



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ORIGEN CORTICAL DE LOS CÁMBIUMES
SUCESIVOS EN TALLOS DE *Wisteria*
(LEGUMINOSAE), UN GÉNERO DE LIANAS DE
ZONAS TEMPLADAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ROSA CELIA NEJAPA MENDOZA

DIRECTOR DE TESIS

DR. MARCELO RODRIGO PACE

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, 2021





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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Nejapa
Mendoza
Rosa Celia
55 74 85 96 78
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
312129280

2. Datos del tutor

Dr.
Marcelo Rodrigo
Pace

3. Datos del sinodal 1

Dra.
Sonia
Vázquez
Santana

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Teresa Margarita
Terrazas
Salgado

5. Datos del sinodal 3

Dra.
Guadalupe Judith
Márquez
Guzmán

6. Datos del sinodal 4

M. en C.
Emilio
Petroni
Mendoza

7. Datos del trabajo escrito

Origen cortical de los cámbiums sucesivos en tallos de *Wisteria* (Leguminosae), un género de lianas de zonas templadas.

63 pp.
2021

Valor y confianza

Nunca más una ciencia sin nosotras

Agradecimientos académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, la Facultad de Ciencias y al Instituto de Biología. por darme las herramientas para crecer en el campo de la Biología.

Agradezco a mi asesor, el Dr. Marcelo R. Pace por su guía para elaborar esta tesis, por compartir su pasión y conocimiento. Gracias por el inmenso apoyo que me has dado, siempre impulsándome a tomar cada oportunidad que se presenta, esto me ha llevado a crecer en el ámbito académico y personal.

A mis sinodales: la Dra. Teresa Terrazas, al M. en C. Emilio Petrone Mendoza, a la Dra. Sonia Vázquez Santana y a la Dra. Judith Márquez Guzmán, por su tiempo invertido y las observaciones que enriquecieron este trabajo.

Al Pace Lab por las discusiones y la retroalimentación en versiones previas de este trabajo; gracias a mis compañeras la Biól. Lorena Luna Márquez y a la Biól. Angélica Quintanar Castillo, quienes me han acompañado en el desarrollo de este trabajo desde el inicio, por su apoyo en el procesamiento del material histológico, por compartirme su pasión por la filosofía y la paleobotánica, han contribuido a mi formación académica.

Al Dr. Pablo A. Cabanillas por aceptar ser mi tutor en la estancia de investigación, por apoyarme en campo, en el laboratorio, en el análisis de las muestras y revisiones previas del escrito; gracias por transmitirme tu pasión y ser una persona tan crítica.

A la Dra. Stella Rivera por permitirme desarrollar parte de la investigación en la Cátedra de Dendrología en la Universidad Nacional de La Plata (Argentina) durante la estancia de investigación.

Al Dr. Pedro Acevedo Rodríguez por mostrarnos la presencia de esta variante cambial en *Wisteria* y al Dr. Ken Wurdack por organizar y participar en las colectas de Estados Unidos.

Gracias al Forestry and Forest Products Research Institute (Japón) por proporcionarnos muestras de tallos de *W. brachybotrys* y *W. frutescens* de la colección TWTw, en especial al Dr. Hisashi Abe quien dio seguimiento a la solicitud y envió las muestras.

Al personal de la biblioteca de la Universidad de Leipzig (Alemania), en especial a Sölve Faja quien hizo posible obtener una copia de la tesis doctoral de O. Krüger (1884).

Este trabajo fue financiado por la beca Capacitación en Métodos de Investigación SEP-UNAM Segunda Fase 2019 y por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-PAPIIT IA200521).

Agradecimientos a título personal

A mis padres Olivia y Chano por darme el valor y la confianza que me ha impulsado a llegar a donde estoy e ir por más. Gracias por siempre apoyarme en mis decisiones, por llenarme de alegría y amor, por cultivarme el amor por la naturaleza y por enseñarme a sentirme orgullosa del lugar de donde somos. Los amo, tlaxtlahui.

A mis hermanas Jam y Da, por su compañía en los días de escribir la tesis y por escuchar mis múltiples presentaciones. Gracias por animarme en los momentos difíciles y ser cómplices a nuestra forma. Cada día aprendo de ustedes y sus distintas formas en las que piensan. Gracias por compartir la vida conmigo, siempre tienen mi apoyo. A Laurita gracias por enseñarme que las cosas se consiguen con esfuerzo y constancia. A Cayita por siempre estar al pendiente, consentirme y tener un gran corazón. A Pablo por ser un ejemplo de determinación.

A mis abuelos, por transmitirme sus historias de vida, ahora forman parte de quien soy y valoro mucho saber de dónde vengo. Abuela Yeya gracias por cuidarme, ser una mujer valiente y ser un ejemplo de fortaleza; abuelo Antonio (Yeyo) gracias por tantas risas, gracias por enseñarme que las cosas se hacen con cuidado y amor, por enseñarme a ser amable conmigo. Un día nos volveremos a encontrar para contarles mis historias.

A Joshua, gracias por tanto amor, por estar en todo momento apoyándome en mis decisiones, escuchándome y dándome ese empujón para atreverme a hacer nuevas cosas. Soy muy afortunada de coincidir contigo, aprendo de ti cada día y crecemos juntos chato.

Gracias familia, siempre me han rodeado de cariño y me han apoyado en todo lo que necesito. Las y los amo inmensamente.

A los amigos en los que he encontrado una familia, con los que comparto mi amor por la biología: Clau, Sam, Mon, Alan, Samuel, Paco, Aldo, Miguel, Arely y Nadine. A los amigos con los que la vida me ha unido por distintas circunstancias. Son increíbles y los quiero mucho, gracias por su apoyo, enseñanzas, por compartir la vida conmigo.

A Marcelo, no pude haber tenido mejor tutor, aprendimos mucho en este camino. Gracias por ser un ejemplo de constancia, ser una persona transparente y construir un espacio increíble para aprender y hacer ciencia. Agradezco el tiempo que invertiste en mí, por la motivación, la confianza y la amistad. Has sido excelente. Muito obrigada de coração!

A las carnalinhas Angélica y Lorena, haber coincidido como compañeras ha sido una gran experiencia, pero ser amigas ha sido tremendo. Gracias por tantas mañanas de café, las tardes de taquitos de canasta y la buena curaduría de stickers, son mujeres maravillosas y brillantes.

