



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**Acumulación y estructura anatómica del xilema en plántulas de especies
leñosas de un bosque tropical caducifolio: un enfoque adaptativo**

TESIS

PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A

DIANA JACQUELINE CISNEROS DE LA CRUZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ

LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, 2012





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice

Resumen	4
Abstract	5
Introducción.....	6
Antecedentes.....	9
Objetivos	11
Material y método.....	12
Características generales del sitio de origen del germoplasma	12
Las plántulas.....	13
Procesamiento del material anatómico	14
Descripciones y mediciones	15
Análisis estadísticos	17
Resultados	18
Descripciones y mediciones	18
Descripciones anatómicas	18
Mediciones.....	33
Discusión.....	48
Descripciones y mediciones.....	48
Descripciones	48
Mediciones (Conductividad y vulnerabilidad)	51
Acumulación del xilema	54
Fenología foliar: estacionalidad de las especies	57

Síntesis de estrategias adaptativas	60
Conclusiones.....	63
Literatura citada.....	64

Resumen

Las estrategias adaptativas que desarrollan las plantas durante los primeros meses de vida son indispensables para su supervivencia y desarrollo y dependerán de las características ambientales donde ellas crecen. Esto determinará su fisiología y estructura anatómica, ya sea a nivel de un órgano o de toda la planta. Algunos de los caracteres que intervienen en la adaptación de una especie son la acumulación y estructura anatómica del xilema, además de otros factores como su morfología y fenología. Estudios donde se evalúen las posibles estrategias adaptativas de las especies de uso forestal, son importantes para un adecuado aprovechamiento y conservación de este recurso. En este estudio se evaluó la estructura anatómica del xilema y su acumulación en ocho especies cultivadas en invernadero, oriundas de un bosque tropical caducifolio del desierto Sonorense, México. Se realizaron cortes transversales del hipocótilo en cuatro fases de desarrollo durante los primeros 10 meses de vida de las plántulas para evaluar la acumulación del xilema. Caracteres anatómicos como el diámetro del lumen, grosor de pared de los vasos, número de vasos/ mm^2 , así como el porcentaje de acumulación del xilema e índice de agrupación, conductividad relativa e índice de vulnerabilidad, se discuten en función de las posibles adaptaciones de las especies al ambiente de donde proceden. Se encontraron tres tendencias con respecto al porcentaje de acumulación del xilema, relacionadas con las características anatómicas del xilema. Éstas reflejan diferentes estrategias adaptativas a condiciones de clima árido y semiárido.

Abstract

The adaptive strategies of plants during the first months of life are important to their survival and development, and will depend on the environmental characteristics where they grow. This will determine their physiological and anatomical structure, either at the level of an organ or whole plant. Some of the characters involved in the adaptation of a species are the accumulation and anatomical structure of xylem, in addition to other factors such as morphology and phenology. Studies assessing possible adaptive strategies of forestry species are highlighted for proper utilization and conservation of this forest resource. This study evaluated the anatomical structure of the xylem and accumulation in eight species grown in the greenhouse, native to tropical deciduous forest of the Sonoran Desert, Mexico. Cross sections of four stages of hypocotyl development during the first 10 months of age of seedlings were obtained to evaluate xylem accumulation. Anatomical features such as vessel lumen diameter and wall thickness, number of vessels/mm², and the rate of accumulation of xylem, cluster index, relative water conductivity and vulnerability index are discussed in terms of any adjustments species to the environments they come from. We found three trends in the percentage of xylem accumulation related to anatomical characteristics of xylem. These reflect different adaptive strategies to conditions of arid and semiarid climate.

Introducción

Las estrategias adaptativas que desarrollan todas las plantas son indispensables para su supervivencia y éstas dependerán directamente de las características ambientales donde ellas crecen, así como de la disponibilidad de recursos. Estos factores afectaran directamente en su fisiología y por ende en su estructura anatómica, ya sea a nivel de un órgano o de toda la planta, lo que determinará su habilidad para sobrevivir y crecer (Cornelissen *et al.*, 1996; Marks, 2007). Tales adaptaciones anatómico-funcionales se pueden manifestar a partir de las primeras etapas de crecimiento de la planta, las cuales serán indispensables para su establecimiento y posterior desarrollo; además de influir en las tasas de crecimiento y, por lo tanto, en su posterior éxito reproductivo (Cornelissen *et al.*, 1996; Torres-Arias *et al.*, 2000; Ishida, *et al.*, 2005; Marks, 2007).

Algunas de las estrategias que influyen en la competitividad de las plantas en etapas tempranas son: la velocidad de crecimiento, el área foliar, la capacidad fotosintética y la arquitectura hidráulica (Torres-Arias *et al.*, 2000; Grotkopp *et al.*, 2002). Esta última juega un papel significativo en la adaptación de las plantas (Zimmermann, 1983), debido a que el xilema y floema son las rutas más importantes para la comunicación y transporte en todas las plantas vasculares. De hecho, el protofloema y protoxilema se forman desde la germinación y continúan desarrollándose a medida que el individuo crece (Schweingruber *et al.*, 2006).

Estudios en plántulas revelan que un factor significativo para un establecimiento exitoso en ambientes áridos, está relacionado con la interacción entre la tasa de crecimiento relativo y las características del tejido vascular, como una mayor densidad de los vasos, diámetros angostos en los conductos xilemáticos y mayor grosor de la pared de sus elementos traqueales (Carlquist y Hoekman, 1985; Castro- Díez *et al.*, 2003; Martínez-Cabrera, 2009; Terrazas *et al.*, 2011). En este sentido, la acumulación del xilema y floema puede estar regulada por diversos factores, como son los climáticos y los edáficos (Bissing, 1982; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2001; Marcati *et al.*, 2008), además de las características intrínsecas de cada especie (Esau, 1976; Fahn, 1982; Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005).

Por otra parte, la fenología también es un factor que interviene indirectamente en la acumulación de los tejidos vasculares (Devine y Harrington, 2009) y durante el establecimiento de la plántula; al tener una fuerte relación con la alternancia de periodos favorables y desfavorables (Castro- Díez, 1996; Yáñez-Espinosa *et al.*, 2001; Castro- Díez, *et al.*, 2003), de tal manera que la fenología foliar-tejido vascular (xilema) llegan a formar un binomio que se relaciona con las condiciones hídricas del individuo. En consecuencia, la fenología de las plantas puede ser considerada como parte de un conjunto de características que se relacionan entre sí y que son el resultado de la adaptación a las condiciones del ambiente (Castro- Díez *et al.*, 2003). A su vez un conjunto de especies que compartan caracteres fisiológicos, morfológicos y/o anatómicos, que condicionen una estrategia ecológica o funcional semejante pueden formar un “grupo funcional” (Grime, 1979).

En México, gran parte de su territorio pertenece a climas secos. El bosque tropical caducifolio de Sonora, corresponde en gran parte al grupo de climas áridos y semiáridos (Rzedowski, 2006; Molina y Van Devender, 2010). Comprender algunas de las estrategias (con énfasis en la acumulación y estructura del xilema) de las plantas que crecen en estos ambientes, desde sus primeros estadios de desarrollo, permitirá tener un mayor conocimiento en el manejo de especies con importancia forestal.

Antecedentes

Se han realizado numerosos trabajos que resaltan la interacción planta-ambiente bajo diversos contextos y disciplinas, como los fisiológicos (Abrams, 1994; Domínguez *et al.*, 2001; Benayas *et al.*, 2002; Reinoso *et al.*, 2005; Souza *et al.*, 1999), los morfológicos (Ortuño *et al.*, 1985; Splunder *et al.*, 1988; Schuch y Norem, 2004) y los anatómicos (Carlquist 1985; Espinoza y Melandri 2006; Nassar *et al.*, 2010). Con respecto a estos últimos, se han estudiado caracteres microscópicos de la madera en función de la actividad cambial de individuos maduros y su relación con la fenología foliar; en éstos es común observar que especies de zonas templadas o tropicales con estacionalidad marcada forman anillos de crecimiento, asociados con la caída de las hojas en los árboles (Paliwal y Prasad, 1970; Castro-Díez *et al.*, 2003; Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Yáñez-Espinoza *et al.*, 2006; Marcati *et al.*, 2008). Otros trabajos interpretan caracteres anatómicos del xilema secundario con relación a aspectos morfo-fisiológicos, como los de Carlquist y Hoekman (1985), Carlquist (1985), Shumway *et al.* (1993), Castro-Díez (1996), Castro-Díez *et al.* (1998, 2003), Cornelissen *et al.* (2003), Brodrigg *et al.* (2005), Yáñez-Espinoza *et al.* (2006) y Hernández *et al.* (2010).

Investigaciones similares en plántulas, son menos frecuentes. Se registran en este rubro los de Castro-Díez *et al.* (1998), quienes realizaron una correspondencia entre características intrínsecas como la tasa de crecimiento relativa (RGR) y caracteres anatómicos (diámetro de los vasos, grosor de pared, densidad del tallo) de plántulas de 80

especies leñosas mediterráneas, relacionándolos además con su forma de vida y fenología foliar. En este estudio se encontró una relación positiva entre un aumento en el diámetro de los vasos y una mayor tasa de crecimiento, así como que el mayor grosor de la pared de los vasos se relaciona estrechamente con las especies caducifolias.

En México son escasos los trabajos sobre las posibles adaptaciones anatómicas de plántulas provenientes de zonas secas. Sobre este tema se registran algunos trabajos morfo-anatómicos. Loza-Cornejo *et al.* (2003) llevaron a cabo un estudio morfo-anatómico de plántulas de *Stenocereus queretaroensis* con relación a su metabolismo fotosintético. Terrazas *et al.* (2011), caracterizaron la formación del cámbium vascular y cámbiumes sucesivos en plántulas de *I. arborescens* y evaluaron la acumulación del tejido secundario, encontrando que sus características anatómicas proveen de un sistema de conducción más eficiente para el óptimo establecimiento de las plántulas. Ciertos estudios solo realizan la descripción anatómica del desarrollo ontogenético en plántulas de *Ipomea batatas* (Convolvulaceae) (Hayward, 1932), de *Jatropha cordata* (Euphorbiaceae) (Popham, 1947) y de algunas especies de cactáceas columnares (Loza-Cornejo y Terrazas, 2011).

Objetivos

En esta investigación, el objetivo principal es describir y cuantificar la acumulación del xilema secundario en plántulas de ocho especies arbóreas oriundas de una selva baja caducifolia del desierto de Sonora, México, en los primeros diez meses de edad. Esto con la finalidad de: (1) conocer sus caracteres anatómicos y su posible relación con algunos aspectos morfo-fisiológicos y/o fenológicos de las especies y (2) entender posibles estrategias que las especies de diferentes linajes desarrollan durante su establecimiento bajo condiciones ambientales similares, a fin de saber si se pueden reconocer “grupos anatómicamente funcionales” que respondan favorablemente a las mismas condiciones climáticas.

Material y método

Características generales del sitio de origen del germoplasma

Las semillas de las especies estudiadas se obtuvieron de un bosque tropical caducifolio de Sonora. Los climas que prevalecen en este tipo de vegetación corresponden a los áridos y semiáridos, según la clasificación climática de Köppen, modificada por García (1988). Este tipo de vegetación se ha adaptado muy bien a condiciones con un amplio intervalo de temperaturas medias anuales que fluctúan entre los 14° y 26 °C, con un intervalo de precipitación promedio al año de 200 a 600 mm (Felger *et al*, 2001; Molina y De Vender, 2010).

Como es típico de los bosques tropicales caducifolios, también se presentan periodos contrastantes de humedad a lo largo del año. El inicio de las lluvias en el verano (julio- Septiembre) usualmente es momentáneo, con cambios abruptos de un tiempo caluroso y seco a uno más húmedo y menos caluroso. Lo que provoca, en el transcurso de seis a ocho semanas, el reverdecimiento de la vegetación y cambios drásticos en el paisaje árido hacia condiciones típicas de bosque tropical. El aprovechamiento de la humedad del suelo durante la estación de verano requiere que la vegetación sea capaz de responder y adaptarse rápidamente a las condiciones altamente variables; las plantas de medios áridos y semiáridos exhiben numerosas adaptaciones para persistir bajo estas condiciones (Molina y De Vender, 2010).

Las plántulas

Semillas de ocho especies leñosas provenientes de un bosque tropical caducifolio de Sonora, se germinaron y crecieron en invernadero. Se dejaron crecer bajo condiciones de luz, agua y nutrientes favorables. La radícula emergió 1 d después de la siembra, después de 6 d, las plántulas se transfirieron a macetas de 5-L en una mezcla de suelo de; 80% de arena, 10% del suelo del lugar de recolección de semillas y 10% de turba de musgo, en condiciones no limitativas de luz, agua y nutrientes. Se usaron 10 g de fertilizante de liberación lenta, colocados a una profundidad de 1 cm o menos (Osmocote NPK 15-9-12). Las macetas recibieron 50% de sol a través del uso de una malla de sombreado al 50%.

Las especies presentan fenologías foliares caducifolias; en condiciones de invernadero con recursos ilimitados, solo *I. arborescens* presentó un comportamiento caducifolio estricto, mientras que el resto conservaron sus hojas, por lo que se les considero caducifolias facultativas (Cuadro 1). Para su estudio se consideraron cuatro periodos de desarrollo, de acuerdo a lo siguiente: a los 5 días después de la germinación, cuando la hoja cotiledonaria se abre (estadio A), a los 10-15 días, cuando se expande la primera hoja verdadera (estadio B), al mes de crecimiento (estadio C) y a los siete-ocho meses (estadio D) cuando las especie caducifolia tiró sus hojas. Se estudiaron tres individuos por especie en cada periodo.

Cuadro 1. Especies en estudio, familia a la que pertenecen, nombre común y fenología foliar.

Familia	Especie	Nombre común	Fenología
Leguminosaeae	<i>Acacia willardiana</i> Rose	Palo blanco	Caducifolio facultativo
Bombacaceae	<i>Ceiba acuminata</i> (Wats) Rose	Kapoc, pochote	Caducifolia facultativa
Fabaceae	<i>Haematoxylum brasiletto</i> Karst	Palo de Brasil	Caducifolia facultativa
Convolvulaceae	<i>Ipomoea arborescens</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) G. Don	Cazahuate	Caducifolia estricta
Euphorbiaceae	<i>Jatropha cordata</i> (Ortega) Müll. Arg.	Torota, Papelío	Caducifolio facultativa
Fabaceae	<i>Prosopis velutina</i> Wooton	Mezquite	Caducifolia facultativa
Fabaceae	<i>Olneya tesota</i> A. Gray	Palo fierro	Caducifolia facultativa
Bignoniaceae	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.	Lapacho rosado	Caducifolia facultativa

Procesamiento del material anatómico

En cada individuo se separó el hipocótilo del eje (en el cual se refleja la acumulación total del xilema durante el crecimiento de la plántula). Se fijó en Formol-Ácido acético glacial-Alcohol etílico (FAA). La deshidratación se realizó con Tert- butanol (TBA) en un cambiador Leica automático TP1020, para posteriormente infiltrarse en parafina con punto de fusión 56°-58 °C. Se realizaron cortes transversales y longitudinales en un microtómo de rotación a un grosor de 12-14 µm; enseguida se tiñeron en safranina-

verde rápido y se montaron con resina sintética. Las muestras de los estadios D se ablandaron en glicerina-alcohol-agua y se cortaron con un micrótopo de deslizamiento a 20 μm de grosor (Ruzin, 1999).

Descripciones y mediciones

1) Descripciones: Se realizaron las descripciones anatómicas de los ejes, resaltando las diferencias en cada una de las fases de crecimiento. Para los estadios que desarrollaron crecimiento secundario se describió el xilema de acuerdo a las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA, 1989).

2) Mediciones: De cada fase se evaluaron los siguientes caracteres anatómicos del xilema: Número de vasos/ mm^2 , tamaño de los vasos y agrupación de los vasos. El número de vasos se contó en al menos 10 cuadrantes. Para el tamaño de los vasos se midieron 10 (fases A-B) y 30 vasos (fases C-D), considerando los de mayor diámetro tangencial y se obtuvo el promedio. Se midió el diámetro total (DT), diámetro del lumen (DL) y grosor de la pared (GP). El GP de los vasos se obtuvo de la relación $\text{DT-DL}/2$.

La agrupación se calculó usando el índice de agrupación (IA), propuesto por Carlquist (1988). Se contaron el número de vasos en al menos 25 agrupaciones de vasos (los vasos solitarios y vasos múltiples como un “grupo”) y se dividieron entre 25 (número de agrupaciones). Un índice = 1 indica exclusivamente vasos solitarios (es el valor máximo para el índice). Entre más pequeño sea el índice el número de vasos en cada agrupación será mayor.

3) La conductividad relativa (CR) e índice de vulnerabilidad (IV) se calcularon según Fahn (1986) y Carlquist (1977) respectivamente.

