifolios del bosque mesófilo de montaña en los alrededores de Xalapa. *Madera y Bosques* 2(2):53-65.

**PARTE III:
DISCUSIÓN Y
CONCLUSIONES**

8. DISCUSIÓN GENERAL

En general, se considera que una selva tropical lluviosa no presenta una estacionalidad climática marcada. La temperatura es muy constante durante todo el año y la precipitación pluvial no escasea. Tales condiciones predisponen la idea de que las plantas crecen continuamente (Worbes, 1989), aunque sólo muy pocas especies pueden hacerlo. La mayoría de las plantas perennes alternan períodos de crecimiento con períodos de descanso. Esta periodicidad está sincronizada con algunos factores ambientales (climáticos), siendo los más significativos la temperatura y la precipitación pluvial.

En zonas frías y templadas, los períodos de crecimiento están correlacionados con los ritmos térmicos, mientras que la precipitación pluvial es de importancia secundaria; en las regiones tropicales, los cambios de temperatura son muy pequeños y los ciclos de la precipitación pluvial son más importantes (Breitsprecher y Bethel, 1990).

En la región de Los Tuxtlas existe una marcada estacionalidad con respecto a la precipitación pluvial que presenta sus valores máximos durante los meses de abril a octubre. La temperatura se mantiene más constante y su influencia en la estacionalidad es relativamente baja. Según Creber y Chaloner (1990) y Priya y Bhat (1999), las lluvias son de gran importancia ya que su influencia para la actividad cambial es muy alta.

La marcada estacionalidad entre los períodos lluvioso y seco en Los Tuxtlas, se asocia con la actividad cambial en tres de las cuatro especies de lianas estudiadas (excepto *T. octandrum*). De acuerdo con Avila *et al.* (1975), la actividad del cámbium está genéticamente controlada y, en muchas plantas, su ritmo es determinado por la disponibilidad de agua.

Machaerium cobanense, *M. floribundum* y *G. lupuloides* muestran un cámbium con mayor actividad durante la época de lluvias, de julio a octubre, presentando los valores máximos en el número de capas de células cambiales. En *T. octandrum* la actividad del cámbium parece no estar influenciada por la estacionalidad, ya que su crecimiento es continuo.

La zona cambial en las dos especies de *Machaerium* está formada principalmente por 3 a 4 capas de células en promedio, las cuales comienzan a incrementar su número un poco antes del inicio del período de lluvias en *M. cobanense* y mucho después del inicio en *M. floribundum*. Estas dos especies presentan un crecimiento “anómalo” según Obaton (1960) o variante cambial según Carlquist (1988), formando *cambia* sucesivos, lo que les permite asegurar un mayor éxito durante su desarrollo. La estructura anómala consiste de capas sucesivas de xilema y floema secundarios alternándose. Entre las capa de xilema y floema se encuentra los nuevos cámbiums que se encuentran activos simultáneamente, al igual como lo observó Carlquist (2007) en Aizoaceae. El número de cilindros vasculares originados por diversos *cambia* sucesivos depende del diámetro de los tallos. En tallos de hasta 2 cm de diámetro se encontraba un nuevo cámbium y en los de 5 cm de diámetro podían observarse hasta 3. Aunque Carlquist (2007) encontró que en las Aizoaceae se forman varios *cambia* sucesivos por año, en las especies de *Machaerium* mínimo sería uno por año (por las observaciones obtenidas con las marcas en los tallos). De este modo, el crecimiento del tallo se ve incrementado tantas veces como *cambia* sucesivos tenga, resultando en una dispersión ideal del tejido vascular con respecto a la distribución de agua y almacenamiento de fotosintatos (Carlquist, 2007). Además, la presencia de una variante cambial con floema incluido en bandas concéntricas, les permite reparar eficazmente los daños ocasionados por diferentes medios (animales, caída de ramas, huracanes, etc.). Dobbins y Fisher (1986); Fisher y Ewers (1989, 1991) han enfatizado que los diferentes arreglos anómalos dentro del xilema secundarios (incrementan de manera importante la flexibilidad mecánica de los tallos, previniendo su ruptura y ofreciendo protección mecánica a los tejidos blandos como el floema al estar éste inmerso dentro del xilema. También sugirieron que los tejidos producto de las variantes cambiales, promueven la cicatrización de tallos dañados; y aunque Carlquist (1988) cuestionó la significancia de tal cicatrización en la naturaleza, se ha demostrado que estas lianas tienen una gran capacidad para la regeneración y supervivencia después de daños naturales traumáticos. Tal vez, por esta razón, aunque muchos murieron, se

recuperó un mayor número de individuos de las especies de *Machaerium* que de las otras especies, para este estudio.