Índice

Resumen	i
Abstract	ii
Introducción	1
Antecedentes	2
Variantes cambiales.....	2
Cámbiumes sucesivos	5
Variantes cambiales en la familia Leguminosae.....	6
Cámbiumes sucesivos en el género <i>Wisteria</i>	7
El género <i>Wisteria</i>	8
Objetivos	11
Materiales y métodos	12
Material vegetal	12
Procedimientos anatómicos	12
Análisis y descripción.....	13
Terminología adoptada	14
Resultados	15
Aspecto general de los tallos con cámbiumes sucesivos de <i>Wisteria</i>	15
Ontogenia del tallo y desarrollo de la variante cambial	16
Descripción anatómica de la corteza de <i>Wisteria sinensis</i>	26
Discusión	29
Ontogenia de la variante cambial en <i>Wisteria</i>	29
Actividad de los cámbiumes sucesivos	32
Variantes cambiales con múltiples cámbiumes	33
Anatomía de tejidos vasculares secundarios del tallo	35

Conclusiones.....	38
Referencias.....	39
Apéndice 1. Ejemplares estudiados.....	48
Apéndice 2. Glosario.....	50
Apéndice 3. Infografía.....	52

Listado de Figuras

Figura 1. Diversidad de variantes cambiales.	4
Figura 2. Características morfológicas de <i>Wisteria sinensis</i>	10
Figura 3. Estructura general de los cámbiumes sucesivos en tallos de <i>Wisteria</i>	15
Figura 4. Ontogenia de los cámbiumes sucesivos en tallos de <i>Wisteria sinensis</i>	17
Figura 5. Detalle de la anatomía del tallo y desarrollo del cámbium sucesivo	19
Figura 6. Desarrollo del cámbium sucesivo	20
Figura 7. Estructura de los siguientes cámbiumes sucesivos y posición de las fibras pericíclicas en <i>Wisteria</i>	22
Figura 8. Anatomía de la madera de <i>W. sinensis</i>	24
Figura 9. Anatomía del sistema radial y parénquima axial de <i>W. sinensis</i>	25
Figura 10. Anatomía de la corteza interna de <i>W. sinensis</i>	27
Figura 11. Anatomía de la corteza interna y externa de <i>W. sinensis</i>	28

Resumen

Wisteria es un género de lianas distribuido naturalmente en zonas templadas al este de Asia y este de Estados Unidos, e introducida en varios países por su valor ornamental. En colectas recientes, se notó la presencia de cámbiumes sucesivos en tallos de *W. sinensis*, ésta característica no es comúnmente reportada para lianas de zonas templadas. Por otro lado, estudios previos han generado controversia alrededor del origen de la variante cambial en este género. El objetivo de este trabajo es identificar el origen y desarrollo de los cámbiumes sucesivos usando a *W. sinensis* y compararlo con otras especies del mismo género; así como realizar una descripción anatómica del xilema y floema de la especie. Para ello, se realizaron cortes histológicos en secciones transversales y longitudinales de tallos en distintas fases de desarrollo. Las tres especies estudiadas del género *Wisteria* presentan el mismo origen de los cámbiumes sucesivos, el cual es cortical, por fuera de las fibras pericíclicas. El nuevo cámbium inicia su actividad formando fibras y parénquima no lignificado hacia ambos lados; posteriormente, los demás tipos celulares del xilema y floema secundarios inician su diferenciación, esto ocurre en forma de parches que proliferan, a veces dando como resultado distintas configuraciones de la variante cambial en el tallo. La anatomía del tejido vascular muestra varias características del síndrome vascular lianescente, como dimorfismo de vasos y parénquima axial no lignificado. Otras características del xilema secundario como la placa de perforación simple, el parénquima axial estratificado, la presencia de proteína P no dispersiva en los elementos del tubo criboso y el periciclo formado por fibras en parches, son características que se comparten con otras especies de Leguminosae. Este trabajo muestra que las fibras pericíclicas son una característica topológica importante para identificar el origen de los cámbiumes sucesivos en este género, ya que estos siempre aparecen más allá de éstas; los cámbiumes sucesivos son una posible sinapomorfía del género *Wisteria*.

Abstract

Wisteria is a genus of lianas naturally distributed in temperate zones of eastern Asia and eastern United States, being also introduced in numerous countries as ornamental. In recent collections, we noted the presence of successive cambia in stems of *W. sinensis*, this feature is not commonly reported in lianas from temperate zones; on the other hand, previous studies have generated controversy around the origin of the cambial variant in the genus. Therefore, the aim of this work is to identify the origin and development of successive cambia in *W. sinensis* and comparing with other species of the genus; as well as to provide an anatomical description of the secondary xylem and phloem of the species. We make histological sections of stems in different stages of development. Our results show that all species of *Wisteria* studied share the presence of successive cambia. The ontogeny carried out in *W. sinensis* evidence that for some years the secondary growth is regular, with the development of the cambial variant occurring after some years outside from the pericyclic fibers in the cortical parenchyma; this origin was also identified in the other species studied. The new cambia undergo two consecutive stages, an initial stage where fibers differentiate in alternation with non-lignified parenchyma towards both sides, followed by a stage where conducting elements of secondary xylem and phloem start to be formed. This occurs in patches, which eventually can merge, resulting in many configurations of the cambial variant in the stem. The anatomy of the secondary vascular tissue shows several features of the vascular lianescent syndrome, such as vessel dimorphism and non-lignified axial parenchyma. The presence of simple perforation plates, storied axial parenchyma, non-dispersive P-protein in sieve tube elements and the pericycle in fiber patches are features that are shared within other Leguminosae. This work shows that the topological position of the pericyclic fibers is critical to identify the origin of the successive cambia in the genus, since they always form way outside of them. Successive cambia are likely a synapomorphy of *Wisteria*.

Introducción

Una de las características sinapomórficas de las lignofitas es el desarrollo de un meristemo secundario lateral con actividad bifacial, llamado cámbium vascular. A partir de divisiones periclinales y anticlinales, el cámbium vascular forma un anillo concéntrico que produce xilema secundario al interior y floema secundario al exterior del órgano donde se produce (Larson, 1994; Carlquist, 2001; Ragni y Greb, 2018). Evolutivamente, el crecimiento secundario permitió que plantas con distintos hábitos de crecimiento: árboles, arbustos y lianas colonizaran nuevos nichos (Ragni y Greb, 2018). En el caso de las lianas, el crecimiento secundario posibilitó el desarrollo de características anatómicas que les proporcionaron un sistema de conducción eficiente, un sistema de soporte y cierta estructura en el tejido vascular que confirió mayor flexibilidad a los tallos (Angyalossy et al., 2015).