- Índice de vulnerabilidad (IV). Este índice se evaluó de acuerdo a Carlquist (1977), $V = DL/FV$; donde V = vulnerabilidad, DL = diámetro del vaso y FV = número de vasos por milímetro cuadrado. Cuando el valor es mayor o cercano a 1, significa que el sistema es vulnerable a la cavitación, mientras que más cercano sea el valor a 0, tendrá una mayor resistencia a los embolismos.
- Conductividad relativa (CR). Se obtuvo mediante la fórmula de Poiseuille modificada por Fahn (1986), $CR=r^4FV (\mu^4 \times 10^6)$, donde; r es el radio del vaso y FV es el número de vasos por milímetro cuadrado.

Porcentaje de acumulación del xilema

Se evaluó en las secciones transversales de los ejes en cada fase, para medirlo se consideró la porción de xilema en tallo. Para el área total del tallo en las fases C y D se midieron 4 radios a fin de hacer un promedio del mismo, en el caso de las fases A y B se obtuvo directamente el área transversal del eje.

La acumulación del xilema se midió considerando la porción del xilema en el tallo, se midió el ancho de éste de la médula hacia la corteza; en las fases A y B se consideró el % del xilema midiendo el área de los haces vasculares de la siguiente manera:

$$\%X = AH * No. H / AT * 100$$

Donde: AH = Área del haz vascular (μm^2); No. H = Número de haces vasculares; AT = Área total del tallo.

Para las fases C y D se realizó la siguiente proporción:

$$\%X = (GX/RT) * 100$$

Donde: %X = porcentaje de acumulación de Xilema; GX = ancho del Xilema (μm); RT = radio del tallo (μm)

Las mediciones se realizaron con un analizador de imágenes Image-Pro Plus v. 7.0 adaptado a una cámara de digital y un microscopio Nikon eclipse E200.

Análisis estadísticos

Los datos cuantitativos fueron sintetizados mediante la estadística de la tendencia central y de dispersión y se buscaron diferencias para los caracteres anatómicos e índices entre fases y entre especies mediante el análisis de varianza del modelo general lineal, seguido de una comparación múltiple de medias de Tukey. Para conocer el sentido de la asociación de las variables se utilizó la correlación de Pearson y el análisis de componentes principales (ACP) se realizó para conocer aquellas variables más importantes en la acumulación del xilema entre especies. Se usó el programa estadístico SAS (SAS Institute, 2008) con un nivel de confianza de 95%.

Resultados

Descripciones y mediciones

A continuación se muestran los resultados sobre la descripción anatómica de las especies, se resaltaron las diferencias entre cada fase. Los caracteres cuantitativos se muestran en el cuadro 1 y 2.

Acacia willardiana Rose. (Palo blanco)

Anatomía. Cuando se forman los primeros nomófilos (**Fase B**), el hipocótilo en vista transversal muestra una epidermis uniestratificada con células redondeadas. El córtex está formado por 16-20 estratos de células parenquimáticas de forma isodiamétricas. El cilindro vascular muestra la presencia de cambium vascular con poco crecimiento secundario. El floema presenta de 3-5 capas de células. El xilema se encuentra dispuesto en cuatro fascículos que se extienden tangencialmente, cada fascículo está formado de 38-47 vasos con paredes lignificadas. Presenta paquetes de fibras perivasculares primarias en proceso de lignificación (Fig.1A). La médula presenta células isodiamétricas de mayor tamaño que las del córtex, con paredes delgadas y espacios intercelulares angulares evidentes (Fig.10A). En la **fase C**, al mes de germinada la planta, en la parte más interna del córtex se desarrolla una peridermis (Fig.1B), ésta se compone de 8-9 hileras de células de felema y 5 de felodermis; hacia dentro se distinguen paquetes de fibras perivasculares primarias que se extienden tangencialmente alrededor del floema secundario, se alternan con células de

parénquima con cristales prismáticos. El floema secundario se conforma de 11-13 estratos en donde se distinguen 2 bandas discontinuas de fibras floemáticas, en la parte más cercana al cámbium vascular se observa una tercera banda en formación. El xilema secundario presenta porosidad difusa, los vasos se encuentran en hileras radiales de 2-4 y solitarios; existen numerosas fibras gelatinosas con abundantes gránulos de almidón, que en ocasiones forman bandas más o menos continuas; el parénquima axial es paratraqueal vasicéntrico aliforme y los radios son unicelulares (Fig.10E). En la **fase D**, la peridermis está formada por numerosas capas de felema que se abren anticlinalmente debido al aumento en diámetro del eje, la felodermis consta de 5-6 capas. El floema colapsado contiene gran cantidad de fibras, esclereidas y cristales prismáticos (Fig.1C), mientras que en el no colapsado las células se organizan radialmente en 30-34 estratos. En el xilema las bandas tangenciales de fibras gelatinosas con gránulos de almidón en las células se hacen más evidentes. En la médula también se observan estos contenidos (Fig.10I).

Características generales. Es un árbol perennifolio, pero puede perder sus hojas en condiciones de frío o sequía (caducifolia facultativa), de 3-6 (8) m de alto. Su corteza es exfoliante, de color blanco. Crece además en hábitats rocosos en matorrales xerófilos espinos y no espinosos. Es endémica de Sonora (Felger *et al.*, 2001; Shreve y Wiggins, 1993).

Haematoxylum brasiletto Karst. (Palo Brasil, palo tinto)

Anatomía. En la **fase A**, a los 5 días de germinación, presenta una epidermis uniestratificada de células rectangulares algunas, con contenidos rojos; en el córtex se

distinguen tres zonas; la externa está formada por 1-2 estratos células de parénquima con forma redondeada de menor diámetro que las más internas, en el estrato medio se observa una capa de células colapsadas que se interrumpen regularmente por pequeños paquetes de colénquima, el estrato interno tiene 2 capas de células de forma elíptica con cristales prismáticos, éstas rodean a bandas alargadas tangencialmente de fibras perivasculares primarias en proceso de lignificación (Fig.1D), que se interrumpen por parénquima. El floema primario se encuentra más desarrollado que el xilema primario, formando un continuo que se interrumpe por parénquima que sale de la médula hacia el córtex en cuatro sitios. El xilema se encuentra en ocho haces vasculares dispuestos en pares de 18-22 vasos cada uno. La médula es circular con células parenquimáticas isodiamétricas (Fig.10B). En la **fase B** a los 12 días, no existen cambios evidentes; excepto por que existe mayor lignificación tanto en los haces vasculares como en las fibras perivasculares primarias y mayor desarrollo del floema, el cual ya forma un anillo continuo, con cámbium vascular diferenciado. Al mes de germinación en la **fase C**, se ha desarrollado una peridermis intermedia en el córtex, de 10-12 estratos de células de felema, y debajo del felógeno 1-2 capas de felodermis. El córtex conserva 2-4 estratos de células de parénquima. La capa de células que rodea a las fibras perivasculares, presenta abundantes cristales prismáticos y ambas forman un anillo continuo que rodea al floema secundario. El xilema secundario es fibroso, presenta una porosidad difusa, los vasos se encuentran solitarios y en menor cantidad dispuestos en paquetes radiales de 2-4 vasos; existen bandas mixtas que se componen de fibras gelatinosas y lignificadas; el parénquima axial es aliforme confluyente con abundantes almidones en su lumen (Fig.1E); los radios son uniseriados de células

alargadas con abundantes gránulos de almidón (Fig. 1F; 10F). En la **fase D**, a los 10 meses de edad, hay un mayor desarrollo del tejido vascular secundario (Fig. 10J).

Características generales. Es un árbol perennifolio, pero puede perder sus hojas en condiciones de frío o sequía (caducifolia facultativa), de 3-7 (15) m de alto. Su corteza es de color café claro a rojiza. Crece en bajadas, planicies, cañones y arroyos en bosque tropical subcaducifolio, matorral xerófilo, así como en matorral espinoso (Felger 2001; Shreve y Wiggins, 1993).

Olneya tesota A. Gray (Palo fierro)

Anatomía. En la **fase A**, se observa una epidermis uniestratificada de células rectangulares de gran tamaño en comparación a las del córtex; en éste se pueden distinguir de 5-7 estratos de células parenquimáticas, existen paquetes de fibras gelatinosas y en la capa más interna del córtex se observan algunos cristales prismáticos. En el xilema no se distingue claramente los límites entre algunos haces vasculares debido a que ya existe algo de crecimiento secundario, pero se observan 10 fascículos con 3-20 vasos. La médula está formada por células parenquimáticas isodiamétricas de gran tamaño con gránulos de almidón (Fig. 1G). En la **fase B**, el córtex es amplio (24-25 estratos) con células parenquimáticas que van aumentando su tamaño hacia la médula, asociadas al cilindro vascular se organizan cuatro bandas alargadas tangencialmente de fibras gelatinosas. El tejido vascular forma un anillo continuo; el floema secundario tiene de 2-6 estratos; el xilema secundario forma una banda continua, la mayoría de los vasos se encuentran en proceso de lignificación; se observan algunas fibras en formación, con gránulos de almidón

en su lumen. La médula es amplia y presenta gránulos de almidón evidentes (Fig. 10C). Al mes de edad, en la **fase C**, el diámetro del eje es similar al de la fase B, pero existen cambios en sus tejidos. Existe todavía una epidermis, en la parte más interna del córtex se ha formado una peridermis con contenidos de forma esférico-elíptica de color ámbar. En el floema secundario se distinguen paquetes de fibras perivasculares y cristales prismáticos. El xilema secundario presenta porosidad difusa, los vasos están dispuestos en cadenas radiales largas de 2-6 vasos, escasos cúmulos de 4-5 y algunos solitarios; presenta paquetes tangenciales de fibras gelatinosas, intercaladas con el parénquima aliforme confluyente con gran cantidad de contenidos (Fig. 1H), los radios son grandes, uniseriados (Fig. 10G). A los 10 meses de edad en la **fase D**, se ha desarrollado completamente una peridermis, con 13-15 estratos de células de felema con abundantes aceites color verde-ámbar; la felodermis consta de 3-4 estratos de células. El córtex presenta 9-10 estratos de células parenquimáticas con forma isodiamétrica. En el floema secundario más externo, los radios se abren en forma de abanico, en la zona más externa de éste se aprecian paquetes de esclerenquima y células con cristales prismáticos y otras con gránulos de almidón (Fig. 1I). Las células del floema secundario tienen gran cantidad de contenidos, en la zona media del floema se distinguen pequeños paquetes de fibras gelatinosas entre los radios. El xilema secundario está más desarrollado, pero no se observan cambios evidentes, se ha almacenando gran cantidad de almidones en parénquima y médula (Fig. 10K).

Características generales. Es un árbol normalmente perennifolia, pero puede perder sus hojas en condiciones de frío o sequía (caducifolia facultativa). Es un árbol de 7-8.5 m, con una corteza grisácea, su madera es extremadamente dura. Se encuentra en bajadas, valles,

planicies, y cercana a arroyos, en matorral xerófilo y espinoso. Es endémico de Sonora (Felger *et al.*, 2001).

Prosopis velutina Wooton. (Mezquite aterciopelado)

Anatomía. En la **fase A**, a los 5 días de germinación, se observa una epidermis uniestratificada de células con forma rectangular, algunas dividiéndose tangencialmente; el córtex está compuesto de 6-7 estratos de células parenquimáticas de forma isodiamétrica, en la zona cercana a la epidermis se encuentra una banda continua de células colapsadas y asociados al cilindro vascular se distinguen 4 paquetes de fibras perivasculares en proceso de lignificación. El cambium vascular forma un anillo discontinuo de floema secundario con abundantes contenidos. El xilema secundario aún se presenta en 13 haces con 12-26 vasos cada uno. La médula es amplia con células parenquimáticas isodiamétricas. En la **fase B**, cuando crecen los primeros nomófilos, no se aprecian cambios evidentes en el tallo (Fig. 10D). En la **fase C**, al mes de germinación, es evidente una cutícula gruesa, de 5.37 μm . Las células de la epidermis se encuentran dividiéndose y por debajo de ésta existe una banda más o menos continua de células con contenidos esféricos de color rojo; por debajo se organizan ocho estratos de células de parénquima con abundantes gránulos de almidón. Rodeando a los tejidos de conducción se organiza una banda de células de gran tamaño, con paredes engrosadas y lignificadas y con cristales prismáticos en sus lúmenes, que alternan con paquetes de fibras gelatinosas (Fig. 1J). En el floema secundario se distinguen tres estratos de fibras y algunos cristales prismáticos. El xilema secundario presenta una porosidad difusa; los vasos se encuentran solitarios o en hileras radiales de 2-4 vasos; se

distinguen bandas de fibras lignificadas y gelatinosas dispuestas al azar; el parénquima axial es aliforme confluyente, con abundantes gránulos de almidón en el lumen (Fig. 1K); los radios son uniseriados y biseriados (Fig. 10H). En la **Fase D**, a los 10 meses, la cutícula mide 7-8 μm y por debajo de ella hay una peridermis suberizada de 7-8 estratos, con los lúmenes saturados de contenidos. El córtex presenta 3-4 capas de células con abundantes contenidos de color rojo. El floema secundario consta de 3-4 estratos formados por paquetes de fibras gelatinosas y células con cristales prismáticos intercalados con elementos de tubo criboso colapsados. El xilema secundario presenta un anillo de crecimiento en formación (Fig. 1L), con células en proceso de lignificación y vasos con lúmenes más amplios que los de la madera tardía. Los gránulos de almidón son abundantes en la médula y en el lumen de las fibras y del parénquima xilemático (Fig. 1K; 10L).

Características generales. Es un árbol normalmente perennifolio, pero puede perder sus hojas en condiciones de frío o sequía (caducifolia facultativa). Es un árbol o arbusto espinoso de 9-15 metros de alto. La corteza es de color gris oscuro y/o marrón de textura rallada. Crece en bajadas, cañones, valles y cercana a arroyos en matorral xerófilo, matorral espinoso y en pastizales (Felger *et al.*, 2001).

Ceiba acuminata (Wats.) Rose (Kapok; Pochote)

Anatomía. En la **fase A**, cuando se abren las hojas cotiledonarias, presenta una epidermis uniestratificada de células con forma cuadrangular. En el córtex se evidencian dos zonas, la externa con 3-4 capas de células parenquimáticas con paredes ligeramente más engrosadas y de mayor tamaño que las de la zona adyacente; ésta consta de 18-20

capas de células parenquimáticas de paredes delgadas, que se van comprimiendo conforme se acercan al cilindro vascular; en la capa más interna del córtex hay células solitarias con contenidos de color rojo, dispuestos alrededor del cilindro vascular. Por encima del cámbium vascular se observa un anillo casi continuo de floema secundario, con paquetes de fibras perivasculares primarias; el xilema se encuentra dispuesto en seis pares de haces vasculares con 26-28 vasos cada uno en proceso de lignificación. La médula es de forma circular, con células isodiamétricas (Fig. 11A). En la **fase C**, al mes de germinada la planta, se ha desarrollado una peridermis intermedia en el córtex, con felema suberizado de 7-9 estratos de células y con 1-2 en la felodermis. El córtex está compuesto de 8-11 capas de células parenquimáticas, en esta zona existen cadenas tangenciales uniestratificadas de células con contenidos rojos y gran cantidad de células con cristales en forma de drusas. Los radios del floema secundario son muy amplios y en su interior también se distinguen cadenas tangenciales uniestratificadas (Fig. 2A) de células con contenidos rojos (algunas se presentan solitarias), mientras que otras contienen drusas (Fig. 2B); paralelos a los radios se forman paquetes de esclerénquima que van disminuyendo en tamaño conforme se acercan al córtex tomando forma de triángulo isósceles. El xilema secundario es parenquimatoso, con células de paredes delgadas y lúmenes amplios, con abundantes gránulos de almidón (Fig. 2C). La porosidad es difusa; los vasos son mayormente solitarios y en menor cantidad en cúmulos de 2 o más vasos (Fig. 2D). La médula es pequeña en comparación al xilema y sin bordes definidos, con células parenquimáticas que contienen gránulos de almidón (Fig. 11E). A los 10 meses, en la **fase D**, el xilema secundario está más desarrollado (Fig. 11.I).

Características generales. Es un árbol caducifolio en sequía (caducifolio facultativo) de tamaño mediano de 12 m (30), con una corteza café-grisácea, con espinas cónicas. Se

encuentra en bajadas, valles y planicies, cañones y arroyos en el bosque tropical caducifolio y menos común en matorral espinoso; en esta vegetación se encuentra cercano a los riachuelos o arroyos (Felger *et al.*, 2011).