Por lo tanto, las diferencias que pudieran presentar las especies a nivel de actividad cambial pueden ser encontradas en el análisis de la estructura anatómica y del papel que juegan en el ecosistema. *Machaerium cobanense* y *M. floribundum* son muy similares en su anatomía; sin embargo, mientras que *M. cobanense* se le encuentra principalmente en los estratos inferiores del sotobosque, *M. floribundum* se desarrolla más en el dosel. Y aunque no se hizo un análisis detallado del porcentaje de fibras y de parénquima axial en las dos especies, fue metodológicamente claro que la madera (xilema) y la corteza de *M. floribundum* son más duras, lo que le permite a los tallos jóvenes ser más erectos que los de *M. cobanense*. La característica de tener tallos erectos implica crecer más directamente hacia el dosel.

Lo que debo remarcar es la presencia de un dimorfismo de vasos en estas lianas, lo cual es coherente con las necesidades hidráulicas de los tallos delgados ante la presencia de una estacionalidad en la precipitación pluvial; y aún más notable, es el gran porcentaje de vasos angostos (80%) en el xilema de *T. octandrum*, totalmente inverso a lo que se observa en las otras tres especies. Tal vez esta abundancia de vasos angostos explique la actividad cambial constante durante todo el año en *T. octandrum*, ya que de esta manera se asegura un suministro constante de agua durante la estación seca.

El crecimiento radial del xilema secundario en las lianas tropicales de Los Tuxtlas, objeto de este estudio fue de 0.79 mm/año a 2.01 mm/año. Estos valores representan una tasa de crecimiento relativo del 20 al 30%, demostrando que son menores a las reportadas para árboles, cuyas tasas de crecimiento diametral promedio oscilan entre 0.29 y 0.83 cm/año (en bosque mesófilo de montaña; Williams-Linera, 1996) y 0.01 a 1.5 cm/año (en selva tropical húmeda; Lang y Knight, 1983). Estos datos respaldan las observaciones acerca de lo delgado del tallo de las lianas y su lento crecimiento diametral.

La respuesta al crecimiento que manifiesta cada especie, es permitida por la plasticidad que pueda presentar a las diferentes condiciones del ambiente que le

rodea. Por esta razón, se puede señalar que las especies de *Machaerium* presentan una mayor variabilidad con respecto a su amplia distribución dentro de la selva, debido a las características anatómicas de su xilema secundario y a su actividad cambial; mientras que *G. lupuloides* y *T. octandrum* están más restringidas a las zonas bajas u hondonadas con mayor cantidad de humedad en el suelo.

9. CONCLUSIONES GENERALES

A. Anatomía

- *Machaerium cobanense* y *M. floribundum* muestran una estructura anatómica anómala, producto de la variante cambial denominada de cambia sucesivos, mientras que *Gouania lupuloides* y *Trichostigma octandrum* tienen una estructura anatómica típica con un solo cilindro vascular continuo.
- *M. cobanense*, *M. floribundum* y *G. lupuloides* presentan una estructura anatómica con la estratificación de elementos de vaso, radios y parénquima axial y la presencia de laticíferos en el floema secundario.
- Las 4 especies exhiben un dimorfismo de vasos, con el 60-80% de vasos anchos y 20-40% de vasos angostos, excepto en *T. octandrum*, cuyos porcentajes son del 20% para los anchos y 80% para los angostos.
- En *T. octandrum* no se forma el cámbium interfascicular y los vasos están agregados en cadenas radiales, como características principales.