Otra característica que desarrollaron varias especies lianescentes de distintos linajes, principalmente de zonas tropicales, son las variantes cambiales. La presencia de variantes cambiales es útil taxonómicamente para separar géneros e incluso familias (Tamaio et al., 2011; Chery et al., 2020). Asimismo, el estudio de la ontogenia de las variantes cambiales ha permitido vislumbrar diferencias en el desarrollo temprano que conducen a configuraciones anatómicas diversas en una misma variante cambial (Chery et al., 2020; Dias-Leme et al., 2020). Por ejemplo, en los cámbiumes sucesivos, el sitio de origen de nuevos cámbiumes puede provenir de distintos tejidos, entre ellos: el parénquima del floema secundario no conductor, el parénquima del floema primario, el periciclo o del parénquima cortical (Carlquist, 2001; Angyalossy et al., 2015; Pace et al., 2018).

En este trabajo describo a detalle la ontogenia de los cámbiumes sucesivos de *Wisteria sinensis* (Sims) Sweet, una liana que ha sido introducida en varias partes del mundo por su valor

ornamental y lo comparo con los cámbiumes sucesivos de dos especies del género *Wisteria* Nutt. También realicé una descripción anatómica de los tejidos secundarios del tallo de *W. sinensis*.

Antecedentes

Variantes cambiales

A lo largo de la evolución de los grupos que integran a las lignofitas han aparecido varias configuraciones del cámbium tanto en el tallo como en las raíces (Carlquist, 2001; Ragni y Greb, 2018). Inicialmente fueron conocidas bajo el término de crecimiento secundario anómalo (Schenck, 1893; Obaton, 1960), su nombre correcto actualmente es el de variantes cambiales (Carlquist, 2001). Las variantes cambiales son formas alternativas del desarrollo del crecimiento secundario producidas por la actividad diferencial de un solo cámbium o múltiples cámbiumes (Carlquist, 2001).

Dentro de las variantes cambiales producidas por un solo cámbium se encuentran los elementos axiales en segmentos alternados con radios anchos (Fig. 1A), el floema interxilemático (Fig. 1B), los tallos fisurados (Fig. 1C) y el xilema interrumpido por cuñas de floema (Fig. 1D). Por otra parte, las variantes cambiales producidas por más de un cámbium son: el floema intraxilemático (Fig. 1E), los tallos compuestos (Fig. 1F), los cilindros vasculares neoformados (también llamados neoformaciones) (Fig. 1G) y los cámbiumes sucesivos (Fig. 1H) (Carlquist, 1991; Angyalossy et al., 2012, 2015).

Otra variante cambial que puede ser desarrollada tanto por la actividad de un cámbium o múltiples cámbiumes son los tallos asimétricos y no cilíndricos (Angyalossy et al., 2012, 2015). Un ejemplo de tallo asimétrico con un solo cámbium es *Heteropterys nordestina* (Malpighiaceae) (Acevedo-Rodríguez et al., 2015) (Fig. 1I). Los tallos no cilíndricos pueden tener una forma angular producida por un cámbium como en el caso de algunas especies pertenecientes a la

familia Bignoniaceae, en donde se desarrollan tallos cuadrangulares. Otra configuración son los tallos lobulados como en *Byttneria aculeata* (Malvaceae) (Acevedo-Rodríguez et al., 2015) (Fig. 1J). Ejemplos de tallos no cilíndricos con varios cámbiumes son: los tallos aplanados que se forman en especies de leguminosas del género *Schnella*, antiguamente *Bahuinia* escandentes (Roth y Ascensio, 1977) o en *Machaerium multifoliolatum* (Dias-Leme et al., 2020), donde los cámbiumes sucesivos sólo se desarrollan en lados opuestos para formar la configuración aplanada.

Las variantes cambiales han sido reportadas en plantas con diversos hábitos de crecimiento, por mencionar algunos ejemplos: árboles como el manglar *Avicennia* (Acanthaceae) (Robert et al., 2011) e *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) (Terrazas et al., 2011); arbustos del género *Iresine* (Amaranthaceae) (Zumaya-Mendoza et al., 2019) y lianas de la familia Aristolochiaceae (Trueba et al., 2015). En el caso de las lianas, la presencia de una variante cambial y otras características anatómicas como: vasos de diámetro amplio, dimorfismo de vasos, menor abundancia de fibras y mayor abundancia de parénquima, comúnmente no lignificado, radios altos y anchos, son considerados como características del síndrome vascular lianescente, un caso de evolución convergente entre taxones con hábito trepador (Angyalossy et al., 2015). La anatomía vascular de las lianas generalmente presenta una o varias características del síndrome.

Si bien, no todas las lianas desarrollan una variante cambial, la mayoría de las especies lianescentes reportadas en la literatura, que presentan dicha característica, se distribuyen en zonas tropicales. Esto se relaciona con la diversidad y abundancia de especies, ya que ésta aumenta conforme disminuye la latitud y la precipitación (Gentry, 1991; Schnitzer y Bongers, 2002); sin embargo, hay especies de lianas distribuidas en zonas templadas que también desarrollan variantes cambiales, por ejemplo *Campsis radicans* (Bignoniaceae), desarrolla floema intraxilemático en los tallos (Pace y Angyalossy, 2013; Rajput et al., 2018).