Ipomoea arborescens (Humb. & Bonpl. ex Willd.) G. Don. (Cazahuate, Palo bobo)

Anatomía: En la **fase A** presenta una epidermis uniestratificada de células rectangulares. El córtex está conformado de 15-17 estratos de células parenquimáticas de forma isodiamétrica, éstas se van haciendo más grandes conforme se acercan al cilindro vascular. El cámbium vascular y el floema forman un anillo casi continuo. El xilema se presenta en 8 fascículos dispuestos en pares, con 12-18 vasos cada uno. La médula parenquimática tiene espacios aéreos evidentes, tiene forma circular (Fig. 11B). En la **fase B**, no hay cambios evidentes, pero se observa gran cantidad de contenidos rojos en la epidermis y en la primera capa del córtex, en la capa más interna de éste se pueden distinguir algunas drusas. Al mes de germinación, en la **fase C**, se ha desarrollado una peridermis en la parte central del córtex, con 4-5 capas de felema y una de felodermis; en los estratos inferiores a la peridermis se aprecian abundantes drusas (Fig. 2E). Esta especie desarrolla un crecimiento anómalo de sus tejidos vasculares debido a la formación de cámbiumes sucesivos. Cada uno de éstos últimos origina xilema secundario hacia el interior del eje y floema secundario hacia la corteza, separados por tejido parenquimático abundante, con drusas y gránulos de almidón en su lumen. El xilema/cámbium/floema forma fascículos (Fig. 2F). El xilema está conformado mayormente por fibras y vasos fibriformes y solo se pueden encontrar de 1-3 vasos por fascículo o bien, están ausentes. El floema secundario es escaso con 2-6 hileras de células por cada fascículo. La médula

presenta gran cantidad de contenidos (Fig. 2G, 11F). A los 10 meses de edad, en la **fase D**, la peridermis está más desarrollada con 6-8 hileras de células en el felema y 2 en la felodermis. El córtex tiene 15-16 estratos de células con abundantes drusas (Fig. 2H); se ha formado otro anillo de tejido vascular, los ya existentes han aumentado el número de fascículos por anillo formando varias bandas discontinuas de tejidos vasculares, en la parte inferior del último anillo se puede observar una banda continua de cámbium vascular sin tejidos vasculares aún desarrollados; en total se aprecian 4 anillos de fascículos bien formados (Fig. 11J).

Características generales. Es un árbol caducifolio, representada por árboles pequeños que alcanzan hasta 8-12. Su corteza es lisa o con algunas escamas rugosas de color gris-amarillenta. Se puede encontrar en bajadas, cañones, valles y cercana a arroyos en matorral xerófilo, bosque espinoso, bosque tropical caducifolio (Felger *et al.*, 2011).

Tabebuia impetiginosa (Mart. ex DC.) Standl. (Lapacho rosado).

Anatomía. En la **fase A**, se observa una epidermis con células rectangulares, existen tricomas glandulares y simples uniseriados de 1-2 células. El córtex consta de 17-20 estratos de células parenquimáticas con forma isodiamétrica. El cilindro vascular se compone de ocho haces vasculares bien desarrollados, se observa el desarrollo de paquetes de floema a partir del cámbium vascular interfascicular (Fig. 2I). El xilema primario está dispuesto en haces que se extienden tangencialmente lo que ocasiona que se aprecien poco definidos en algunas zonas, cada haz tiene 10-12 vasos cada uno. La médula tiene forma circular con células parenquimáticas de forma isodiamétrica (Fig. 11C). En la **fase B**, en la

zona más externa del córtex se han comenzado acumular contenidos rojos. Asociados al floema primario se han formado paquetes de fibras perivasculares primarias. El xilema secundario forma un anillo casi continuo, los vasos se encuentran en proceso de lignificación. En la **fase C** se conserva una epidermis continua de células pero con forma aplanada, por debajo existe una peridermis formada por dos estratos de felema y una de felodermis. El córtex se constituye de 3-4 estratos celulares, en algunos casos se observa una capa de células con cristales prismáticos asociada a los paquetes de fibras perivasculares, éstos se encuentran más desarrollados. El floema secundario presenta fibras que se organizan en bandas tangenciales, algunas en proceso de lignificación (Fig. 2J). El xilema secundario es fibroso, presenta una porosidad difusa, los vasos son solitarios y en cadenas radiales de 2-4 vasos; las fibras tienen paredes gruesas y poco lignificadas organizadas en bandas tangenciales que se alternan con parénquima aliforme con gránulos de almidón en su interior; los radios son uniseriados (Fig. 11G). En la **fase D**, se ha desarrollado una peridermis con un felema de 7-9 estratos. El córtex está constituido por 12-14 estratos de células parenquimáticas con abundantes gránulos de almidón. El floema secundario forma una capa de numerosos estratos de células, hacia la zona interna se forman tres bandas más o menos continuas de esclerénquima que se alternan tangencialmente con parénquima y elementos de tubo criboso (Fig. 2K). En el xilema secundario se observa un anillo de crecimiento en la parte más cercana al cámbium vascular (Fig. 2L). La médula es reducida comparada con el resto del tallo, sus células tienen paredes gruesas y lignificadas con abundantes gránulos de almidón (Fig. 11K).

Características generales. Es un árbol normalmente perennifolio, pero puede perder sus hojas en condiciones de frío o sequía (caducifolia facultativa). Son árboles pequeños o

grandes que miden desde 6-20(30) m de alto, la corteza es de color castaño oscuro, agrietada y con hendiduras longitudinales. Se encuentra en bajadas y cañones en bosque tropical caducifolio, menos común en matorral espinoso, generalmente en este tipo de vegetación se encuentra cercano a los arroyos (Felger *et al.*, 2011).

Jatropha cordata (Ortega) Müll. Arg. (Torota, Papelillo)

Anatomía. A los 5 días de germinación, en la **fase A**, se distingue una epidermis uniestratificada de células con forma cuadrangular; inmediatamente por debajo de ésta existe una capa formada por 1-2 estratos de células con paredes suberizadas de manera irregular. El córtex es amplio, con numerosos estratos de células de parénquima (27-30) y abundantes laticíferos. El tejido vascular está formado por cuatro haces vasculares con crecimiento primario, con 28-31 vasos por haz. La médula está formada por células parenquimáticas de forma isodiamétricas con espacios intercelulares evidentes. En la **fase B**, una vez que se han formado los primeros nomófilos, se ha desarrollado una peridermis de cinco capas. Hay poco desarrollo del xilema secundario, éste sigue organizado en fascículos vasculares. El cámbium vascular forma un anillo continuo, existen 2-3 capas de células de floema secundario (Fig. 11D). Al mes de germinación en la **fase C**, el córtex es amplio, con drusas en la parte periférica, los laticíferos frecuentemente se organizan en cadenas tangenciales, también existen grupos de 1-4 (13) fibras gelatinosas (Fig. 2M), que son más abundantes en la zona adyacente al cilindro vascular. El floema secundario forma un anillo continuo (Fig. 2N). Por debajo del cámbium vascular, el xilema secundario se ha desarrollado y se muestra parenquimatoso, presenta una porosidad difusa, con vasos

dispuestos solitarios y en hileras radiales de 4-6 vasos; las fibras están pobremente lignificadas, son escasas y se encuentran en grupos, rodeadas por parénquima axial abundante; los radios son multiseriados, frecuentemente con laticíferos (Figs. 2O, 2P, 11H). A los 10 meses de edad, en la **fase D**, no hay cambios evidentes, la médula y el córtex han aumentado su tamaño más que el xilema (Cuadro 2), éste y la médula presentan abundantes gránulos de almidón en parénquima (Fig. 11L).

Características generales. Árbol caducifolio facultativo, pierde sus hojas en condiciones de frío o sequía, de 6-10 (13) metros de alto. Su corteza es exfoliante, formando papiros delgados de color grisáceo a marrón. Crece en bajadas, planicies y valles en selvas bajas y matorrales espinosos (Felger *et al.*, 2001).

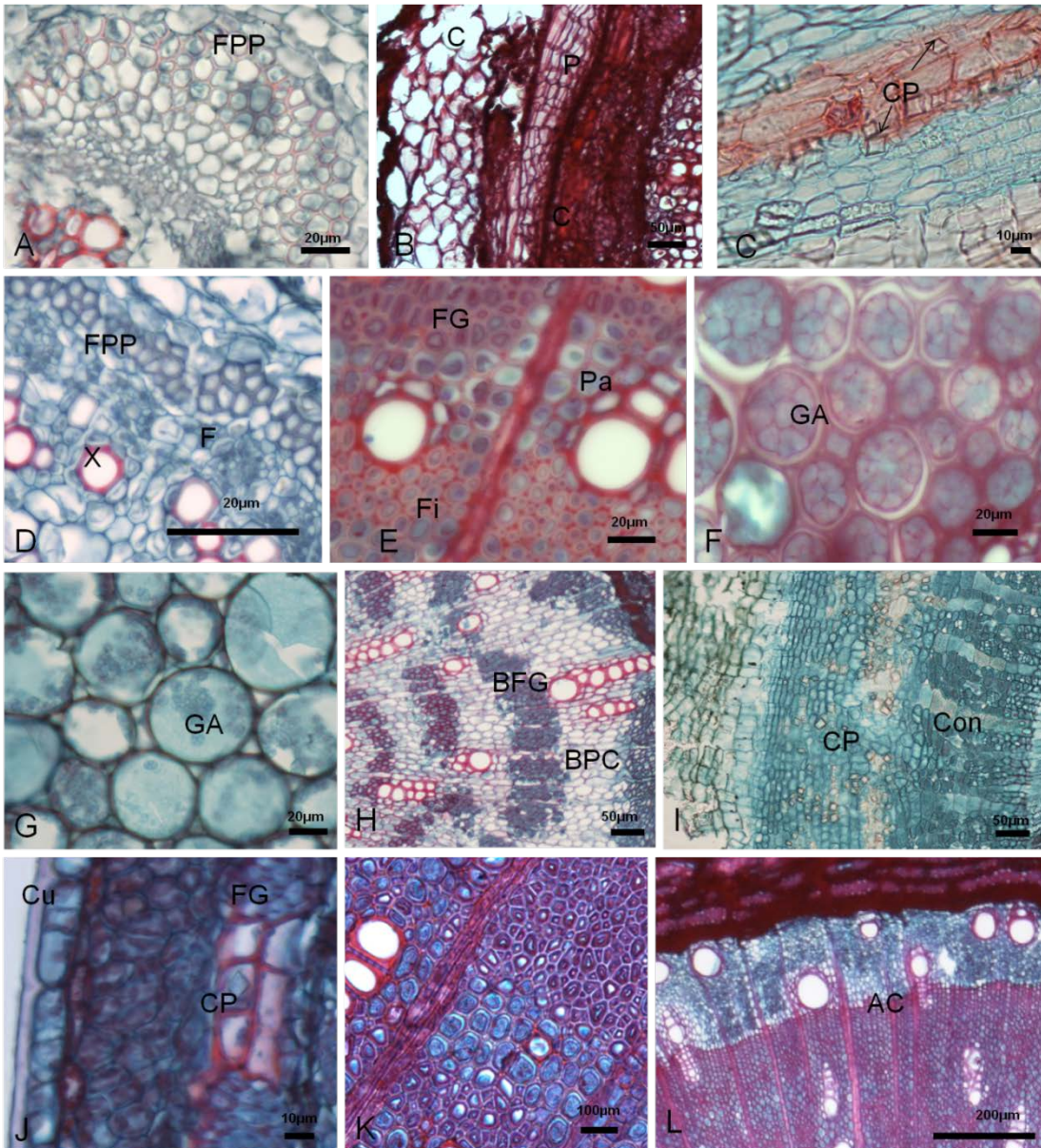


Figura.1. Caracteres anatómicos del tallo de ocho especies de plántulas en diferentes fases de desarrollo (El paréntesis que sigue después de la letra que señala cada una de las figuras, corresponde a la fase a la que pertenece la especie). A-C, *A. willardiana*: **A** (A) fibras perivasculares (FPP) en proceso de lignificación; **B**(C) formación de peridermis (P) en el córtex (C); **C** (D) cristales prismáticos (CP). D-F, *H. brasiletto*: **D** (A) fibras perivasculares primarias (FPP) adyacentes al floema (F); **E** (C) ibras gelatinosas (FG), parénquima en confluyente (Pa) y fibras (Fi); **F** (C) médula con abundantes gránulos de almidón (GA). G-I, *O. tesota*: **G** (A) gránulos de almidón en médula; **H** (C) fibras gelatinosas (BFG) y parénquima en confluyente (BPC); **I** (D) cristales prismáticos (CP), floema con abundantes contenidos (Con). J-L, *P. velutina*: **J** (C) cutícula (Cu) y cristales prismáticos (CP) esclereidas; **K** (C) abundantes contenidos en parénquima y fibras del xilema secundario; **L** (D) anillo de crecimiento (AC).

- Mediciones (Caracteres anatómicos cuantitativos del xilema)

En el cuadro 2 se muestran los valores y las diferencias significativas ($P < 0.05$, Tukey) del diámetro de lumen de los vasos en cada una de las fases. No se observaron diferencias significativas en el diámetro de los vasos en las fases A y/o B entre las especies, excepto para *Jatropha cordata* que presenta los valores más grandes (con 20.4 μm en la fase A y 33.1 μm en la fase B). En las fases C y D se hacen evidentes las diferencias del diámetro del lumen entre especies, mostrándose que en la fase D los lúmenes más pequeños se presentan en las leguminosas y en *Tabebuia impetiginosa* ($< 40 \mu\text{m}$), mientras que los de mayor diámetro se encuentran en *Jatropha cordata*, *Ipomoea arborescens* y *Ceiba acuminata* (> 40 - hasta 45 μm).

Cuadro 2. Diámetro del lumen de los vasos en cada una de las fases. Las letras diferentes muestran diferencias significativas intraespecíficas entre las fases e interespecíficas en cada fase ($P < 0.05$).

<i>Fase</i>	A	B	C	D
<i>Acacia willardiana</i>	-	9.26±1.8 a	26.65±5.12 cg	28.24±5.98 chi
	13.18±1.48			
<i>Ceiba acuminata</i>	a	-	50.39±13.75 ef	45.19±12.83fj
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	13.95±3.93a	14.34±3.31a	18.67±4.22 ac	11.55±2.16 a
<i>Prosopis velutina</i>	8.15±1.48 a	10.79±1.25 a	30.59±6.57 cg	39.26±11.39hgj
<i>Ipomea arborescens</i>	16.03±3.99a	16.30±3.2 ad	22.81±11.12eg	41.57±12.8 f
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	10.17±1.38a	13.61±2.01 a	22.54±3 ac	18.73±3.29 ai
			61.70±15.15	
<i>Jatropha cordata</i>	20.37±4.06ab	33.06±3.96bd	de	40.87±9.78 dcj

		15.48±2.74		29.76±4.84
<i>Olneya tesota</i>	9.66±1.14	a	adk	cgk 21.5±7.17 akh

En la Figura 3 se contrastan las diferencias en el grosor de la pared de los vasos, entre las fases A y D de las ocho especies. En la fase A, *O. tesota* (26.2%) es la especie con la pared más gruesa, mientras que las otras tres leguminosas junto con *T. impetiginosa* presentan grosores del 12-16%. Por su parte, *J. cordata* (6.2%), *C. acuminata* (8.6%) e *I. arborescens* (9.6%) presentan las paredes más delgadas. En la fase D hay una tendencia hacia la disminución en el grosor de pared excepto en *J. cordata*, *C. acuminata* y *T. impetiginosa*, quienes mantienen el mismo grosor en su pared en la fase C y D. Por su parte *H. brasiletto* (12.8%) presenta los vasos con la pared más gruesa, mientras que las paredes más delgadas las siguen teniendo *I. arborescens*(6%), *J. cordata* (6.8%) y *C. acuminata* (7.4%), además de *P. velutina* (6.5%).

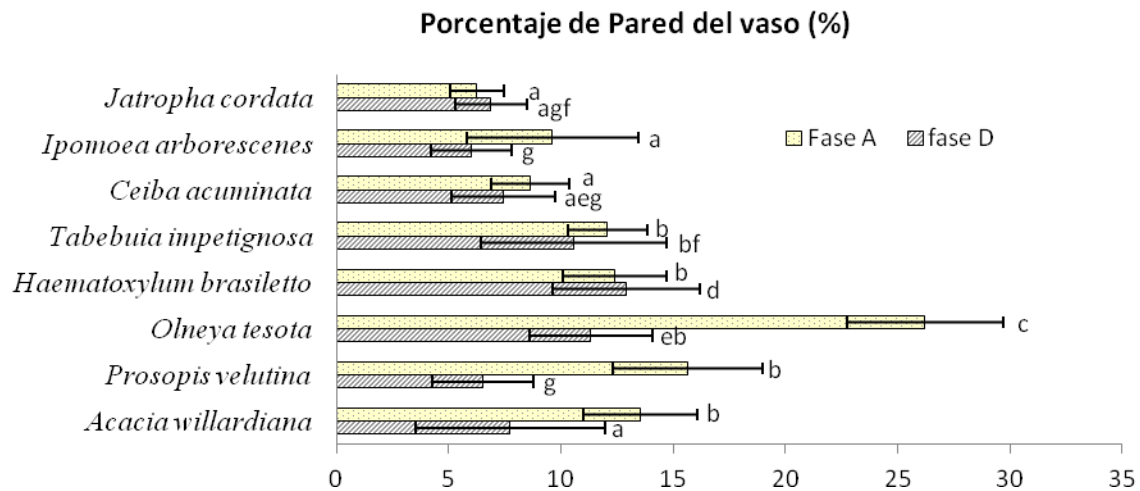


Figura 3. Porcentaje del grosor de la pared de los vasos en cada una de las fases. Las letras diferentes muestran diferencias significativas intraespecíficas entre las fases e interespecíficas en cada fase ($P < 0.05$).