B. Actividad cambial

- En las cuatro especies el cámbium está activo a través de todo el año.
- Tres de las especies, excepto *T. octandrum*, presentan una actividad cambial significativamente más alta durante el período lluvioso, de abril a octubre.

- La actividad del cámbium se inicia a principios de abril y cesa a finales de octubre.
- *T. octandrum* tiene una actividad cambial continua durante el año.
- La actividad cambial se ve influenciada por los cambios en la precipitación pluvial, más no por la T° .
- Es posible que la actividad cambial continua en *T. octandrum* sea un resultado de la abundancia de vasos angostos

C. Tasa de crecimiento radial

- El método de herida cambial, usando una cuchilla, para comprender la dinámica del crecimiento en lianas mostró ser eficiente.
- El crecimiento radial del xilema secundario en las lianas estudiadas varió de 0.79 mm/año a 2.01 mm/año.
- Las cuatro lianas estudiadas mostraron una tasa de crecimiento relativo promedio entre 20 y 30% anual, mostrando valores menores a los reportados para árboles.
- Existe cierta correlación negativa de la tasa de crecimiento radial y relativo, con respecto al diámetro del tallo.
- *M. cobanense* y *M. floribundum* de cambia sucesivos, son las especies con una mayor variabilidad de la tasa de crecimiento relativo entre individuos, indicado una mayor plasticidad que en las otras dos especies con un solo cámbium, proporcionándoles una mayor distribución y supervivencia.

10. LITERATURA CITADA GENERAL (Introducción general y discusión general)

- Ángeles, G. and C. León-Gómez, 1997. Bark anatomy of four tropical Vitaceae from Veracruz, Mexico. *IAWA Journal* 18(3): 213-226.
- Amobi, C.C. 1973. Periodicity of wood formation in some trees of lowland rainforest in Nigeria. *Ann. Botany* (London) N.S. 38:931-936.
- Ávila, G., M.E. Aljaro, S. Araya, G. Montenegro and J. Kummerow. 1975. The seasonal cambial activity of Chilean and California shrubs. *Am. J. Bot.* 62: 473--478.
- Bailey, I.W. 1923. The cambium and its derivative tissues. IV. The increase in girth of the cambium. *Amer. J. Bot.* 10: 499-509.
- Bamber, R.K. and B.J.H. ter Welle. 1994. Adaptative trends in the wood anatomy of lianas. In Iqbal, M. (Ed.) *Growth patterns in vascular plants*. Dioscorides Press. Portland, Oregon, U.S.A. Cap. 10: 272-287.
- Bannan, M.W. 1955. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 33: 113-138.
- Bannan, M.W. 1960a. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 38: 177-183.
- Bannan, M.W. 1960b. Ontogenetic trends in conifer cambium with respect to frequency of anticlinal division and cell length. *Can. J. Bot.* 38: 795-802.
- Bannan, M.W. 1962. The vascular cambium and tree ring development. In. T.T. Kozlowski (ed.), *Tree Growth*:113-138. The Ronald Press Co., New York.
- Bannan, M.W. 1963a. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Can. J. Bot.* 41: 811-822.
- Bannan, M.W. 1963b. Tracheid size and rate of anticlinal division in the cambium of *Cupressus*. *Can. J. Bot.* 41: 1187-1197.
- Baretta-Kuipers, T. 1981. Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to Taxonomy. *Advances in Legume Systematics, Part 2*. Eds. R.M. Polhill & P.H. Raven. p. 677-705.

- Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa
- Breitprecher, A. and J.S. Bethel. 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71(3): 1156-1164.
- Butterfield, B.G. 1972. Developmental changes in the cambium of *Aeschynomene hispida* Willd. *New Zeal. J. Bot.* 10: 373-386.
- Butterfield, B.G. 1975. Terminology used for describing the cambium. *IAWA Bull.* 1: 13-14.
- Campos-Villanueva, A., M.K. Lawrence y A. Delgado-Salinas. 2004. Bejucos y otras trepadoras de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM, 36. 155 p.
- Carlquist, S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press, Berkeley (ca. 259 pp.)
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy: systematic ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag, Berlín.
- Carlquist, S. 2007. Successive cambia in Aizoaceae: products and process. *Bot. J. Linn. Soc.* 153: 141-155.
- Carmona-Jiménez, M.L. 1992. Estudio anatómico, morfológico y etnobotánico de algunas maderas de importancia medicinal en México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 182 pp.
- Castelan-Sanchez, L. A. 1992. *Anatomía de la madera y corteza de Salacia megistophylla de la región de Los Tuxtlas Veracruz*. Tesis de Licenciatura. E.N.E.P. Iztacala, UNAM, México, D.F. pp. 74
- Castellanos, A.E., H.A. Mooney, S.H. Bullock, C. Jones and R. Robichaux. 1989. Leaf, stem, and metamer characteristics of vines in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico. *Biotrópica* 21(1): 41-49.
- Catesson, A.M. 1964. Origine, fonctionnement et variations cytologiques saisonnières du cambium de l' *Acer pseudoplatanus* L. (Acéracées). *Ann. Sci. Nat. Bot.* (France) 12ème série 5: 229-498.
- Creber, G.T., and W.G. Chaloner. 1990. Environmental influences on cambial

- activity. In: M. Iqbal (ed.), *The vascular cambium*: 159--199. Research Studies Press Ltd., England.
- Chattaway, M.M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Trop. Woods* 29: 20-28.
- Chatterjee, S., and B. Price. 1977. Regression analysis by example. John Wiley & Sons, New York.
- Cheadle, V.I. and K. Esau. 1958. Secondary phloem in the Calycanthaceae. Univ. Calif. Publs Bot. 29: 397-510.
- Dave, Y.S. and K.S. Rao. 1982. Seasonal activity of the vascular cambium in *Gmelina arborea* Roxb. *IAWA Bull.* n.s. Vol. 3(1): 59-65.
- Davis, J. D. and R. F. Evert. 1968. Seasonal development of the secondary phloem in *Populus tremuloides*. *Bot. Gaz.* 129(1): 1-8.
- Dobbins, D.R. and J.B. Fisher. 1986. Wound responses in girdled stems of lianas. *Bot. Gaz.* 147: 278-289.
- Esau, K. 1965. Vascular differentiation in plants. Holt Rinehart Winston, New York, 160 p.
- Esau, K. and V.I. Cheadle. 1955. Significance of cell division in differentiating secondary phloem. *Acta Bot. Neerl.* 4: 348-57.
- Esau, K. and V.I. Cheadle. 1969. Secondary growth in *Bougainvillea*. *Ann. Bot.* 33: 807-819.
- Fisher, J.B. and F.W. Ewers. 1989. Wound healing in stems of lianas after twisting and girdling injuries. *Bot. Gaz.* 150(3): 251--265.
- Fisher, J.B. and F.W. Ewers. 1991. Structural responses to stem injury in vines. In: Putz, F.E. and H.A. Mooney (Ed.), *The biology of vines*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 99-126.
- Fisher, J.B. and F.W. Ewers. 1995. Vessel dimensions in liana and tree species of *Gnetum* (Gnetales). *Amer. J. Bot.* 82(11): 1350-1357.
- Font Quer, P. 1977. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A. (6ª reimpresión). Barcelona, España.
- Font Quer, P. 1973. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S.A. (4ª reimpresión). Barcelona, España. 1244 pp.