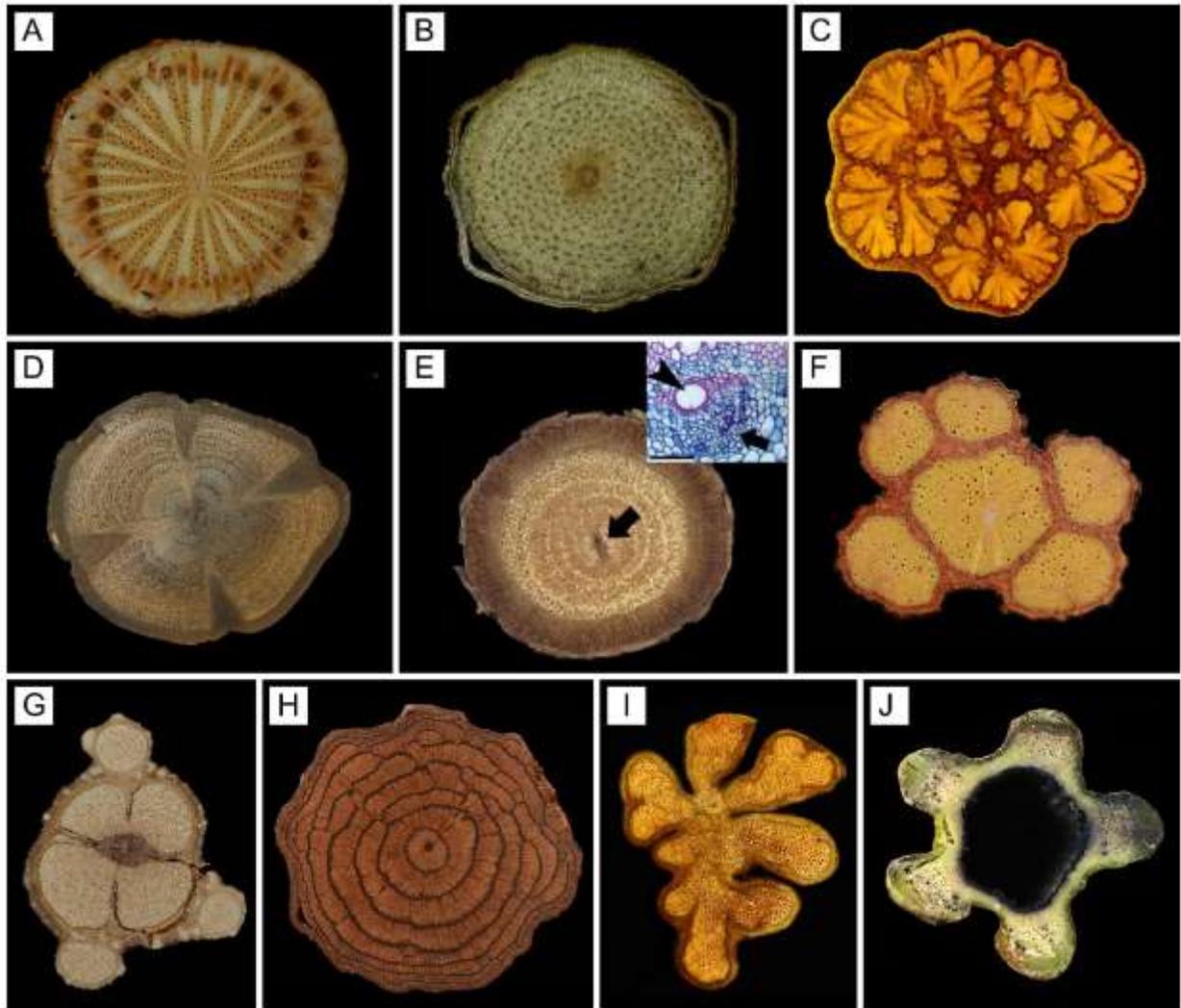


Figura 1. Diversidad de variantes cambiales en vista transversal (A-J). **A)** Elementos axiales en segmentos alternados con radios anchos en *Aristolochia* sp. (Aristolochiaceae). **B)** Floema interxilemático en *Strychnos guianensis* (Loganiaceae). **C)** Tallos fisurados en *Passiflora multiflora* (Passifloraceae). **D)** Xilema interrumpido por cuñas de floema en *Tynanthus cognatus* (Bignoniaceae). **E)** Floema intraxilemático en *Campsis radicans* (Bignoniaceae), la flecha indica donde se está diferenciando la variante. El detalle del corte histológico en vista transversal muestra el xilema secundario (punta de flecha) y floema secundario (flecha) producidos por un cámbium interno cerca de la médula. **F)** Tallos compuestos en *Serjania paniculata* (Sapindaceae). **G)** Cilindros vasculares neoformados en *Chiococca alba* (Rubiaceae). **H)** Cámbiumes sucesivos en *Gnetum nodiflorum* (Gnetaceae). **I)** Tallos asimétricos en *Heteropterys nordestina* (Malpighiaceae). **J)** Tallos no cilíndricos en *Byttneria aculeata* (Malvaceae). Fotos A-D, F-J tomadas de Acevedo-Rodríguez et al., 2015; E tomada de Rajput et al., 2018. Escala: E = 100 μ m

Cámbiomes sucesivos

Los cámbiomes sucesivos son la formación adicional de un nuevo cámbium después de establecido el primero, formando una secuencia simétrica o asimétrica de incrementos vasculares por fuera del cámbium regular. Cada nueva formación sigue la polaridad de los tejidos vasculares del cilindro original: xilema secundario al interior y floema secundario al exterior (Angyalossy et al., 2015). Ésta variante cambial es de las más comunes, se ha descrito en *Cycas* (Terrazas, 1991) y *Gnetum* (Carlquist, 2007), ambas pertenecientes a las gimnospermas y en 37 familias de angiospermas, encontrándose principalmente en los clados de las Rósidas y Astéridas (Angyalossy et al., 2012).

En cuanto a la ontogenia de los cámbiomes sucesivos, se han identificado tres posibles orígenes. Un origen es a partir del parénquima axial no conductor del floema secundario, por ejemplo, en *Sesuvium verrucosum* (Aizoaceae) donde las células parenquimáticas más externas del floema son las que dan origen a la variante cambial (Abd Elbar, 2015). Las especies de *Tetrastigma* (Vitaceae), también presentan el mismo origen, solo que las células parenquimáticas que se diferencian para formar el cámbium sucesivo se localizan en la parte más interna del floema primario (Pace et al., 2018). Un segundo origen es en el periciclo, como en *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) donde es posible identificar las células que se dividen para formar un nuevo cámbium por debajo de las células de la endodermis (Terrazas et al., 2011). El tercer origen es en las células parenquimáticas del córtex, por fuera de los límites vasculares, un ejemplo de esto ocurre en *Gnetum africanum* (Carlquist, 2007).

Una propuesta distinta es la de Myśkow y colaboradores (2019), ya que identifican un desarrollo continuo del procámbium y los cámbiomes sucesivos usando a *Celosia argentea* (Amaranthaceae), los autores identificaron que las células derivadas del procámbium permanecen indiferenciadas manteniendo su capacidad meristemática en el límite del sistema

vascular, posteriormente, éstas células dan origen a cada nuevo cámbium sucesivo. Los autores sugieren que el mismo mecanismo que da origen a los cámbiumes sucesivos en *C. argentea* puede estar dirigiendo el desarrollo de ésta variante cambial en otras especies.

Respecto a la actividad para producir tejido vascular del cámbium regular y los sucesivos, Haberlandt (1914) y Boureau (1957) han reportado que al empezar la diferenciación del sucesivo, la actividad del cámbium original cesa; por lo que el crecimiento en grosor del tallo, lo da el último cámbium que se ha diferenciado. Por otro lado, trabajos más recientes muestran que la actividad del cámbium regular continua al diferenciarse los sucesivos (Terrazas, 1991; Carlquist, 2007; Dias-Leme et al., 2020). Las características de los cámbiumes sucesivos antes mencionadas, además de otras variantes cambiales, han sido reportados en diversos grupos dentro de las leguminosas.