Con respecto al número de vasos/mm² se observa que entre las fases A y D éste aumenta en cinco de las ocho especies estudiadas, las especies que disminuyen el número de vasos/mm² son: *A. willardiana*, *C. acuminata* e *I. arborescens*. En la fase A, *C. acuminata* tiene la mayor densidad de vasos (304), mientras que las especies con el menor número de vasos son *T. impetiginosa* (85), *J. cordata* (95), *O. tesota* (96), *I. arborescens* (149) y *H. brasiletto* (167). En C y D las especies con el mayor número de vasos/mm² son *T. impetiginosa* y *P. velutina* (con 283 y 354: respectivamente), por su parte *C. acuminata* e *I. arborescens* son las especies con los valores más bajos para esta fase (75 y 3 vasos/mm²: respectivamente, Fig. 4).

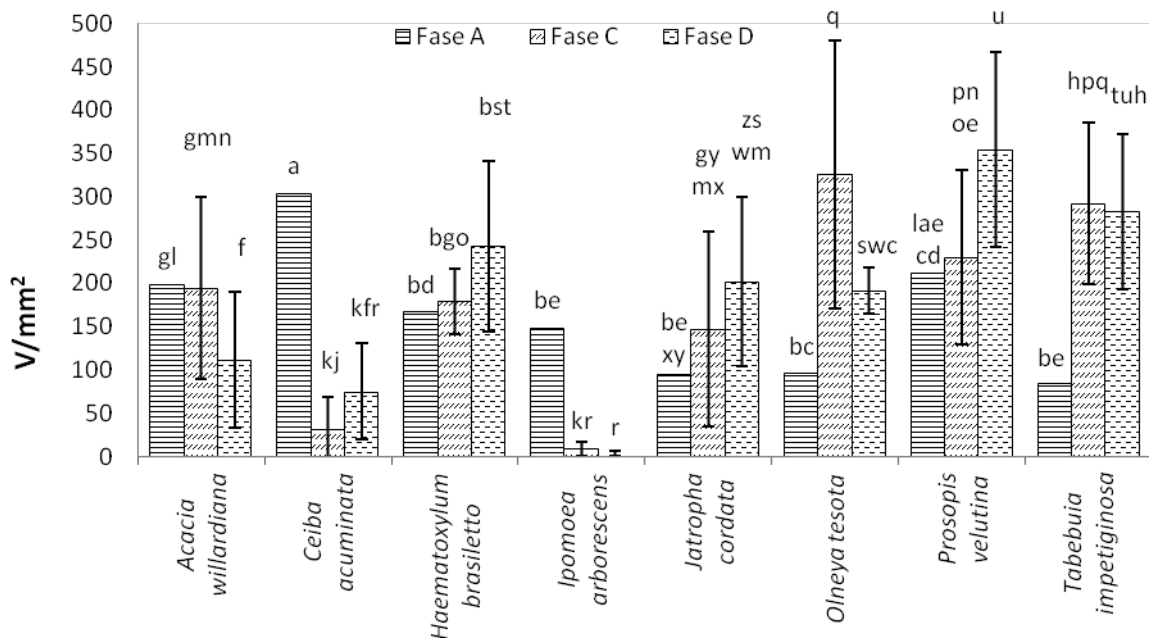


Figura 4. Número de vasos/mm² de las ocho especies en las fases C y D. Las letras diferentes muestran diferencias significativas intraespecíficas entre las fases e interespecíficas en cada fase ($P < 0.05$).

El índice de agrupación (IA) en las fases C y D no muestran diferencias significativas, excepto en *H. brasiletto* y *P. velutina* quienes disminuyen significativamente la agrupación de sus vasos en la fase D. *Olneya tesota* es la especie con una mayor agrupación de vasos (0.1), mientras que la que tiende a tener vasos solitarios es *I. arborescens* (0.85, Fig. 5).

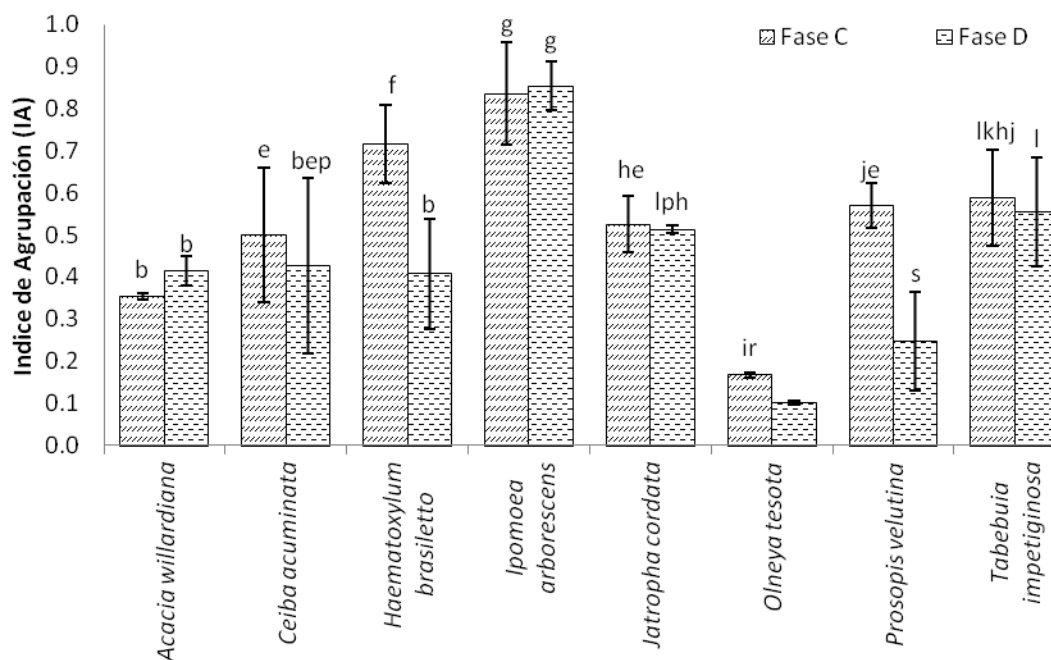


Figura 5. Índice de agrupación en las fases C y D. Las letras diferentes muestran diferencias significativas intraespecíficas entre las fases e interespecíficas en cada fase ($P < 0.05$).

- Índice de vulnerabilidad (IV)

Este índice se evaluó exclusivamente para las fases C y D, observándose que no existen diferencias significativas entre ambas fases en todas las especies, con valores menores a 0.5. De la misma manera, no existe contraste entre especies, excepto *I. arborescens* y *C.*

acuminata quienes mostraron los valores más altos (> 1), pero sólo *Ipomoea* presenta diferencias significativas con respecto a las demás especies (Fig.6).

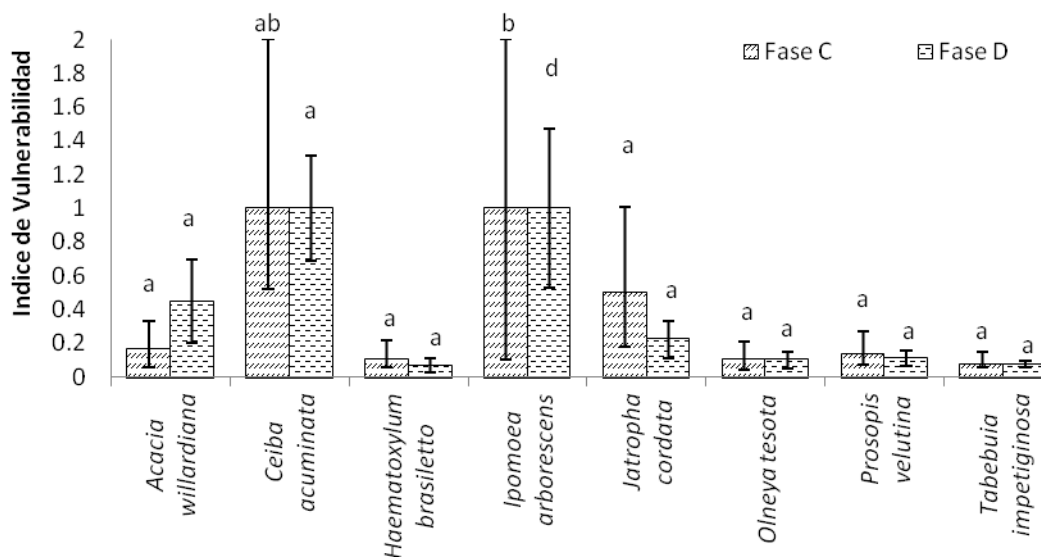


Figura 6. Se muestran los valores obtenidos para el índice de vulnerabilidad, para la fase C y D. Las letras diferentes muestran diferencias significativas interespecíficas en cada fase e intraespecíficas por cada fase ($P < 0.05$).

- Conductividad relativa (CR)

La conductividad relativa muestra diferencias significativas en las fases C y D. *J. cordata* y *P. velutina* presentan los valores más altos para esta variable (> 18), diferenciándose significativamente de las demás especies. Por su parte, *C. acuminata* muestra un aumento en la conductividad relativa en la fase D ($P < 0.05$), a pesar de haber mantenido un valor sin diferencias significativas (< 10 , $P > 0.05$) durante las primeras tres fases (Fig.7).

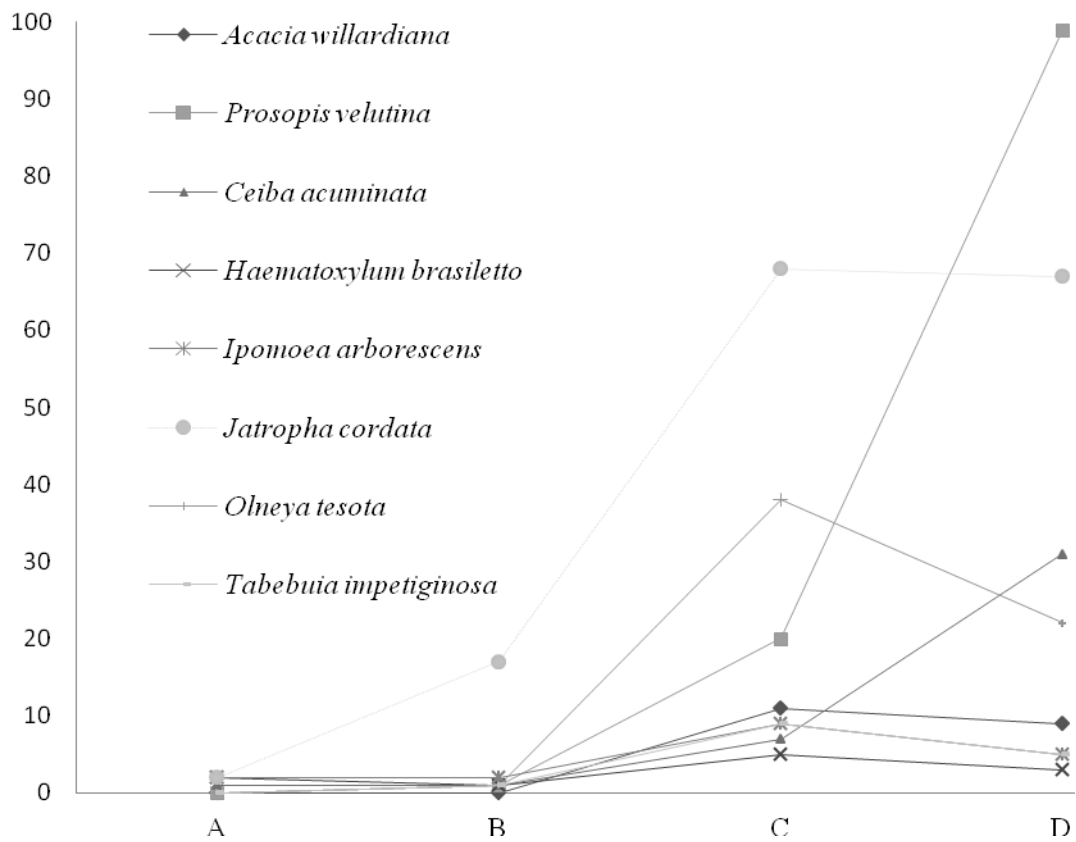


Figura 7. Conductividad relativa de las especies en estudio a través de cada una de las fases.

Porcentaje de acumulación del xilema

En el cuadro 3 se observa que en la fase A no hay diferencias significativas interespecíficas. Cuando se expande la primera hoja verdadera (Fase B) estas diferencias

entre especies empiezan a apreciarse. *Prosopis velutina* (9.77%), *T. impetiginosa* (7.32%) y *O. tesota* (6.69%) son las especies con mayor cantidad de xilema acumulado con respecto al resto y no muestran diferencias significativamente entre ellas. Por su parte *I. arborescens* (2.24%) es la especie con menor cantidad de xilema acumulado. En la fase C, las leguminosas *O. tesota*, *P. velutina* y *H. brasiletto*, son las especies con mayor acumulación de xilema y entre ellas no existen diferencias significativas (71-73%). En la fase D los mayores porcentaje de xilema acumulado los presentan las cuatro especies de leguminosas (83.5- 90%), además de *C. acuminata* (86.9%). Las que presentan menor cantidad de xilema son *J. cordata* y *T. impetiginosa*, con 24.5 y 28%, respectivamente (Cuadro 3; Figs. 8, 10 y 11).

Cuadro 3. Proporción de xilema y floema para la especies en estudio en cada una de las fases. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre filas y Columnas

.Especie	Fase A	Fase B		Fase C		Fase D
	Xilema	Xilema	Floema	Xilema	Floema	Xilema
<i>Acacia willardiana</i>		6±0.1 _{cde}	7±0.4	55±5.7 _f	5±0.03	90±1.9 _o
<i>Ceiba acuminata</i>	3±0.1 _a		11±0.4	61±5.9 _g	10±0.7	87±4 _{po}
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	4±0.3 _a	6±0.4 _{acd}	5±0.8	69±1.6 _{hn}	6±0.4	73±1.6 _q
<i>Prosopis velutina</i>	4±0.3 _a	10±2.4 _{ac}	8±0.6	72±1.6 _i	9±0.9	83±0.5 _r
<i>Ipomea arborescens</i>	2±0.4 _a	2±0.4 _{ac}	7±1.2	22±0.9 _j	12±2.3	42±0.6 _{sr}
<i>Tabebuia impetiginosa</i>	1±0.2 _a	7±1.5 _{bd}	27±1.1	49±2.2 _{kn}	61±3.9	28±1.8 _{po}
<i>Jatropha cordata</i>	2±0.5 _a	2±0.3 _{bde}	34±0.7	39±2.4 _{ln}	17±2.6	25±2.2 _p
<i>Olneya tesota</i>	0.4±0.3 _a	7±0.9 _b	8±1	72±1.7 _m	7±0.2	86±2.3 _s

En la fase D, *T. impetiginosa*, *J. cordata* e *I. arborescens* son las especies que presentan mayor porcentaje de floema en comparación de las cuatro leguminosas y *C. acuminata*, quienes en contraste presentan mayor cantidad de xilema secundario (Cuadro 3; Figs. 9, 10, 11).