- García E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM. México. 246 pp.
- García, A.M.C. 1988. Landscape ecological approach for forest conservation. A case in Los Tuxtlas Veracruz, Mexico. Master's thesis, International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC) Enschede, Netherlands.
- Gartner, B.L., S.H. Bullock, H.A. Mooney, V.B. Brown, and J.L. Whitbeck. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *Amer. J. Bot.* 77: 742-749.
- Gartner, B.L. 1991a. Stem hydraulic properties of vines vs shrubs of western poison oak, *Toxicodendron diversifolium*. *Oecologia* 87: 180-189.
- Gartner, B.L. 1991b. Relative growth rates of vines and shrubs of western poison Oak. *Toxicodendron diversilobum* (Anacardiaceae). *Amer. J. Bot.* 78(10): 1345-1352.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz, F.E. and H.A. Mooney (Ed.), *The biology of vines*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 3-49.
- Gerwing, J.J. 2004. Life history diversity among six species of canopy lianas in a old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 190: 57-72.
- Hartig, T. 1853. Über die entwicklung des jahresringes der holzpflanzen. *Bot. Zeitung* 11, 31/32: 553-579.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías y L. González-García. 1991a. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica* 23: 242-254.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías y L. González-García. 1991b. *Manual de identificación de frutos y semillas anemócoros de árboles y lianas de la Estación de "Los Tuxtlas" Veracruz, México*. Cuadernos del Instituto de Biología No. 12. UNAM México.
- Iqbal, M. and A.K.M. Ghose. 1990. Cambial concept and organization. In: *The vascular cambium* (ed. M. Iqbal): 1-36. Research Studies Press, Taunton, U.K.

- IAWA Committee on the Standardization of Terms of Cell Size. 1937. Standard terms of lengths of vessel members and wood fiber. *Trop. Woods* 51: 21.
- IAWA Committee on the Nomenclature. 1939. Standard terms of size for vessel diameter and ray width. *Trop. Woods* 59: 51-52.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n.s. 10(3): 219-332.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- Jost, L. 1891. Ueber Dickenwachstum und Jahresringbildung. *Botanische Zeitung* 49: 485-495, 501-510, 525-531, 541-547, 557-563, 573-579, 589-596, 605-611, 625-630; plates VI-VII.
- Jost, L. 1893. Ueber Beziehungen zwischen der Blattentwicklung und der Gefässbildung in der Pflanze. *Botanische Zeitung* 51(Part 1): 89-138; plate V.
- Junikka, L. 1994. Survey of English macroscopic bark terminology. *IAWA Journal* 15: 3-45.
- Kleinmann, A. 1923. Ueber kern und zellteilungen im cambium. *Bot. Arch.* 4: 133-147.
- Kozlowski, T.T. 1962. Photosynthesis, climate and tree growth: 149-164. In: Kozlowski, T.T. (ed.) *Tree Growth*. New York, U.S.A.
- Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Bot. Gaz.* 96: 547-557.
- Kukachka, B.F. 1977. Sectioning refractory woods for anatomical studies. U.S.D.A. Forest Serv. Research Note FPL-0236: 1-9 (also *Microscopica Acta* 80: 301-307, 1978).
- Larson, P.R. 1964. Some indirect effects of environment on wood formation. Págs. 345-365. In: M.H. Zimmermann ed. *The formation of wood in forest trees*. Academic Press. New York, U.S.A.
- Larson, P.R., and J.G. Isebrands. 1978. Functional significance of the nodal constricted zone in *Populus deltoides* Bartr. *Can. J. Bot.* 56: 801-804.
- Larson, P.R. 1994. *The vascular cambium*. Springer-Verlag, New York, U.S.A.
- Lawton, J.R. and J. R.S. Lawton. 1971. Seasonal variations in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria. *New Phytologist* 70:187-196.