Variantes cambiales en la familia Leguminosae

La familia Leguminosae ocupa el tercer lugar con mayor número de especies de las angiospermas, sólo después de la familia Asteraceae y Orchidaceaea (LPWG, 2017). Ésta familia presenta una distribución cosmopolita, teniendo mayor diversidad y abundancia de especies en zonas tropicales; sin embargo, también se distribuyen en zonas templadas e incluso en hábitats extremos (Schrire et al., 2005). En cuanto a las formas de crecimiento, éstas son diversas dentro de la familia encontrando árboles, arbustos, hierbas, lianas y plantas acuáticas (Schrire et al., 2005; LPWG, 2017).

Respecto a las variantes cambiales que se presentan en la familia Leguminosae, éstas han sido identificadas en especies con diversas formas de crecimiento, distribuidas principalmente en zonas tropicales. En los trabajos de Schenck (1893), Metcalfe y Chalk (1950), Obaton (1960), Carlquist (1991) y Angyalossy et al. (2015), se mencionan las variantes cambiales que se han descrito para las leguminosas principalmente especies lianescentes: floema

interxilemático, xilema interrumpido, floema intraxilemático, tallos con configuración irregular (no cilíndricos) y los cámbiumes sucesivos.

Ésta última variante cambial, es la más común dentro de la familia, ha sido identificada en ciertas especies de los géneros: *Bauhinia* (actualmente *Schnella* para las especies trepadoras), *Dalbergia*, *Daviesia*, *Dolichos*, *Machaerium*, *Mucuna*, *Pueraria*, *Rhynchosia*, *Spatholobus* y *Wisteria* (Schenck, 1893; Boureau, 1957; Pate et al., 1989; Nair y Mohan Ram, 1990; Nair, 1993; Rajput et al., 2012; Acevedo-Rodríguez et al., 2015; Yang et al., 2016; Moya et al., 2018; Dias-Dias-Leme et al., 2020). La ontogenia de los cámbiumes sucesivos ha sido estudiada en algunas de las especies de los géneros mencionados anteriormente y ha sido posible identificar los tres posibles orígenes descritos en el apartado anterior (Pate et al., 1989; Nair y Mohan Ram, 1990; Nair, 1993; Rajput et al., 2012).

Cámbiumes sucesivos en el género *Wisteria*

Varias características de la anatomía de los tejidos vasculares secundarios del tallo de *Wisteria*, principalmente del xilema secundario, ya han sido descritos previamente por varios autores (Strasburger, 1891; Solereder, 1908; Cozzo, 1950; Metcalfe y Chalk, 1950; Carlquist, 1985; Behnke, 1991; Gasson et al., 2004). Desde el siglo XIX, varios trabajos han reportado la presencia de cámbiumes sucesivos en *Wisteria sinensis*. Sin embargo, hay una controversia en la zona de la cual se originan los cámbiumes sucesivos, ya que proponen prácticamente todos los orígenes posibles. Strasburger (1891) propone un origen pericíclico; mientras que De Bary (1877), Leclerc du Sablon (1883) y Curtiss (1892) mencionan que se originan del parénquima del floema secundario. Un origen distinto, fue sugerido por Krüger (1884), Schenck (1893) y Haberlandt (1914), ya que describen que los cámbiumes sucesivos se originan por fuera del anillo de esclerénquima.

En literatura más reciente, este origen de la variante cambial no se ha discutido y la presencia de los cámbiums sucesivos se menciona simplemente como una alternancia constante de bandas de tejido vascular o anillos sucesivos (Cozzo, 1950; Metcalfe y Chalk, 1950; Carlquist, 2001; Gasson et al., 2004), o bien, como bandas de floema incluido por la disposición alternada de los tejidos vasculares producidos por un solo cámbium (Schweingruber et al., 2011), siendo este último un término incorrecto (Stevenson y Popham, 1973; Carlquist, 2007). En cuanto a la actividad cambial de *Wisteria*, Leclerc du Sablon (1883) y Curtiss (1892) mencionan que la actividad del primer cilindro vascular cesa con el desarrollo del siguiente cámbium sucesivo, lo mismo ocurre con la formación de cada nuevo cámbium sucesivo formado, con relación al anterior.

El género *Wisteria*

Wisteria se compone por 5 a 6 especies de lianas caducifolias; dicho género, pertenece a las leguminosas de la subfamilia Papilionoideae específicamente al clado sin repetición invertida (IRLC, por sus siglas en inglés) (Wojciechowski et al., 2000; LPWG, 2017; Compton et al. 2019). Filogenias recientes, realizadas a partir de datos moleculares, sugieren que este género es monofilético y conforma al clado “E” de la tribu Wisterieae, teniendo como grupo hermano al clado “D” conformado por los géneros *Austrocallerya* y *Padbruggea* (Compton et al., 2019). Las especies que conforman el género *Wisteria* se distribuyen naturalmente en zonas templadas de China, Japón, Corea y el este de los Estados Unidos (Gasson et al., 2004; Wei y Pedley, 2010; Compton, 2015).

La distribución natural de la especie *Wisteria sinensis* es en bosques de montaña entre los 500 a 1800 m s.n.m.; sin embargo, ha sido introducida en varias partes del mundo debido a su valor ornamental, incluyendo Argentina, Canadá, México, Nueva Zelanda, Europa y Estados Unidos, entre otros países (Estrada y Martínez, 2000; Howell y Sawyer, 2006; Hurrell et al., 2011; Compton, 2015). Además, es común que los individuos cultivados de dicha especie escapen y

lleguen a naturalizarse o incluso sean catalogados como invasores (Trusty et al., 2007; Hurrell et al., 2011).

Wisteria sinensis, comúnmente llamada glicina, flor de pluma o wisteria de china, puede alcanzar una longitud de hasta 25 m.; tiene un tallo levógiro, voluble con pubescencia en ramas jóvenes y glabras cuando maduran; la corteza es suave de color gris-marrón (Fig. 2A). Sus hojas son alternas imparipinnadas (Fig. 2B), a veces con un par de estípulas lineares en la base de los foliolos (Fig. 2C); los foliolos son de 5 a 13, frecuentemente 11, opuestos, pubescentes con pelos simples cuando son inmaduros y glabrescentes o con pocos pelos al madurar, ovado-elípticos u ovado-lanceolado, con el par basal más pequeño y hacia el ápice son más grandes, margen entero, base redonda o cuneada, ápice acuminado (Fig. 2B). La inflorescencia es terminal en las ramas del año anterior, colgantes de 12 a 30 cm (Fig. 2D). Sus flores son perfumadas; cáliz campanulado; bractéolas ovadas a lanceoladas, pubescentes; corola azul-violácea, ocasionalmente blanca; pétalo estandarte orbicular, ligeramente flexionado cerca de la base, con un par de callos en la base, pubescente a lo largo del margen superior en la cara interna y en el reverso, cara interna con una línea guía de néctar de color blanco a amarillo (Fig. 2D). El fruto es estipitado, oblanceolado, péndulo, pubescente en el exterior, marrón, aumentando en ancho desde la base hacia el ápice, terminando abruptamente en un ápice agudo (Fig. 2E). Semillas 1-3, discoidales, lisas, 1 a 1.5 cm de diámetro, marrón brillante (Fig. 2F) (Wei y Pedley, 2010).