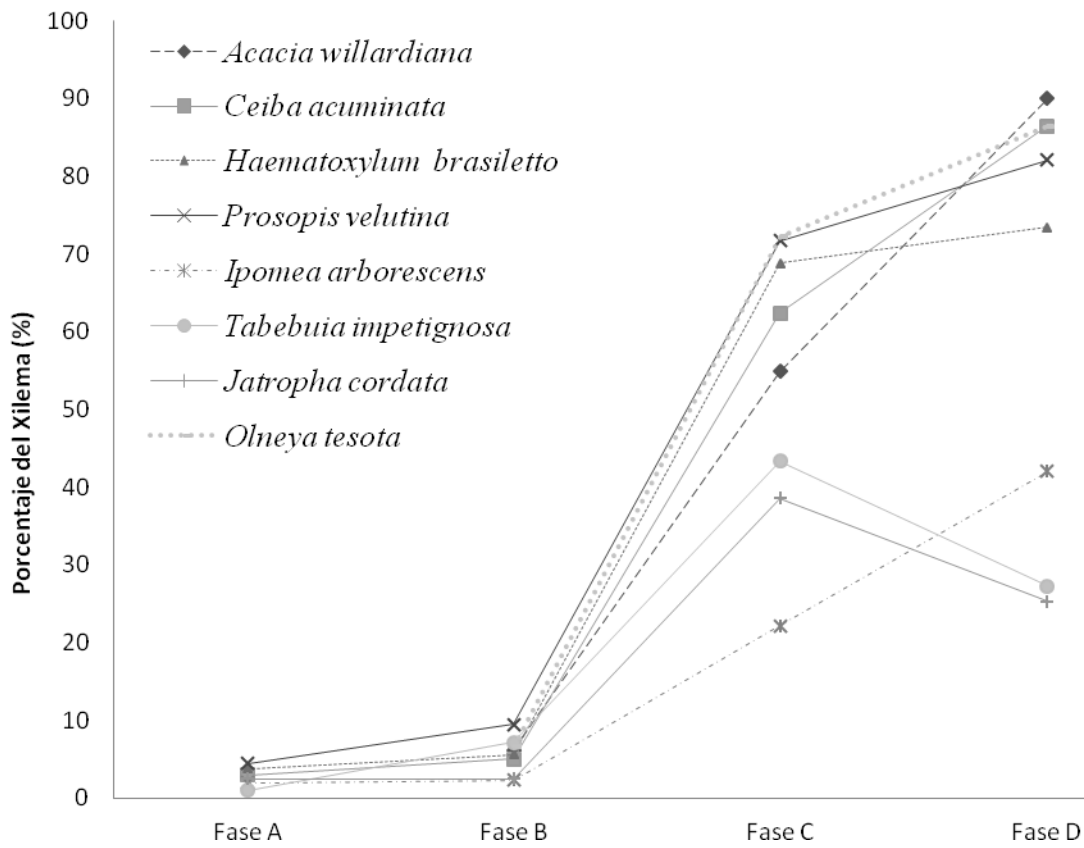


Figura 8. Acumulación del xilema secundario en el tallo, en cuatro fases de desarrollo de ocho especies de plántulas.

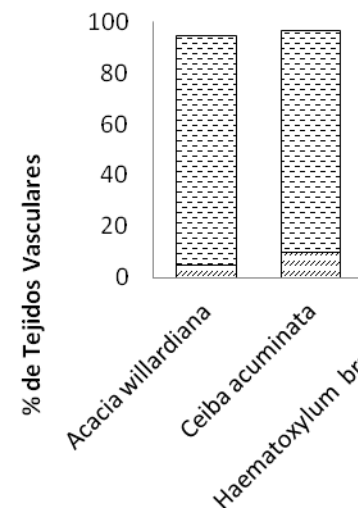
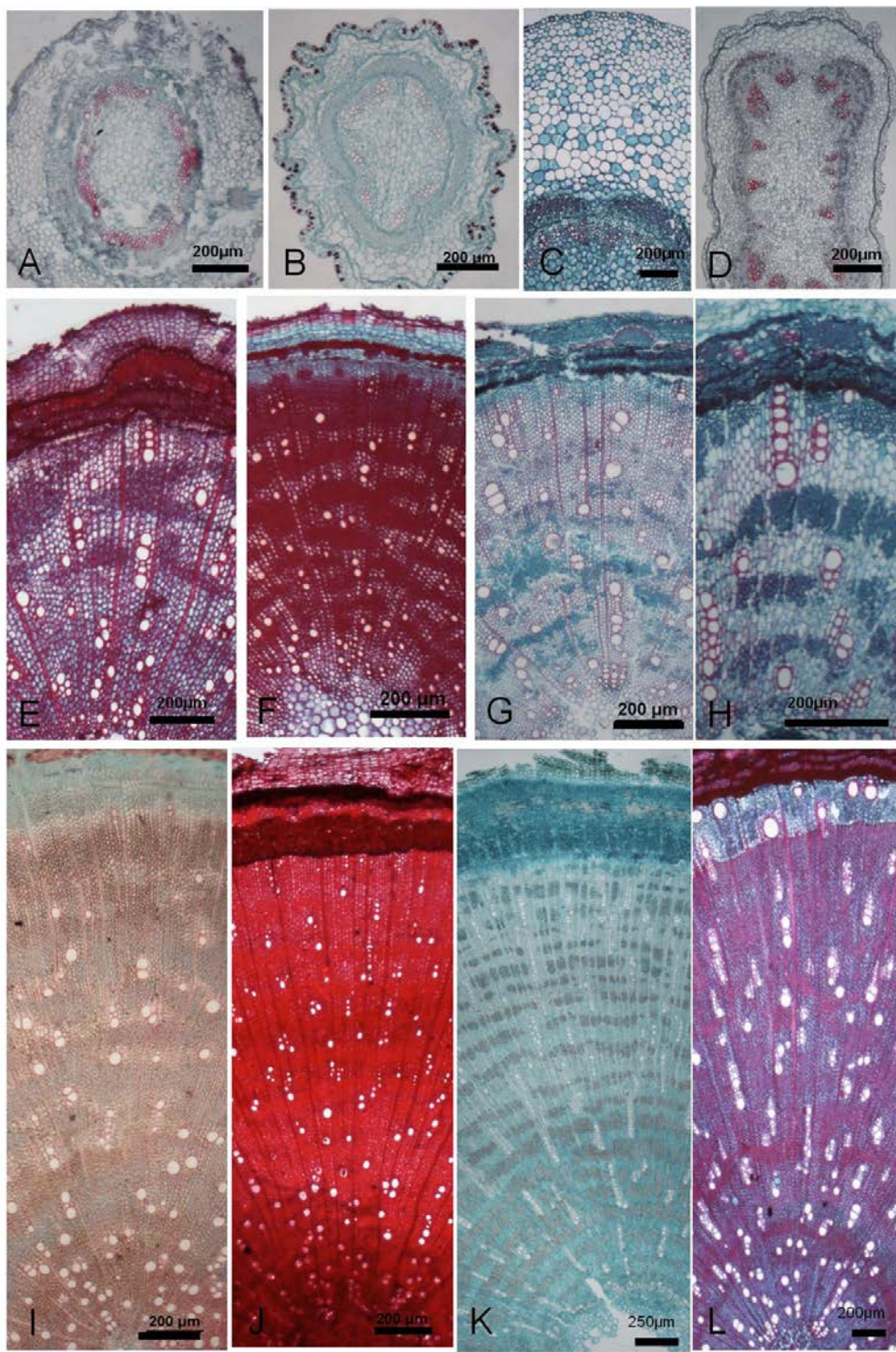


Figura 9.
 Proporción de xilema y floema en la fase D.

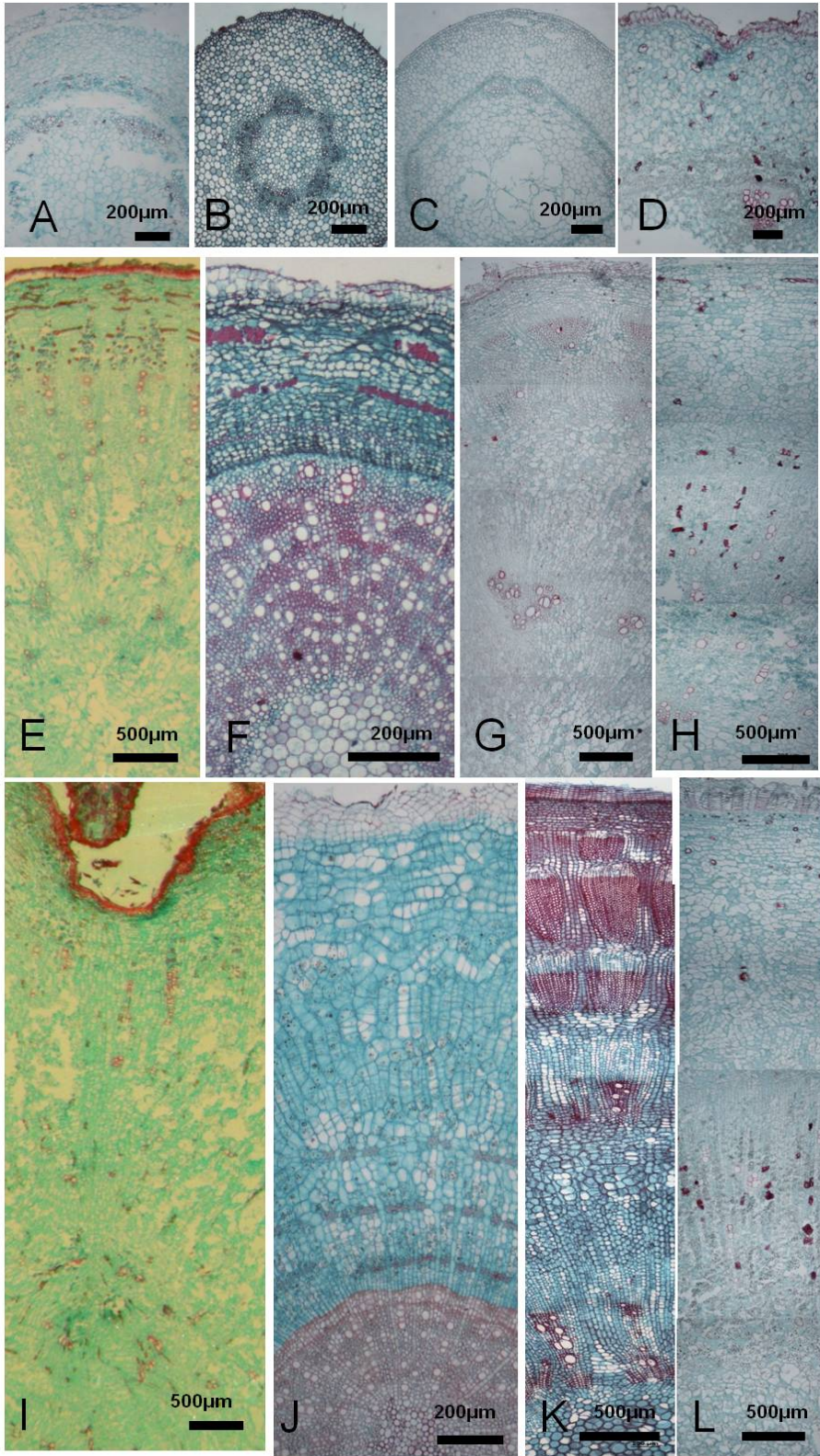


Figura 11. Cortes transversales del hipocótilo en las fases A y/o B, C y D. La letra en el paréntesis después de la letra de la figura indica la fase. **A** (B), **E** (C) y **I** (D) *Ceiba acuminata*; **B** (B), **F** (C) y **J** (D) *Tabebuia impetiginosa*; **C** (B), **G** (C) y **K** (D) *Ipomoea arborescens*; **D**(A), **H** (C) y **L** (D) *Jatropha cordata*

Análisis estadísticos

- Correlación de Pearson

Se evaluó la relación entre variables anatómicas, encontrándose que existe una relación positiva entre el diámetro total del vaso y el diámetro de su lumen ($R^2 = 0.99$; $P < 0.001$), pero éstas son inversas con el grosor de la pared ($R^2 = -0.53, -0.56$; $P < 0.001$). Además el diámetro del vaso tiene una relación positiva con la conductividad relativa ($R^2 = 0.51$; $P < 0.001$) e índice de vulnerabilidad ($R^2 = 0.4$; $P < 0.001$).

La conductividad relativa no presenta relación significativa ($P > 0.05$) con la densidad de los vasos, índice de agrupación e índice de vulnerabilidad. Sin embargo, sí hay una relación positiva y significativa entre el índice de agrupación y el índice de vulnerabilidad ($R^2 = 0.41$; $P < 0.001$) y una relación negativa entre el índice de vulnerabilidad y la densidad de los vasos ($R^2 = -0.36$; $P < 0.001$). El porcentaje de xilema acumulado presentó relaciones significativas con todas las variables, excepto con el índice de vulnerabilidad aunque los valores de r^2 fueron bajos en comparación de las correlaciones ya descritas ($R^2 = -0.13$ y -0.22 ; $P < 0.001$) (Fig.12).

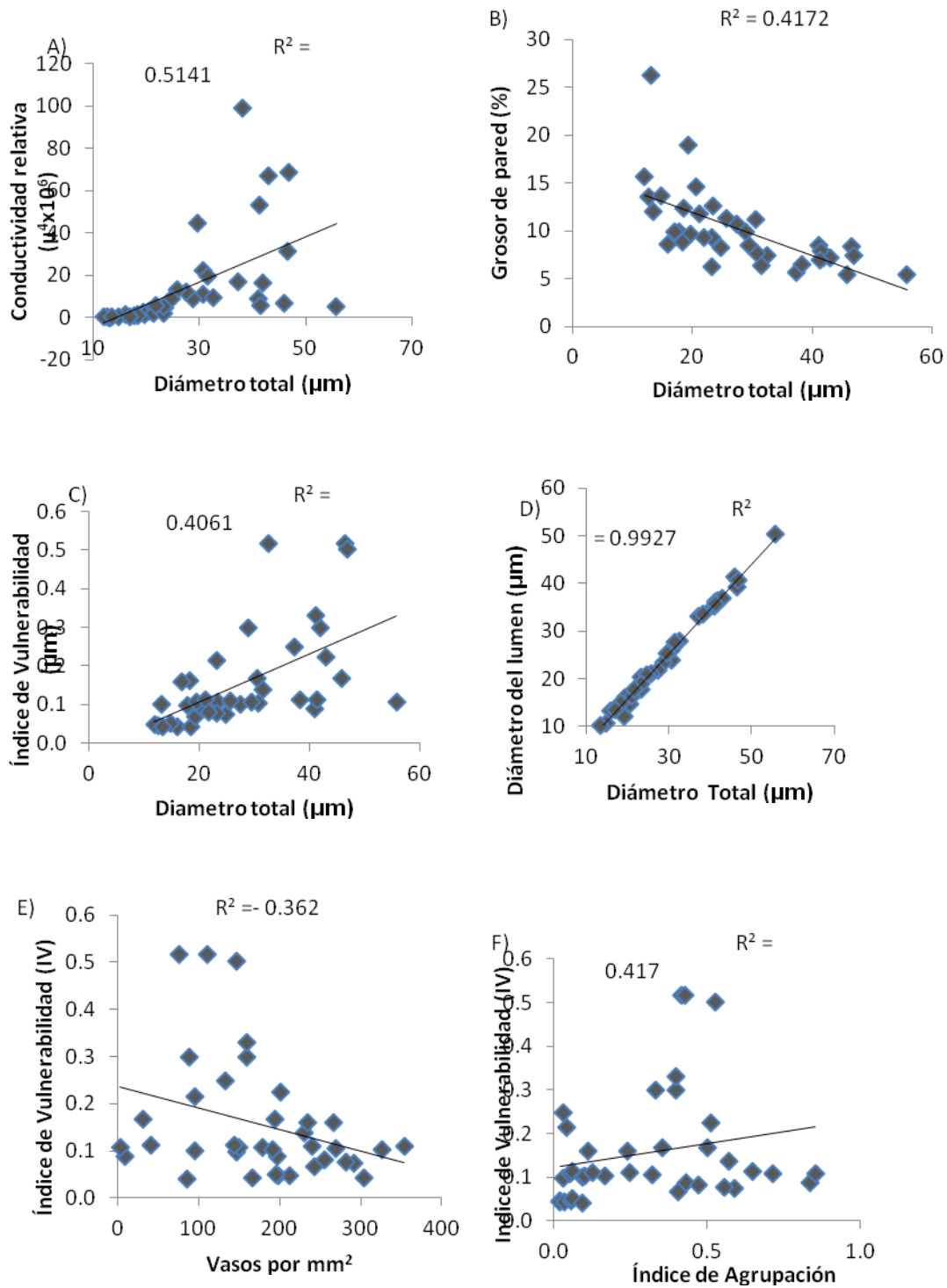


Figura 12. Correlación de Pearson entre variables anatómicas. A-D el diámetro total con **A.** conductividad relativa; **B** grosor de la pared; **C** índice de vulnerabilidad; **D** diámetro del lumen. E, F índice de vulnerabilidad con **E** vasos/ mm^2 ; **F** índice de agrupación.

- Análisis de componentes principales

En el ACP, tres componentes explican 73.51% de la variación total ente las especies .

El primer componente corresponde al tamaño de los vasos (Dt, Dl y %P) y representa 41.98% de la variación, mientras que la conductividad relativa es la variable de mayor carga en el segundo componente (18.35%) y el porcentaje de xilema acumulado en el tercer componente (13.18%).