- León-Gómez, C. 1986. Estructura anatómica de las lianas de una Selva Baja Caducifolia (Chamela, Jal.). 7ª Reunión Anual Académica del Instituto de Biología, UNAM.
- León-Gómez, C. 1990. Estructura anatómica de lianas de vegetación caducifolia. XI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxtepec, Mor. Mex.
- León-Gómez, C. 1997. *Arquitectura hidráulica de Vitaceas (Lianas) de Los Tuxtlas Ver.* Tesis de Maestría en Biología. Facultad de Ciencias, UNAM. 137 pp.
- León-Gómez, C. y J.Barajas-Morales. 1987. Variación de la estructura de la madera en *Cordia elaeagnoides* DC. *Biótica*. 12(2): 121-129.
- León-Gómez, C., A. Campos-Villanueva y M.G. Villa Fernández. 2008. Manual para la identificación de lianas por medio de la morfología del tallo. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. (en prensa).
- León-Gómez, C. and A. Monroy-Ata. 2005. Seasonality in cambial activity of four lianas from a Mexican lowland tropical rainforest. *IAWA Journal* 26(1): 111-120.
- Lev-Yadum, S. and N. Liphshitz. 1986. Growth ring terminology - Some proposals. *IAWA Bull.* n.s. 7(1): 72.
- Lévy, M.P. 1869. Notes sur les lianes, adressées a M. Bureau. Soc. Bot. France, 279-285.
- Liphshitz, N. and S. Lev-Yadun. 1986. Cambial activity of evergreen and seasonal dimorphics around the Mediterranean. *IAWA Bull.* 7(2): 145-153.
- Londré, R.A. and S.A. Schnitzer. 2006. The distribution of lianas and their change in abundance in temperate forests over the past 45 years. *Ecology* 87(12): 2973-2978.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado presente y futuro. In: A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanez, S. del Amo y C.A. Butanda (eds.), *Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*: 31--69. Ed. Continental, México.
- Lozano-García, S., G. Ibarra-Manríquez y S. Sosa-Nájera. 1995. Palinología de las

- lianas de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. *Bol. Soc. Bot. México* 57: 79-102.
- Lutz, H.J. 1943. Injuries to trees caused by *Celastrus* and *Vitis*. *Bull. Torrey Bot. Club* 70: 436-439.
- Mennega, A.M.W. 1968. On two new species and one new variety of *Dicranostyles* (Convolvulaceae) collected in the Guianas and Amazonia. Reprinted from *Proceedings, series C*, 7: 5.
- Mennega, A.M.W. 1969. The structure of *Dicranostyles* (Convolvulaceae) *Acta Bot. Neel.* 18 (1): 173-179.
- Mennega, A.M.W. 1972. A survey of the wood anatomy of the new world Hippocrateaceae. Reprinted from *Research Trends in Plant Anatomy* K. A. Chowdhury Commemoration Volume. Ed. A. K. W. Ghose and Mohd. Yunus. pp.61-72.
- Mennega, A.M.W. 1997. Wood anatomy of the Hippocrateoideae (Celastraceae). *IAWA Journal* 18(4): 331-368.
- Molina-Freaner, F. and C. Tinoco-Ojanguren, 1997. Vines of a desert plant community in Central Sonora, Mexico. *Biotrópica* 29(1): 46-56.
- Nair, M.N.B. and H.Y. Mohan Ram. 1990. Structure of wood and cambial variant in the stem of *Dalbergia paniculata* Roxb. *IAWA Bull.* n.s. 11: 379-391.
- Nair, M.N.B. 1993. Structure of stem and cambial variant in *Spatholobus roxburghii* (Leguminosae). *IAWA Journal* 14(2): 191-204.
- Obaton, M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormales des forêts denses d'Afrique occidentale. *Ann. Sci. Nat. (Botanique)*, Sér. 12 1: 1-220.
- Opler, P.A., H.G. Baker and G.W. Frankie. 1991. Seasonality of climbers: a review and example from Costa Rican dry forest. In: Putz, F.E. and H.A. Mooney (Ed.), *The biology of vines*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 377-391.
- Ortis-Bonilla, C.M. 1998. Patrón de comportamiento del diámetro de vasos en *Cissus sicyoides* L., a diferentes edades. Tesis de Licenciatura. Esc. Nal. Est. Sup. Iztacala, UNAM. México, D.F. 67 p.
- Paliwal, G.S., and N.V.S.R.K. Prasad. 1970. Seasonal activity of cambium in some tropical trees I. *Dalbergia sissoo*. *Phytomorphology* 20: 333-339.