Dentro del género *Wisteria*, las características morfológicas que diferencian una especie de otra son principalmente la longitud de las inflorescencias y características de la corola como: tipo de callosidades y forma del pétalo estandarte, presencia o ausencia de las bractéolas, al igual que su tamaño y forma. Otra característica es si las semillas son de forma discoidal o reniforme a oblonga (Wei y Pedley, 2010; Compton et al. 2019).

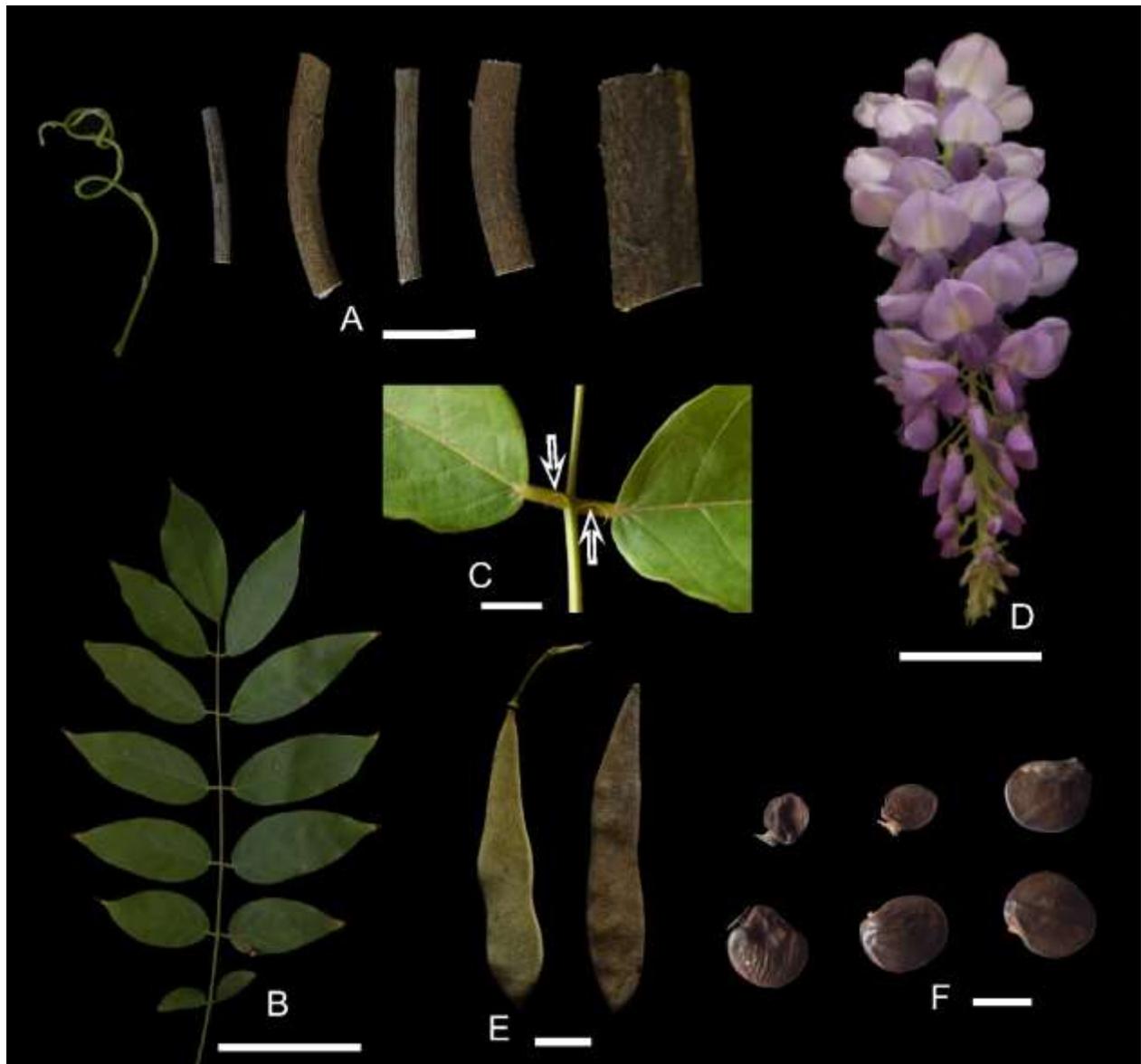


Figura 2. Características morfológicas de *Wisteria sinensis*. **A)** De izquierda a derecha, tallo joven voluble a tallos leñosos con corteza de color gris-marrón. **B)** Hoja imparipinnada con folíolos opuestos; notar que el par basal es más pequeño. **C)** Par de estípulas en la base de los folíolos. **D)** Inflorescencia con flores papilionadas violáceas; en las flores maduras, es posible observar la línea guía de néctar (amarilla). **E)** Legumbre pubescente, de color verde al estar inmadura y marrón al madurar, ápice agudo estipitado. **F)** Semillas discoidales de color marrón brillante. Escalas: A-B = 5cm, C = 1cm, D = 5 cm, E = 2 cm, F = 1cm

Justificación

Las variantes cambiales son menos frecuentemente reportadas para lianas de zonas templadas y en colectas recientes realizadas en Estados Unidos se observó la presencia de cámbiumes sucesivos en tallos de *Wisteria sinensis*. Además, al revisar la literatura se encontraron propuestas con diversos orígenes de los cámbiumes sucesivos para ésta misma especie. El presente trabajo puede aclarar el verdadero origen de ésta variante cambial en la especie y contribuir con un estudio detallado del desarrollo de los cámbiumes sucesivos.

Objetivos

Objetivo general

- Identificar el origen, desarrollo y estructura de los cámbiumes sucesivos en algunas especies del género *Wisteria*.

Objetivos particulares

- Llevar a cabo una serie ontogénica en tallos para identificar el origen y estructura de los cámbiumes sucesivos utilizando a *W. sinensis*.
- Identificar si se comparte la variante cambial y su origen en tallos de otras especies del género.
- Describir la anatomía de la madera y la corteza de *W. sinensis*.