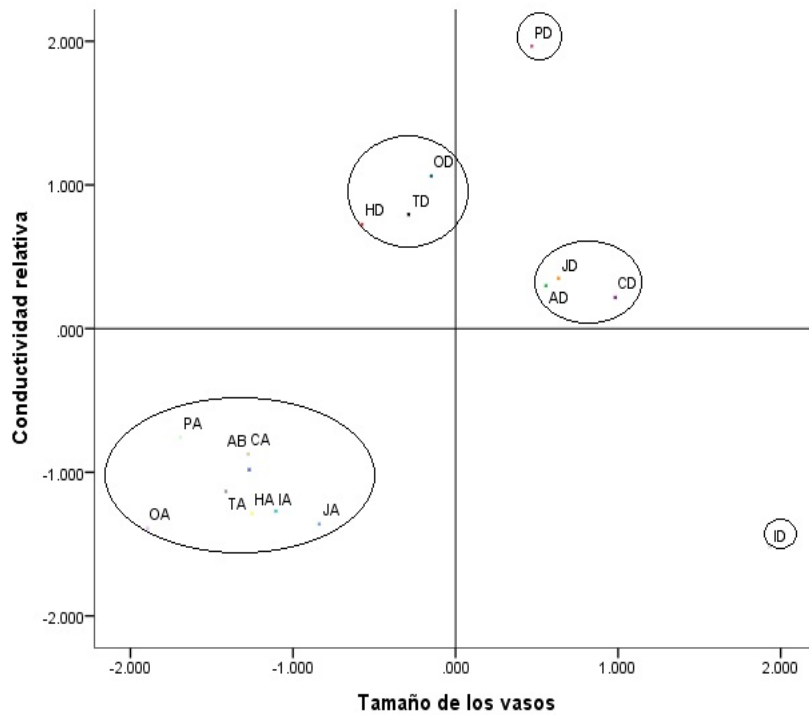


Figura 13. Representación gráfica de los componentes principales 1 y 2 que explican el 60.33% de la variación total de ocho variables para las especies estudiadas y sus fases de crecimiento. La primera letra representa la inicial de la especie (*A. willaridana*: A, *C. acuminata*: C, *H. brasiletto*: H, *I. arborescens*: I, *J. cordata*: J, *O. tesota*: O, *P. velutina*: P, *T. impetiginosa*: T), la segunda representa la fase A, B o D.

En la Figura13 se observa la interacción del tamaño de los vasos con la conductividad relativa. En el cuadrante inferior izquierdo se muestra un grupo formado por todas las especies en la fase A y/o B. Las especies en la fase D forman cuatro grupos: *H. brasiletto*, *O. tesota* y *T. impetiginosa* en el cuadrante superior izquierdo, equivalente a valores altos en Cr y tamaños pequeños en sus vasos. *J. cordata*, *A. willardiana* y *C. acuminata* se agrupan en el cuadrante superior derecho con valores más bajos de Cr con respecto al grupo anterior pero con vasos de mayor diámetro; *P. velutina* queda asilada en este mismo cuadrante con los valores más altos para ambas variables e *I. arborescens* se encuentra en el cuadrante inferior derecho con el valor más bajo para Cr pero el más grande con respecto al tamaño de los vasos.

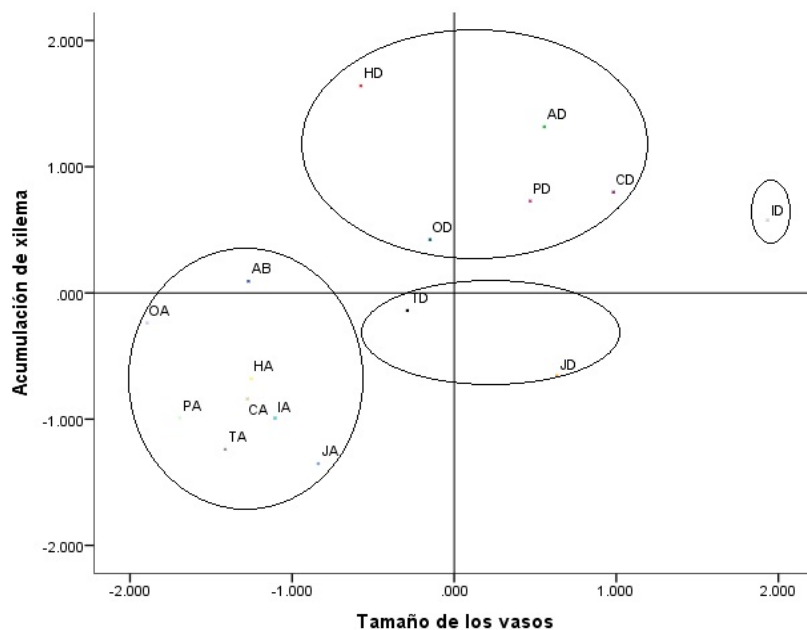


Figura 14. Representación gráfica de los componentes principales 1 y 3 que explican el 31.53% de la variación total de ocho variables para las especies estudiadas y sus fases de crecimiento. La primera letra representa la inicial de la especie (*A. willardiana*: A, *C. acuminata*: C, *H. brasiletto*: H, *I. arborescens*: I, *J. cordata*: J, *O. tesota*: O, *P. velutina*: P, *T. impetiginosa*: T), la segunda representa la fase A, B y D.

La relación entre el tamaño de los vasos y la acumulación del xilema se muestra en la Figura 14. Ésta muestra cuatro grupos: el primero en la zona inferior izquierda agrupa a la fase A-B y relaciona a aquellas especies con vasos de menor dimensión y menor acumulación de xilema. Un segundo grupo se forma hacia la zona central de la gráfica, aquí se encuentran *J. cordata* y *T. impetiginosa*, quienes presentan un menor porcentaje de acumulación de xilema. Las leguminosas y *C. acuminata* presentan valores mayores en esta variables, con tamaños de vasos pequeños. La única especie que se separa de los demás grupos es *I. arborescens*, con mayores diámetros más grandes con respecto al resto de las especies.

Discusión

Las características anatómicas del xilema y su acumulación en los primeros diez meses de vida de ocho especies de plántulas mostraron diferencias, las características de los vasos xilemáticos se relacionaron con la CR, IA e IV, estos valores pueden indicar la posible adaptación de las especies con el ambiente húmedo-seco en donde ellas crecen. Sin embargo, otros caracteres se relacionan con el bagaje genético de los diferentes linajes aquí estudiados. Estas tendencias y la posible formación de grupos anatómico-funcionales, se discuten a continuación.

Descripciones y mediciones

- **Descripciones**

Los caracteres anatómicos observados en el tallo, de las plántulas a los 10 meses de edad, presentan características propias del grupo taxonómico al que pertenecen cada uno de los taxa, esto es, concuerdan con lo descrito para tallos maduros (Hayward, 1932; Metcalfe y Chalk, 1972; Costa *et al.*, 1997; Duarte y Wolf, 2005; Leal y Agra, 2005; Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2010; Terrazas *et al.*, 2011). Con respecto al desarrollo de los ejes, las especies estudiadas mostraron similitud en el grado de desarrollo del cilindro vascular, hasta el momento de la expansión de los cotiledones (Fase B). En esta fase todavía se conservan los haces vasculares; sin embargo, *O. tesota* y *T. impetiginosa*, ya forman un anillo continuo de xilema secundario, Schuch y Norem (2004) reportó para *O. tesota* que

bajo condiciones de invernadero, puede tener un desarrollo más rápido a pesar de ser una especie caracterizada por tener una baja tasa de crecimiento. Mientras que para *T. impetiginosa* se reporta una relativa alta tasa de crecimiento, lo que coincide con los resultados obtenidos en este trabajo (Celis y Jose, 2010).

En la fase C, el desarrollo de xilema secundario es evidente en todos los casos y a los 10 meses existe un incremento de los tejidos vasculares en diferente proporción dependiendo de la especie. La formación de xilema secundario antes del primer año de vida se ha descrito para especies de climas mediterráneos (Castro-Diez *et al.*, 1998). Por otro lado, varias características anatómicas de los ejes en los taxa estudiados parecen estar asociados al estrés hídrico. En el caso de las leguminosas, desarrollan abundantes bandas tangenciales de fibras gelatinosas en el xilema y en el floema. Este tipo de fibras se caracterizan por poseer una capa interna “G”, carente de lignina y con altos contenidos de celulosa. Estos atributos le confieren una alta capacidad higroscópica y, por lo tanto, la facultad de absorber gran cantidad de agua durante la temporada húmeda, al punto que cuando ésta se hincha logra tapar por completo el lumen celular. Cuando llega la temporada de sequía, esta capa “G” expulsa toda el agua, de manera que sirve como reservorio de este recurso para los periodos más secos (Esau, 1976). Estas especies, además de *T. impetiginosa*, también presentan abundantes fibras y un alto grado de lignificación en todos los tipos celulares del xilema, lo que confiere una mayor densidad al xilema, propiedad relacionada con las capacidades hidráulicas del tallo y la resistencia mecánica de la planta. De acuerdo a Swenson y Enquist (2007), entre más denso sea un xilema, mayor será la seguridad en la conducción. En contraste, especies como *C. acuminata*, *I. arborescens* y *J. cordata* presentan xilema parenquimatoso, los cuales usualmente se relacionan con altas

tasas de crecimiento (Castro- Diez *et al.*, 1998). En el caso de *C. acuminata* se le considera como una especie pionera, por lo que necesita desarrollar tejidos de rápido crecimiento a fin de poder establecerse lo más rápido posible (Zozt *et al.*, 1998; Sánchez y Hernández, 2004; Pagaza y Fernández, 2004).

El parénquima axial paratraqueal abundante es una característica común observada en las cuatro especies de leguminosas y en *T. impetiginosa*. Este carácter se ha asociado principalmente con un mayor grado de evolución y especialización; su presencia sugiere una mejor funcionalidad en cuanto almacenamiento y resistencia (Carlquist, 1992; León y Pernia, 1999; Polanco y Grande, 2009).

La mayoría de las especies presentan abundantes contenidos, ya sean cristales prismáticos o drusas y gránulos de almidón. La cantidad de cristales aumenta hacia los 10 meses. Estos contenidos se almacenan para ser usados en la obtención de calcio durante el crecimiento y división celular, debido a la intensa actividad cambial después de la abscisión de las hojas, al inicio de la temporada húmeda (Marcati *et al.*, 2008). Para el caso de los gránulos de almidón, todas las especies los presentaron en abundancia. En las leguminosas éstos se almacenan principalmente en el parénquima y/o en las fibras del xilema, mientras que en las demás especies se observan en el parénquima cortical, xilemático y/o medular. Su presencia les confiere a las plántulas una importante fuente de reserva, tanto para su establecimiento como para temporadas desfavorables (Esau, 1976; Fahn, 1982; Ellmore, 2006; Terrazas *et al.*, 2011).

- **Conductividad y vulnerabilidad (Mediciones)**

El xilema tiene diversas funciones y una de las principales es el transporte de agua (Esau, 1976; Fahn, 1982; Zimmerman, 1983; Zhang *et al.*, 1992). Éste es uno de los factores más importantes para una especie, pues entre más eficiente sea en su conducción, mejor adaptada estará a su hábitat (Carlquist, 1959, 1977, 1985; Maheralli *et al.*, 2004). En este sentido las especies estudiadas muestran diferencialmente algunas características en sus vasos que están relacionadas con la eficiencia y seguridad en la conducción hidráulica y por lo tanto en la vulnerabilidad a la cavitación de sus vasos. Algunas tendencias marcan reducción en el diámetro de los vasos, aumento en el grosor de su pared, mayor frecuencia de vasos y/o mayor agrupación. Estos caracteres se han relacionado con resistencia al estrés hídrico (Carlquist y Hoekman, 1985). Cuando el xilema es sometido a estrés hídrico, se produce demasiada tensión en los vasos, lo que provoca que burbujas de aire sean aspiradas dentro de los conductos e interrumpen el flujo continuo del agua (Zimmermann 1983, Sperry and Tyree 1988, Tyree and Sperry 1989, Tyree and Ewers 1991, Sperry and Pockman 1993; Jarbeau *et al.*, 1995). Por su parte, Carlquist y Hoekman (1985) mencionan que un factor importante en la conducción depende directamente de la amplitud de los lúmenes de los vasos en función de la ley de Haegen-Poiseuille (Barajas-Morales, 1985; Carlquist, 1988; Zimmermann, 1983; Sidiyasa y Baas, 1998). Con base en lo anterior se espera que las especies cuyos vasos tengan diámetros pequeños (< de 29 μm), mayor agrupación y frecuencia, presenten una menor vulnerabilidad (< 0.5) a costa de un baja conductividad relativa (< $10\mu\text{m}^4 \times 10^6$), como se observó en *A. willardiana*, *H. brasiletto* y *T. impetiginosa*. Otra característica que tienen estas especies, es que presentan los valores más altos (> 12%) con respecto a las demás especies en cuanto al porcentaje de pared de

los vasos. Este atributo les provee un incremento significativo en la fuerza de compresión de su pared lo que ayuda a resistir la implosión/cavitación de los conductos (Sperry, 2003; Baas *et al.*, 2004). En general, estos aspectos se relacionaron con cierta claridad en algunas de las especies estudiadas y concuerdan con Carlquist (1977), al mencionar que están relacionadas con la resistencia al estrés hídrico, mediante el desarrollo de un sistema de conducción más seguro a costa de una disminución en la conductividad relativa; lo que ocasiona una mayor resistencia al flujo del agua y así se controla de cierta forma la pérdida del líquido en condiciones de sequía (Zimmerman, 1983; Carlquist, 1988; Castro-Diez, 1996; Castro-Diez *et al.*, 1998, León y Espinoza de Pernía, 2001; Froux *et al.*, 2002; Maherali *et al.*, 2004; Pire *et al.*, 2007). Sin embargo, estas asociaciones no se cumplen en todos los casos. Por ejemplo, *I. arborescens* presenta vasos amplios (41.6 μm de diámetro en su lumen), pero un valor bajo de CR (< 10) y un alto IV (>1). Una posible explicación con respecto a estos valores está dada por la baja densidad y agrupación de los vasos. Por su parte, otros elementos, como los vasos fibriformes comunes en esta especie, “compensan” la vulnerabilidad a embolismos de sus vasos, brindando la eficiencia y seguridad necesarias en su conducción necesarias para su establecimiento y desarrollo (Carlquist y Hoekman, 1985; Carlquist, 1986; Ceja- Romero y Pérez-Olvera, 2010; Terrazas *et al.*, 2011). Otro ejemplo de especies que no cumplen con las asociaciones descritas son *P. velutina* y *O. tesota* quienes presentan valores de Cr altos ($>10\mu\text{m}^4 \times 10^6$) con respecto a *I. arborescens* pero valores bajos en el IV (<0.5) dados por una mayor agrupación (<0.3) y frecuencia de vasos (>200 vasos/ mm^2) lo que demuestra que la conducción hídrica no tiene una relación directa con la seguridad, más bien tienen

relaciones muy estrechas con características anatómicas que pueden o no brindar mayor seguridad (Froux *et al.*, 2002).

Por otra parte *J. cordata* presenta una estrategia diferente a las ya descritas. Esta especie mantiene un cierto equilibrio tanto en la Cr y el IV, dado por lúmenes amplios ($> 40\mu\text{m}$), poca agrupación (más no ausente) y una frecuencia de más de 150 vasos/ mm^2 (Carlquist, 1977; Robert *et al.*, 2009). Esto le permite tener una conducción adecuada durante la temporada húmeda y durante la sequía al tirar sus hojas, no ser vulnerable a la cavitación de sus vasos.

Ceiba acuminata es la única especie que no muestra una estrategia aparente en cuanto a la estructura anatómica de su xilema. Presenta vasos muy grandes, sobre todo en la fase C, poca agrupación y menos de 100 vasos por mm^2 , lo que la hace una especie muy vulnerable a embolismos. Se podría suponer que esta especie tiene otras estrategias evasoras del estrés hídrico, no representadas por características anatómicas (Markesteijn *et al.*, 2011).

Otro aspecto importante con respecto a la eficiencia hidráulica es la alometría que presentan las características anatómicas durante el desarrollo de las especies. Las plantas vasculares varían en tamaño por cerca de doce órdenes de magnitud, y en condiciones de estrés hídrico, los individuos se extienden por casi toda esta gama. En cuanto al sistema de conducción, los vasos tienden a ensancharse en la base mientras que van disminuyendo su diámetro conforme se acercan a la copa del árbol con el fin de poder garantizar la conducción segura inclusive en las partes más altas (West *et al.*, 1993; 1999). Esto con cuerda con el incremento en el diámetro del lumen de la mayoría de las especies en este estudio, en las cuales el tamaño de sus vasos aumenta hasta cuatro veces su tamaño durante

los primeros 10 meses de vida. Sin embargo, se observa una estrategia anatómica en cuanto a este carácter en especies como *T. impetiginosa* y *H. brasiletto*, quienes no presentan diferencias en el tamaño de sus vasos a través de su desarrollo. Esta característica refleja una adaptación posiblemente evolutiva en la que para adaptarse a condiciones continuas de déficit hídrico mantienen diámetros pequeños en sus vasos durante su ontogenia, para reducir el consumo de agua a fin de poder establecerse y crecer (Tyree, 2003; Al-Khalifah *et al.*, 2006).