- Paliwal, G.S., N.V.S.R.K. Prasad., V.S. Sajwan and S.K. Agarwal. 1975. Seasonal activity of cambium in some tropical trees II. *Polyalthia longifolia*. *Phytomorphology* 25: 478-484.
- Peñaloza, J. 1982. Morphological specialization and attachment success in two twining lianas. *Amer. J. Bot.* 69: 1043-1045.
- Peñaloza, J. 1984. Basal branching and vegetative spread in two tropical rainforest lianas. *Biotropica* 16: 1-9.
- Pérez-Salicrú, D.R. and M.G. Barker. 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecología* 124: 469-475.
- Pérez-Salicrú, D.R. and W. de Meijere. 2005. Number of lianas per tree and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas, México. *Biotrópica* 37(1): 153-156.
- Philipson, W.R. and J.M. Ward. 1965. The ontogeny of the vascular cambium in the stem of seed plants. *Biol. Rev.* 40: 534-579.
- Priya, P.B. and K.M. Bhat. 1999. Influence of rainfall, irrigation and age on the growth periodicity and wood structure in teak (*Tectona grandis*). *IAWA Journal* 20(2): 181--192.
- Putz, F.E. 1983. Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest In the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biótica* 15: 185-189.
- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65(4): 1713-1724.
- Raatz, W. 1892. Die Stabbildungen im secundarem Holzkorper der Baume und die Initialentheorie. *Jahrbucher fur wissenschaftliche Botanik*, 23: 567-636.
- Rao, K.S. and Y.S. Dave. 1981. Seasonal variations in the cambial anatomy of *Tectona grandis* (Verbenaceae). *Nord. J. Bot.* 1: 535-542.
- Rios Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Asoc. Mex. Geol. Petrol. Bol.* 4: 325--376.
- Rogers, S. 1981. Seasonal variation in radial growth and phloem activity of *Terminalia ivorensis* A. Chev. *Ann. Bot.* 47:603- 610.
- Siddiqui, T.O. 1991. Impact of seasonal variation on the structure and activity of

- vascular cambium in *Ficus religiosa*. *IAWA Bull.* 12(2): 177-185.
- Sledge, W.A. 1930. The rooting of woody cuttings, considered from the standpoint of anatomy. *Jour. Pomology and Hort. Sci.* 8: 1-22.
- Solereder, H. 1908. Systematic anatomy of the Dicotyledons. Trans: L. A. Boodle, F. E. Fritsch. 2 Vols. Oxford: Clarendon Press.
- Schnitzer, S.A., J.W. Dalling and W.P. Carson. 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655-666.
- Schnitzer, S.A. and F. Bongers. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17(5): 223-230.
- Srivastava, L.M. 1963. Cambium and vascular derivatives of *Ginkgo biloba*. *J. Arnold Arbor.* 44: 165-192.
- Srivastava, 1964. Anatomical, physiological and chemical properties of forest tree bark. *Forest research* 1: 203-277.
- Ter-Welle, B.J.H. 1985. Differences in wood anatomy of lianas and trees. Pan-American Regional Wood Anatomy Conference, Curitiba, Brazil. *IAWA Bull. n.s.* 6: 70 (abstract).
- Trockenbrodt, M. 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. *IAWA Bull. n.s.* 11: 141-166
- Villa-Fernández, M.G., J. Barajas-Morales y G. Angeles. 1998. Estudio anatómico de *Hippocratea excelsa* HBK. (Hippocrateaceae). *Acta Botánica Mexicana* 43: 7-21.
- Waisel, Y. & A. Fahn. 1965a. A radiological method for the determination of cambial activity. *Physiology Pl.* 18: 44-46
- Waisel, Y. & A. Fahn. 1965b. The effects of environment on wood formation and cambial activity in *Robinia pseudo-acacia*. *New Phytol.* 64: 436-442
- Waisel, Y., I. Noah & A. Fahn. 1966. Cambial activity in *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. II. The production of phloem and xylem elements. *New Phytol.* 65: 319-324.
- Wareing, P.F. & D.L. Roberts. 1956. The photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudo-acacia*. *New Phytol.* 55:356-366

- Wilson, B.F., T.J. Wodzicki & R. Zahner. 1966. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology. *For. Sci.* 12: 438-440.
- Worbes, M. 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundations forests, savannas and mountain forests in the neotropics. *IAWA Bull.* n.s. 10:109-122.
- Worbes, M. and Junk, W. J. 1989. Dating tropical trees by means of C¹⁴ from bomb tests. *Ecology* 70:503-507.