Materiales y métodos

Material vegetal

Se colectaron y fijaron en FAA 50 (Johansen, 1940) muestras de porciones apicales del tallo, hasta tallos con cámbiumes sucesivos en distintas fases de desarrollo de individuos naturalizados de *Wisteria sinensis* en el Condado de Prince George, Maryland, Estados Unidos y de individuos ornamentales de La Plata, Buenos Aires, Argentina. Los ejemplares de referencia se depositaron en U.S. National Herbarium - Smithsonian Institution (US), Herbario Carmen L. Cristóbal - Instituto de Botánica del Nordeste (CTES) y en el Herbario Nacional de México - Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), siglas según Thiers (2016). Además, se obtuvieron muestras de tallos secos de poblaciones naturales de *Wisteria brachybotrys* Siebold y Zucc. y *Wisteria floribunda* (Willd.) DC de la colección TWTw (Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Japón). En el Apéndice 1 se da información mas detallada sobre el material vegetal utilizado.

Procedimientos anatómicos

Las muestras de *W. sinensis* que se fijaron en FAA 50, fueron transferidas a alcohol etílico al 70% después de una semana (Johansen, 1940); mientras que las muestras de tallos secos de *W. brachybotrys* y *W. floribunda*, fueron rehidratadas. Se realizaron dos técnicas para obtener los cortes: en fresco e incluidas en polietilenglicol 1500 (PEG) siguiendo la técnica de Rupp (1964). En ambos casos, se realizaron cortes histológicos en sección transversal, longitudinal radial y tangencial de 20-30 μm de grosor mediante un micrótopo de deslizamiento (American Optical Corp. 860 y Leica Hn40), utilizando navajas permanentes afiladas previamente con lijas de agua (Barbosa et al., 2018). Para las muestras incluidas en PEG, se utilizó una resina de poliestireno para cubrir el área que sería cortada antes de deslizar el micrótopo, con el fin de obtener secciones enteras del material incluido (Barbosa et al., 2010). Los cortes fueron teñidos con

safranina y azul astra (Bukatsch, 1972 modificado por Kraus y Arduin, 1997) o safranina y verde rápido, y se montaron en resina sintética o en bálsamo de Canadá.

Después de ser fijadas y deshidratadas gradualmente en una serie de distintas concentraciones de alcohol etílico (70% a 100%), las porciones del tallo cercanas al ápice fueron incluidas en metacrilato de glicol (historresina, Leica), se realizaron cortes transversales y longitudinales de 5-7 μm de grosor mediante un micrótomo de rotación automático (HistoCore AUTOCUT) y fueron teñidos con azul de toluidina 0.05% (O'Brien y McCully, 1981); se realizaron preparaciones semipermanentes montadas en agua destilada, para su posterior análisis.

Asimismo, se prepararon disociados de astillas tomadas cerca del cámbium vascular, se colocaron en solución Franklin (Franklin, 1945) y se dejaron en la estufa a 56°C hasta conseguir que el material se disociara (aproximadamente por 5 días). Se realizaron preparaciones temporales teñidas con safranina y montadas en glicerina, para identificar ciertas características de los elementos axiales y cuantificar la longitud de varios tipos celulares.

Análisis y descripción

Las láminas histológicas fueron analizadas mediante un microscopio óptico compuesto (ZEISS Axio Lab.A1, Velab prime VE-B50 y Leica DM2500). Para las observaciones generales de los cámbiums sucesivos se tomaron macrofotografías de los tallos frescos en sección transversal mediante una cámara digital Nikon D3300. Para identificar la estructura y ontogenia de los cámbiums sucesivos y la estructura del crecimiento secundario de los tallos, se tomaron dos tipos de microfotografías de las láminas, una con vista transversal completa de los tallos mediante un estereomicroscopio con cámara (AXIO Zoom.V16, cámara AxioCam MRc5 y software ZEN 2012), mientras que el detalle fue tomado mediante un microscopio compuesto con cámara (Leica DM2500, cámara Leica DFC-495 y software Leica LAS).

La descripciones anatómicas se realizaron siguiendo las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989; Angyalossy et al., 2016;). Las mediciones de tipos celulares se hicieron utilizando el programa ImageJ 1.52a (Rasband, 1997-2018).

Terminología adoptada

Cuando se menciona “cámbium regular” se hace referencia al primer cámbium circular continuo, el cual produce el cilindro vascular secundario. Los cámbiumes formados por la variante cambial se denominaron como “nuevos cámbiumes” y se denominó “incrementos sucesivos” al conjunto de tejido vascular secundario producido por estos nuevos cámbiumes. Si la muestra presenta más de un incremento sucesivo y, por consiguiente, más de un nuevo cámbium, estos se numeraron consecutivamente. En el Apéndice 2 se enlistan conceptos importantes y las deficiones bajo los cuáles son utilizados en este trabajo.

Resultados

Aspecto general de los tallos con cámbiumes sucesivos de *Wisteria*

Las tres especies de *Wisteria* estudiadas presentan cámbiumes sucesivos. En los ejemplares de *W. sinensis* y *W. floribunda* el incremento sucesivo forma un nuevo cámbium continuo y concéntrico (Fig. 3A, C). El patrón en parches fue el más común en todas las especies estudiadas, siendo más evidente en *W. brachybotrys* (Fig. 3B) e incluso es posible notar la unión entre algunos parches. En *W. sinensis* en algunas ocasiones, la fusión de parches genera cámbiumes concéntricos, esto fue observado al realizar la ontogenia de los tallos de ésta especie (Fig. 4). En el caso de *W. floribunda*, ésta presenta varios incrementos sucesivos desarrollados hacia un solo lado del tallo, formando un tallo aplanado unilateralmente (Fig. 3C).



Figura 3. Estructura general de los cámbiumes sucesivos en tallos de *Wisteria*. Vista transversal (A-C). **A)** *W. sinensis* (5 cm de diámetro aprox.). **B)** *W. brachybotrys*. (6.5 cm de diámetro aprox.). **C)** *W. floribunda* (8 cm de diámetro aprox.).

Ontogenia del tallo y desarrollo de la variante cambial

Mediante las muestras de *W. sinensis* se reconstruyó una serie ontogénica que muestra el desarrollo del tallo desde etapas tempranas del crecimiento secundario cercanas al ápice a tallos de diversos grosores con presencia de varios incrementos sucesivos (Fig. 4). Inicialmente el crecimiento secundario es regular (Fig. 4A-B), y sólo después de algunos años, aparecen parches de tejido vascular nuevo fuera del cilindro vascular original (Fig. 4C-D), que luego derivan en cámbiumes sucesivos (Fig. 4E-F).

En cuanto a la actividad de los cámbiumes sucesivos, tanto el cámbium regular como los nuevos cámbiumes se mantienen activos y siguen produciendo tejidos vasculares secundarios, esto se evidencia al comparar diferentes etapas de la ontogenia del tallo de *W. sinensis*, ya que se observa un claro aumento en el número de anillos de crecimiento tanto en el cilindro central y en los cámbiumes sucesivos (Fig. 4C-F) entre cada tallo que forma la serie de la ontogenia.