La relación entre seguridad vs. eficiencia hidráulica suele ser controversial ya que usualmente es estudiada en especies que presentan diversas características anatómicas del xilema. Sin embargo, estas diferencias inter- específicas en las propiedades hidráulicas casi siempre están asociadas con aspectos genéticos y evolutivos adecuados al hábitat al que pertenecen las especies (Frox *et al.*, 2002; Maheralli *et al.*, 2004).

Acumulación del xilema

La pronta acumulación de xilema puede favorecer la conducción de agua, con fines de un establecimiento exitoso durante el primer año de crecimiento en plántulas (Castro-Díez *et al.*, 1998). Sin embargo, esta condición parece no cumplirse siempre en especies que crecen en ambientes secos (Loza-Cornejo y Terrazas, 2011). Para el caso de las ocho especies de plántulas estudiadas se observó que, de acuerdo los ACP, en la fase A, todas las especies presentan un bajo porcentaje de acumulación del xilema. Esto es lógico si se toma en cuenta que este tejido se encuentra organizado formando haces vasculares en los primeros estadios de desarrollo de las especies. Las diferencias se aprecian conforme las plántulas se van desarrollando. En la fase D los ACP muestran tres grupos de especies, que

se pueden interpretar como tendencias (grupos anatómico-funcionales). Una sería hacia las especies “acumuladoras”, con una proporción de xilema mayor al 75%; a su vez éstas se separan en dos: las de madera dura y compacta con presencia de fibras gelatinosas y parénquimas lignificados (*A. willardiana*, *H. brasiletto*, *P. velutina* y *O. tesota*) y las de madera parenquimatosa y blanda, esto es, con abundantes parénquima no lignificado y sin presencia de fibras (*C. acuminata*). Otra tendencia está representada por las especies “no acumuladoras” (*T. impetiginosa* y *J. cordata*), con xilemas secundarios que se desarrollan durante el primer mes de crecimiento y en los periodos subsecuentes (hasta los 10 meses) se muestra un mayor crecimiento del floema y córtex; lo que ocasiona una reducción en la proporción de xilema con respecto a los demás tejidos. Una tercera tendencia sería la que presenta *I. arborescens*, con crecimiento de varios cámbiums sucesivos y alrededor del 50% de acumulación de tejido xilemático con abundante parénquima.

Cada grupo anatómico funcional logra estar relacionado con el linaje de los taxa estudiados, las características anatómicas de sus ejes y/o su comportamiento fenológico (Grime, 1979). Por ejemplo, las leguminosas se agrupan dentro de las acumuladoras con tallos densos, pero delgados en comparación con las demás especies. El crecimiento del tallo y de los tejidos vasculares en ejes angostos, supone una menor inversión de carbón, que en los más anchos (King *et al.*, 2005, 2006; Chave *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009). Sin embargo, en las leguminosas parece suceder lo contrario. De acuerdo a Martínez-Cabrera *et al.* (2009), en los tallos angostos y densos, existe una mayor inversión de carbón, lo que implica un crecimiento más lento. Contrariamente, un tallo con tejidos más económicos desarrollan un eje más grande con una tasa de crecimiento alta (Lawton 1984; Mencuccini y Grace, 1996; Enquist *et al.*, 1999; Roderick, 2000; Muller-Landau,

2004; King *et al.*, 2005), como se observa en *C. acuminata*, *I. arborescens* y *J. cordata*. Estas especies presentaron xilemas parenquimatosos y de acuerdo a los índices de vulnerabilidad y conductividad relativa, un sistema de conducción menos eficiente y seguro (Baker *et al.*, 1972; Tyree, 2003; Swenson y Enquist, 2007).

Entre las tres especies de tallos “económico-parenquimatosos” descritos en el párrafo anterior, se presentan diferentes porcentajes de acumulación de xilema (Fig. 16), por lo que se presume que otras características se suman al mayor crecimiento radial de sus ejes. En el caso de *C. acuminata* su xilema representa más del 70% del diámetro total del eje; esta proporción permite aumentar el número de vasos conductores (Levitt, 1980; Shumway *et al.*, 1993), de manera que la planta puede crecer más rápidamente debido a una mayor eficiencia en el transporte de agua (Zimmermann, 1983). Por su parte *I. arborescens* acumula 50% del xilema, pero la formación de anillos de tejidos vasculares dados por el crecimiento anómalo favorece la rápida conducción de fotosintatos a toda la planta y por otra parte la presencia de gran proporción de vasos fibriformes (Terrazas *et al.*, 2011), compensa su aparentemente alto índice de vulnerabilidad (> 1), dado por sus vasos amplios y escasos.

Otras especies como *J. cordata* y *T. impetiginosa*, acumulan menos del 30% de xilema (no acumuladoras), pero tienen mayor desarrollo en otros tejidos, como el floema y los tejidos corticales (*J. cordata*), característica que aumenta la acumulación y transporte de fotosintatos y reservas necesarias para su establecimiento (Marcati *et al.*, 2008. *Tabebuia impetiginosa* presenta además de esta estrategia, un xilema denso, parecido al de las

leguminosas lo que favorecería igualmente, una conducción segura y eficiente (Baker *et al.*, 1972; Tyree, 2003).

Fenología foliar: estacionalidad de las especies

La cronología anual de eventos cíclicos, como la formación de anillos de crecimiento y la fenología foliar reflejan una estrategia para hacer frente a los periodos desfavorables en los que crecen las plantas (Castro- Diez *et al.*, 2003). Ambos factores están íntimamente relacionados entre sí, de manera que regularmente se asocia la caída de las hojas a la formación de anillos de crecimiento (Paliwal y Prasad, 1970; Carlquist, 1985; Castro- Diez, 1996; Castro- Diez *et al.*, 2003; Maherali *et al.*, 2004; Marcati, 2008). De las especies en este estudio sólo *I. arborescens*, *P. velutina* y *T. impetiginosa* presentaron una o ambas características como estrategia ante la estacionalidad en la que se desarrollan *in situ*. Sin embargo, cada especie mostró características anatómicas diferentes relacionadas con su fenología foliar y la formación de anillos de crecimiento. En el caso de *I. arborescens*, tiró sus hojas a los 10 meses. Durante este tiempo esta especie acumuló grandes cantidades de reservas en el parénquima; de acuerdo a Terrazas *et al.* (2011), esto se debe a la presencia de “hojas económicas” que permiten una rápida traslocación y almacenamiento de nutrientes, necesarios para la supervivencia del individuo en la temporada seca (Aert, 1995; Ellmore 2006). A pesar de la abscisión de las hojas en esta especie, no se observó aún la formación del anillo de crecimiento, éste se reporta una vez que comienzan a brotar las nuevas hojas (Terrazas *et al.*, 2011). Además en ese trabajo atribuyen la abscisión de las hojas de *I. arborescens* en condiciones no limitantes de agua y nutrientes al fotoperiodo.

Contrariamente, *P. velutina* y *T. impetiginosa*, no tiraron sus hojas, pero sí formaron anillos de crecimiento evidentes a los 10 meses, aunque con comportamientos anatómicos contrastante entre ellas. En *P. velutina* se diferencia la formación del siguiente anillo de crecimiento por la presencia de vasos más grandes y fibras delgadas en la madera temprana (Marcati, 2008). Estas características aumentan considerablemente la conductividad hidráulica en la última fase, probablemente tratando de compensar el aumento en la demanda evaporativa con una extracción más eficiente del agua del suelo (Castro-Diez *et al.*, 2003), estrategia común en *Prosopis* (Skolmen, 1990; Snyder y Williams, 2003). Por la otra parte, en *T. impetiginosa* en el siguiente anillo no hay un aumento en el diámetro de los vasos como en *P. velutina* y solo se distingue la madera temprana porque en la tardía del anillo anterior se aprecian fibras y parénquima con lúmenes más angostos y paredes más gruesas. Durante las fases que corresponderían al final de la temporada húmeda (fase C-D), se puede observar un incremento considerable de floema (Maherali *et al.*, 2004). La acumulación de floema implica un reservorio de fotosintatos, lo que probablemente evita la abscisión de las hojas en condiciones no limitantes (Aerts, 1995; Castro- Diez *et al.*, 2003). La presencia de anillos de crecimiento en estas especies que no tiraron sus hojas en condiciones estables de invernadero, pero que sí lo pueden hacer en condiciones de estrés, se puede relacionar con aspectos evolutivos e históricos de las especies (Herrera, 1992; Lopez *et al.*, 2005). Éstos hacen de la presencia de anillos de crecimiento en especies caducifolias facultativas, un carácter endógeno (Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005).

El resto de las especies de este estudio no presentó diferencias anatómicas con respecto a la estacionalidad. Excepto *A. willardiana*, que mostró una ligera disminución en el

número de vasos en la periferia de la fase D. Probablemente, se trate del inicio de la madera tardía para la formación del primer anillo de crecimiento completo. Se ha reportado que esta especie entra en letargo aún en condiciones de invernadero (Aref *et al.*, 2003; Schuch y Norem, 2004).

Síntesis de estrategias adaptativas

, Con respecto al porcentaje de acumulación del xilema relacionado con su estructura, se pueden reconocer tres grupos anatómico-funcionales (Fig. 16). Éstos se relacionan con la adaptación de ocho especies oriundas de un bosque tropical caducifolio, durante sus primeras etapas de desarrollo. Las estrategias que presenta una especie son indispensables para su supervivencia y establecimiento; sin embargo, estas estrategias no sólo implican una adaptación unidireccional, sino que se compone de la acción de adaptaciones que ha sufrido la especie a través de diversos procesos evolutivos. Todos ellos pueden crear en conjunto “grupos funcionales” que logran estar relacionados con la interacción de varios caracteres anatómicos del xilema, como el % de acumulación, tamaño, agrupación y densidad de vasos, además de aspectos como los fisiológicos y morfológicos, entre otros (Fig. 15).

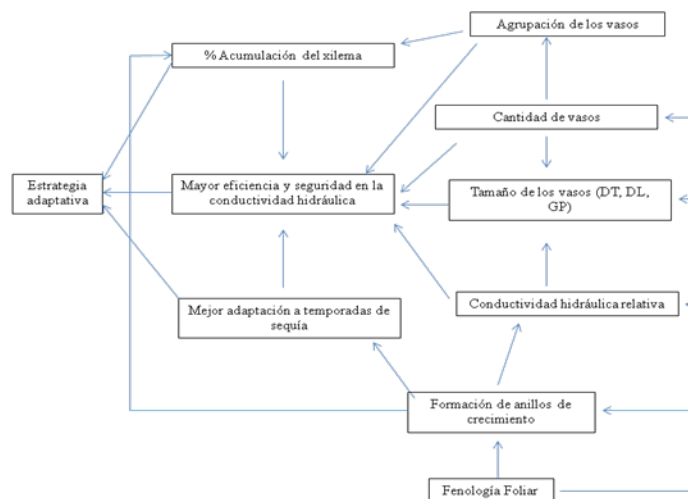


Figura 15. Diagrama de las variables consideradas en este estudio y su intervención como parte de las estrategias adaptativas.

Los grupos anatómico-funcionales que se proponen con respecto a la acumulación del xilema a los 10 meses de germinación, ya han sido discutidos y a continuación se hace una síntesis de ellos.

Acumuladoras: Las especies en este grupo se caracterizan por formar más de un 75% de xilema y no tiran sus hojas en condiciones favorables de humedad. Sin embargo, no muestran la misma estructura anatómica en su xilema secundario. Por un lado se encuentran las que presentan un xilema secundario parenquimatoso (*C. acuminata*), con vasos muy amplios y poca agrupación. Estas características se relacionan con altos índices de vulnerabilidad, que se compensan con la abscisión de sus hojas durante la temporada seca. Otro grupo de acumuladoras corresponden a las especies con xilemas típicamente xeromórficos. En este grupo se encuentran las cuatro especies de leguminosas, éstas a su vez se pueden separar en dos subgrupos: Aquellas (*O. tesota* y *H. brasiletto*) que tienen los diámetros de sus vasos pequeños ($< 22 \mu\text{m}$), y el grupo formado por las especies con vasos más amplios ($>28 \mu\text{m}$), esto es, *P. velutina* y *A. willardiana*.

No acumuladoras: Estas especies (*T. impetiginosa* y *J. cordata*) se caracterizan por acumular menos del 40% de xilema secundario y desarrollar gran cantidad de floema. No tiran sus hojas; sin embargo, igual que en el grupo anterior muestran caracteres anatómicos del xilema diferentes entre ellas. Por una parte *T. impetiginosa* presenta un xilema xeromórfico, similar al de las leguminosas y presenta la formación de un anillo de crecimiento. Contrariamente *J. cordata* tiende a presentar xilema parenquimatoso, con vasos más amplios, numerosos, agrupados y solitarios; no forma anillo de crecimiento.

Variante cambial. La única especie en este grupo funcional es *I. arborescens*, con variante cambial en sus tejidos vasculares. A pesar de no presentar aparentemente un

sistema eficiente en la conducción por la escasez de vasos y su alto índice de vulnerabilidad, se reporta para esta especie la presencia de vasos fibriformes que funcionan con un sistema de conducción seguro y eficiente. Es caducifolia estricta y puede formar anillos de crecimiento.

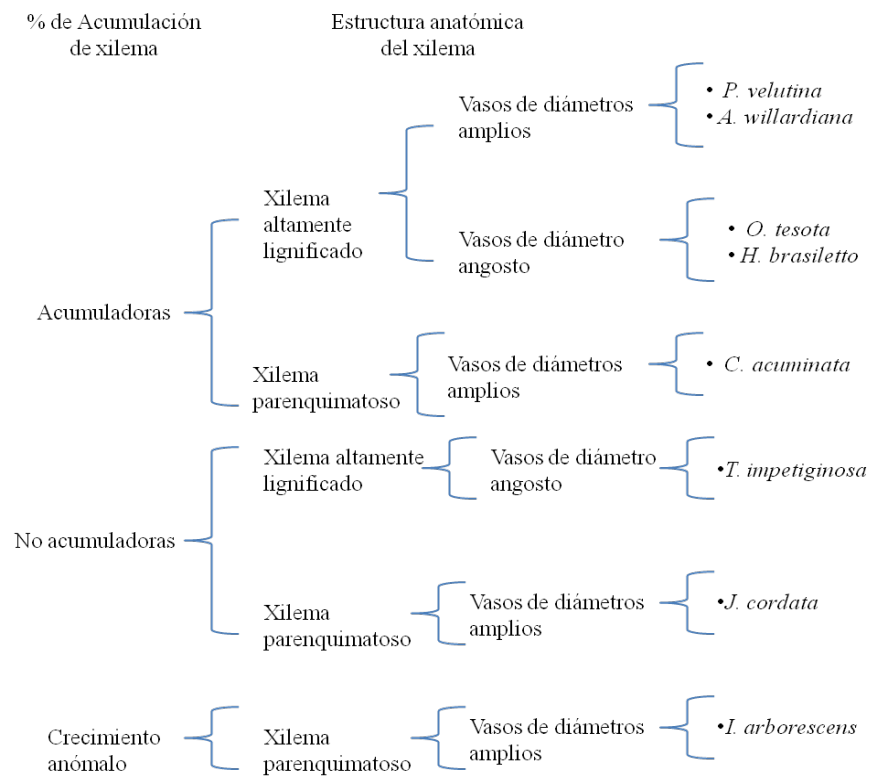


Figura 16. Diagrama de los grupos anatómico-funcionales propuestos en función del porcentaje de acumulación del xilema.

Conclusiones

- ❖ Las especies de este estudio presentan diferentes características anatómicas en su eje según su linaje taxonómico.
- ❖ Se encontró una relación entre la acumulación del xilema, características anatómicas y/o fenológicas, que permiten a cada especie desarrollarse en condiciones de estrés hídrico.
- ❖ Se proponen tres grupos “anatómico-funcionales” con base en la acumulación y estructura anatómica del xilema secundario. Estas estrategias permiten el desarrollo de diferentes especies que coexisten en un bosque tropical caducifolio.
- ❖ Se sugiere la comparación de estrategias adaptativas de acuerdo a la densidad de los tejidos que componen el tallo, lo que probablemente los agruparía en densos y no densos.

Literatura citada

- Abrams, M.D. 1994. Genotypic and phenotypic variation as stress adaptations in temperate tree species: a review of several case studies. *Tree Physiology* 14: 833-842.
- Aerts R., 1995. The advantage of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 389-430.
- Aguilar-Rodríguez, S. y Barajas-Morales J. 2005. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 51-58.
- Al-Khalifah N.S., Khan P.R., Al-Abdulkader A.M., Nasroun T. 2006. Impact of water stress on the sapwood anatomy and functional morphology of *Calligonum comosum*. *International Association of Wood Anatomists Journal* 27: 299–312.
- Aref, I.M., L.I. El-Juhany, and S.S. Hegazy. 2003. Comparison of the growth and biomass production of six acacia species in Riyadh, Saudi Arabia after 4 years of irrigated cultivation. *Journal of Arid Environments* 54:783-792.
- Baas P., Ewers F.W., Davis S.D., Wheeler E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I, eds. *The evolution of plant physiology. From whole plants to ecosystems*. London: Elsevier, 273–295.
- Baker, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology* 53: 997–1010.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin* n.s. 6(4): 355-364.

- Benayas, J.M., López-Pintor, A., García, C., Cámara, N., Strasser, R. y Gómez, A. 2002. Early establishment of plants *Retama sphaerocarpa* seedlings under different levels of light, water and weed competition. *Plant Ecology* 159: 201-209.
- Bissing, D.R. 1982. Variation in qualitative anatomical features of the xylem of selected dicotyledonous woods in relation to water availability. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 68: 317-326.
- Brodribb, T.J., Holbrook, N.M. y Hill, R.S. 2005. Seedling growth in conifers and angiosperms: impacts of contrasting xylem structure. *Australian Journal of Botany* 53: 749-755.
- Calquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- Carlquist S. 1986. Terminology of imperforate tracheary elements. *International Association of Wood Anatomists Bulletin, New Series* 7: 75-81.
- Carlquist, S. 1959. Studies on Madiinae: anatomy, cytology, and evolutionary relationships. *Aliso* 4: 171-236
- Carlquist, S. 1985. Vasicentric tracheids as a drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso* 11: 37-68.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy*. Springer Series of wood Science. Springer Verlag. New York. Botanical Series N° 3. Leiden, Univ. Press, The Hague.
- Carlquist, S. 1992. Wood anatomy, of *Hedyosmum* (Cloranthaceae) and the tracheid- vessel elemnt transition. *ALISO* 13(3): 447-462.
- Carlquist, S. y Hoekman, D.A. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern California flora. *International Association of Wood Anatomists Bulletin new series* 6: 319-347.

- Castro-Díez P, Cornelissen, J.H.C. y Montserrat-Martí, G. 2003. Trade-offs between phenology, RGR, life form and seed mass among 22 Mediterranean woody species. *Plant Ecology* 166: 117-129.
- Castro-Díez, P. 1996. Variaciones estructurales y funcionales de los fanerófitos dominantes en las comunidades de encinar a lo largo de un gradiente climático atlántico-mediterráneo. Tesis de Doctorado. Universidad de León. 205 p.
- Castro-Díez, P., Puyravaud, J.P., Cornelissen, J.H.J. y Villar-Salvador, P. 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecología* 116: 57-66.
- Ceja-Romero, J. y Pérez-Olvera, C. P. 2010. Anatomía de la madera de las especies arbóreas de *Ipomea* (Convolvulaceae). *Madera y Bosques* 16(3): 61-73.
- Celis, G. y Jose, Shibu. 2010. Restoring abandoned pasture land with native tree species in Costa Rica, effects of exotic grass competition and light. *Forest ecology Management* 261(19): 1598-1604
- Chave , J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. and Zanne, A.E. . 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chávez- Romero, D.M., Aguliar- Rodríguez, S. Terrazas, T. 2010. Variación anatómica en la madera de *Quercus obtusata* (Fagaceae). *Madera y Bosques* 16(2):60-87.
- Cornelissen, J.H.C., Castro-Díez, P. y Hunt, R. 1996. Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 755-765.
- Cornelissen, J.H.C., Cerabolini, B., Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J.P., Maestro, M., Werger, M.J.A. y Aerts, R. 2003. Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings. *Journal of Vegetation Science* 14: 3111-322.

- Costa, C.G., Coradin, V.T., Czarneski, C.M. y Pereire, B.A. 1997. Bark anatomy of arborecent leguminosae of cerrado and galety forest of central Brazil. *IAWA Journal* 18(4): 385-399.
- Devine, W.D. y Harrington, C.A. 2009. Relationships among foliar phenology, radial growth rate, and xylem density in a young douglas-fir plantation. *Wood and Fiber Science* 41(3):300-312.
- Domínguez, L.S., Murias, G., Herrero, N. y Peñuelas, J.L. 2001. Comparación del desarrollo de ocho especies mediterráneas durante su primer año en campo y su relación con los parámetros funcionales de las plantas. *Actas del II Congreso Forestal* 3:75-81.
- Duarte, M.R. y Wolf, S. 2005. Anatomical characters of the phyllode and stem of *Acacia podalyriifolia* A. Cunn. Ex G. Don (Fabaceae). *Revista Brasileira de Farmacognosia* 15:71-76.
- Ellmore G., Zanne A.E., Orians C.M. 2006. Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150: 61-71.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L. y Brown, J.H. 1999. Allometric scaling of production and life history variation in vascular plants. *Nature* 401: 907-911.
- Esau, K. 1976. Anatomía vegetal. Omega, S.A. Barcelona. pags. 151-167.
- Espinoza de Pernía, N. y Melandri J.L. 2006. Wood anatomy of the tribe Caesalpinieae (Leguminosae, Caesalpinioideae) in Venezuela. *International Association of Wood Anatomists Journal* 27: 99-114.
- Fahn, A. 1982. Anatomía Vegetal. H. Blume, Madrid, España. 599 p.
- Fahn, A., Werker, E. y Baas, P. 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem.

- Felger, R.S, Johnson, M.B., Wilson, M.F. 2001. The trees of Sonora, México. Oxford University Press. New York, USA. 391p.
- Froux, F., Huc, R., Ducrey, M., Dreyer, E. 2002. Xylem hydraulic efficiency versus vulnerability in seedlings of four contrasting Mediterranean tree species (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). *Annals for. Science* 59: 409-418.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Offset Larios, México. 217 p.
- Grime J. P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley. Chichester. 415p.
- Grotkoop, E., Rejmánek, M. y Rost, T.L. 2002. Toward a causal explanation of plant invasiveness: seedling growth and life-history strategies of 29 pine (*Pinus*) species. *The American Naturalist* 159: 396-419.
- Hayward, E.H. 1932. The seedling anatomy of *Ipomea batatas*. *Botanical Gazette* 93: 400-420.
- Henriques, C., Da Silva, S., Rubio, F., Gonzalves, C. 2001. Radial growth dynamics of *Tabebuia umbellate* (Bignoniaceae), a flood-tolerant tree from the Atlantic forest swamps in Brazil. *Trees* 15: 492-497.
- Hernández, E.I., Vilagrosa, A., Pausas, J.G. y Bellot, J. 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology* 207: 233-244.
- Herrera, M.C. 1992. Historical effects and sorting process as explanations for contemporary ecological patterns: Character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140(3):223-246.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. International Association of Wood Anatomist. Bulletin new series 10:219-232.

- Iossi, E., Vitti, M.F. y Sader, R. 2006. Seed anatomy and germination of *Phoenix roebelenii* O'Brien (Arecaceae). *Revista Brasileira de Sementes* 28: 121-128.
- Ishida, A., Yazaki, K. y Laihoe A. 2005. Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rain forest pioneer tree. *Tree Physiology* 25: 513-522.
- Jarbeau, J.A., Ewers, F.W., Davis, S.D. 1995. The mechanism of water-stress-induced embolism in two species of chaparral shrubs. *Plant Cell Environ* 18:189-196.
- King D.A., Davies S.J., Nur Supardi M.N., Tan S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forest of Malaysia. *Functional Ecology* 19: 445-453.
- King D.A., Davies S.J., Tan S., Nur Supardi M.N. 2006. The role of stem density and stem support cost in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670-680.
- Lawton, R.O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany* 71: 261-267.
- Leal, A.K. y Agra, M.F. 2005. Estudo Farmacobotânico Comparativo das folhas de *Jatropha milissima* (Pohl) Bail. E *Jatropha ribifolia* (Pohl) Baill. (Euphorbiaceae). *Acta farmaceutica Bonaerense* 24(1): 5-13.
- León H., W. y Espinoza de Pernía, N. 2001. Anatomía de la madera. Consejo de Publicaciones-Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Universidad de Los Andes. Mérida.
- León, W.J. y Pernía, N.E. 1999. Parénquima radial disyuntivo y filogenia. *Revista Forestal Venezolana* 43(2): 137-146.
- Levitt, J. 1980. Responses of plant to environmental stresses. London: Academic Press. 297p

- López, B.C., Sabaté, S., Gracia, C.A., Rodríguez, R. 2005. Wood anatomy, description of annual rings, and responses to ENSO events of *Prosopis pallid* H.B.K., a widespread woody plant of arid and semi-arid lands of Latin America. *Journal of Arid Enviroments* 61: 541-554.
- López, J.L., Hernández, J.I., Terrazas, T., Valdez, J.R. 2006. Anillos de crecimiento y su periodicidad en tres especies tropicales del estado de Colima, México. *Agrociencia* 40 (4): 533-544.
- Loza-Cornejo, S. y Terrazas, T. 2011. Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachycereae: hasta cuando son plántulas?. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 88: 1-13.
- Loza-Cornejo, S., Terrazas, T., López- Mata, L. y Trejo, C. 2003. características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28: 83-89.
- Maherali, H., Pockman, W.T. y Jackson, R.B. 2004. Adaptative variation in the vulnerability of wood plants to xylem cavitation. *Ecology* 85(8): 2184-2199.
- Marcati, C.R., Dias, C. R. y Rodrigues, S. 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpiniodae). *Trees* 22: 3-12.
- Markesteyn, L. Poorter, L., Paz, H., Sack, L. y Bongers, F. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* 34: 137-148.
- Marks, O.C. 2007. The causes of variation in tree seedling traits: the roles of environmental selection versus chance. *Evolution* 61: 455-469.
- Martínez-Cabrera, H.I., Jones, S.C., Espino, S. y Schenk, H.J. 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany* 96: 1388-1398.

- Melgarejo, P., Martínez- Valero, R., Guillamón, J.M., Miró, M. y Amorós, A. 1997. Phenological stages of pomegranate tree (*Punica granatum* L.). *Annals applied Biology* 130: 135-140.
- Mencuccini, M. y Grace, J. 1996b. Developmental patterns of aboveground xylem conductance in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) age sequence. *Plant Cell Environ.* 19:939–948.
- Metcalife, C.R., Chalk, L.1972. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford University Press. New York, USA. 1499p.
- Molina, F.E. y Van Devennder, T.R. eds. 2010. Diversidad Biológica de Sonora. UNAM. CONABIO. 500p.
- Muller-Landau , H. C. 2004 . Interspecific and intersite variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36: 20–32.
- Nassar, N.M.A., Abreu, L.F.A., Teodoro, D.A.P. y Graciano-Ribeiro D. 2010 Drought tolerant stem anatomy characteristics in *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) and a wild relative. *Genetics and Molecular Research* 9: 1023-1031.
- Ortuño, A., Sánchez, J., Acosta, M. y Sabater, F. 1985. Estudio del crecimiento de hipocótilos etiolados de Altramuz: alargamiento del órgano y variación de tamaño celular. *Anales de Biología* 6: 55-60.
- Pagaza, E. M., Fernández, R. 2004. La familia Bombacaceae en la cuenca del río balsas, México. *Polibotánica* 17: 71-102.
- Paliwal, G.S. y Prasad, N. 1970. The cambium of *Alseuosmia*. *Phytomorphology* 9: 5-8.
- Pire, R., Sanabria, M.E., Pereira, A. y Díez, J. 2007. Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia* 32:35-40.

- Polanco, C. y Grande, D.C., 2009. Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque altoandino colombiano. *Revista Colombia Forestal* 12: 183-203.
- Popham, R.A. 1947. Developmental anatomy of seedling of *Jatropha cordata*. *The Ohio Journal of Science* 47: 1-20.
- Radwan, U.A.A. 2007. Photosynthetic and leaf anatomical characteristics of the drought resistant *Balanite aegyptiaca* (L) Del. seedlings. *American-Eurasian Journal Agriculture & Environ Science* 2: 680-688.
- Reinoso, H., Sosa, L., Reginato, M. y Luna, V. 2005. Histological alterations induced by sodium sulfate in the vegetative anatomy of *Prosopis strombulifera* (Lam.) Benth. *World Journal Agricultural Sciences* 1: 109-119.
- Robert, E.M.R., Koedam, N.; Beeckman, H. y Schmitz, N. 2009. A Safe Hydraulic Architecture as Wood Anatomical Explanation for the Difference in Distribution of the Mangroves *Avicennia* and *Rhizophora*. *Functional Ecology* 23 (4): 649-657.
- Roderick, M.L. 2000. On the measurement of growth with applications to the modelling and analysis of plant growth. *Functional Ecology* 14: 244–251.
- Ruzin, S. E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, New York, USA. 322p.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1a. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504p.
- Sánchez, O. y Hernández, C. 2004. Estudio morfológico de plántulas de la familia Bombacacear en Quintana roo, México. *Foresta Veracruzana* 6(2): 1-6.
- SAS Institute. 2008. *Statistical Analysis System*. Release 9.2 SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.

- Schuch, U.K. y Norem, M. 2004. Growth of legume tree species growing in the southwestern United States. University of Arizona College of Agriculture. <http://cals.arizona.edu/pubs/crops/az1359/>.
- Schweingruber, F.H., Börner, A. y Schulze, E.D. 2006. Atlas of woody plant stems. Evolution, structure, and environmental modifications. Springer-Verlag, Berlin. 505p.
- Shreve, F., Wiggins, I.L. 1993. Vegetation of the Sonoran Desert, Part I. Stanford University Press. California, USA. 400p.
- Shumway, D.L., Stainer K.C. y Kolb T.E. 1993. Variation in seedling hydraulic architecture as a function of species and environment. *Tree Physiology* 12: 41-54.
- Sidiyasa, K. y Baas. 1998. Ecological and systematic wood anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). *International Association of Wood Anatomist Journal* 19: 85-136
- Skolmen, R.G. 1990. *Prosopis pallida* (Humb. & Bonpl. ex Willd) H.B.K. Kiawe. Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agriculture. Handb 654. U.S. Department of agriculture, Forest Service: 583-586.
- Snyder, A. y Williams, D.G. 2003. Defoliation alter water uptake by deep and shallow roots of *Prosopis velutina* (Velvet mesquite). *Functional ecology* 17: 363-374.
- Souza, G.M., Goncalves, A.N. y Almeida, M. 1999. Water deficit in relation to leaf and stem anatomy of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. shoots cultivated *in vitro*. *Scientia Agricola* 56: 723-731.
- Sperry, J.S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Science* 164: S115-S127
- Sperry, J.S., Pockman, W.T. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell Environ* 16: 279-287.
- Sperry, J.S., Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88: 581-587.

- Splunder, I. V., Voesenek, L.A.C.J., Coops, H., De Vries X.J.A. y Blom, C.W.P.M. 1988. Morphological responses of seedling of four species of Salicaceae to drought. *Canadian Journal of Botany* 74: 1988-1995.
- Swenson , N. G. , and B. J. Enquist . 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94: 451–459.
- Szarek, S.R. y Woodhouse, R.M. 1977. Ecophysiological studies of Sonoran Desert plants. *Oecologia* 28: 365-275.
- Terrazas, T., Aguilar-Rodríguez, S. y Tinoco, C. 2011. Development of successive cambia, cambial activity, and their relationship to physiological traits in *Ipomea arborescens* (Convolvaceae) seedlings. *American Journal of Botany* 98: 765-774.
- Torres-Arias, Y., Herrera-Peraza, R.A., Sánchez, J.A. y Martell, A. 2000. Algunos aspectos de las estrategias reproductivas de *Mastichodendron foetidissimum* (Jacq.) Cronq. *Ecotropicos* 13: 97-102.
- Tyree M.T.; Sperry, S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Reviews of Plant physiology and Molecular Biology*. 40: 19-38.
- Tyree, M.T. and F.W. Ewers, 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.*, 119: 345-360.
- Tyree. M.T. 2003. Hidraulic limits on tree performance: transpiration, carbon gain and growth of trees. *Trees* 17: 95-100.
- Wang, J. Ives, N.E. y Lenchowicz, M.J. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology* 6: 469-475.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J. 1993. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122-126.
- West, G.B., Brown, J.H., Enquist, B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-667.

- Yáñez-Espinosa, L., Terrazas, T. y López-Mata, L. 2006. Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. *Annals of Botany* 98: 637-645.
- Yáñez-Espinosa, L., Terrazas T. y López-Mata L. 2001. Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees* 15: 91-97.
- Zhang, S., Baas, P., Zandee, M. 1992. Wood structure of the Roseaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA Bull* 13: 307-349.
- Zimmerman, M. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer, Berlin Heidelberg, New York. 339 p.
- Zozt, G., Tyree, M.T., Patiño, S. y Carlton, M.R. 1998. Hydraulic architecture and water use of selected species from a lower montane forest in Panama. *Trees* 12: 302-309.