En el detalle de los cortes se observó que al inicio del crecimiento secundario la epidermis es uniseriada (Figs. 4A; 5A), el córtex tiene algunas capas de colénquima anular subepidérmico seguidas de células de parénquima (Fig. 5A). La endodermis está compuesta por células grandes y el periciclo es multiseriado, las fibras por las que está compuesto empiezan a lignificarse, principalmente en la zona cercana al haz vascular (Fig. 5A). El floema y la médula presentan idioblastos con contenidos oscuros (Figs. 4A; 5A). También el cámbium empieza a diferenciar las primeras fibras del xilema secundario (Fig. 5A).

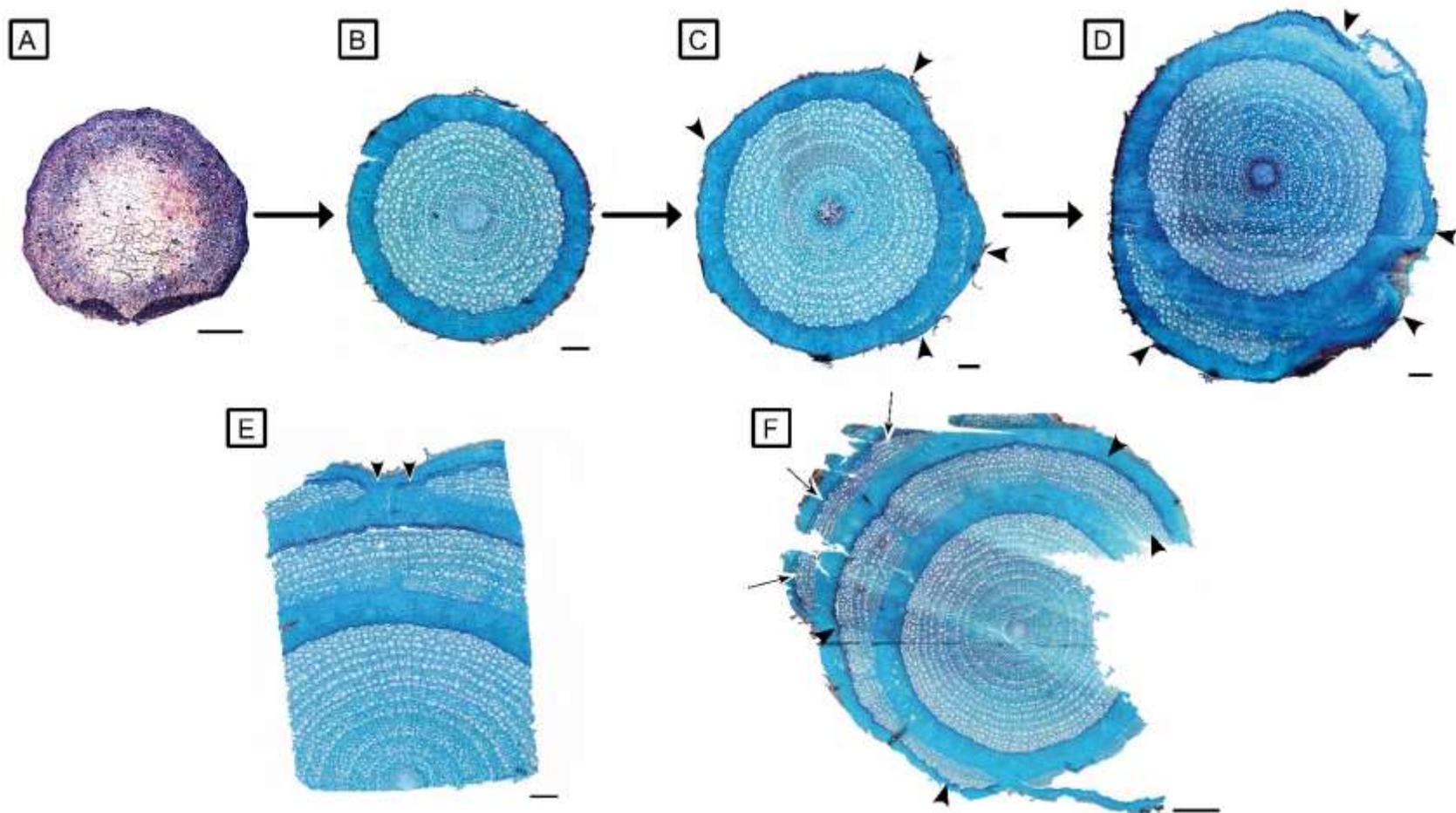


Figura 4. Ontogenia de los cámbiums sucesivos en tallos de *Wisteria sinensis*. Vista transversal (A-F). **A)** Inicio de crecimiento secundario. **B)** Crecimiento secundario regular. **C)** Surgimiento del primer nuevo cámbium en la zona del córtex formando los parches iniciales (puntas de flecha). **D)** Algunos parches están más proliferados alrededor del tallo (puntas de flecha). **E)** Los parches proliferan y a veces se unen (puntas de flecha). **F)** Tallo con dos cámbiums sucesivos (primer sucesivo= puntas de flecha; segundo sucesivo= flechas). Escalas: A = 0.5 mm, B-E = 2 mm, F = 5 mm

Cuando el crecimiento secundario ya se ha establecido, la epidermis es sustituida por una peridermis de origen cortical subepidérmico (ausencia de ritidoma), las fibras pericíclicas forman un cilindro continuo (Fig. 5B). El cilindro vascular presenta una actividad regular del cámbium, formando xilema secundario al interior y floema secundario al exterior (Figs. 4B; 5B). Este crecimiento regular continúa al menos por ocho años en las muestras examinadas; cabe mencionar, que este tiempo fue estimado por el número de anillos de crecimiento, ya que se trata de una especie caducifolia. Posteriormente, en la ontogenia se identificó el desarrollo de tejidos vasculares secundarios pertenecientes al cámbium sucesivo (Fig. 5C).

Respecto al desarrollo de la variante cambial, el primer nuevo cámbium surge en forma de parches al exterior de las fibras pericíclicas en el parénquima cortical (Fig. 5 B-D). El nuevo cámbium presenta una actividad bidireccional desde su inicio, sin embargo, tanto el xilema como el floema secundario comparten una apariencia similar, ya que los primeros tipos celulares que se diferencian son fibras y parénquima no lignificado con un arreglo estratificado (Fig. 5C). Posteriormente, empiezan a diferenciarse los vasos y una matriz de fibras, por lo que es más fácil identificar el xilema secundario (Fig. 5D); mientras que, en la zona del floema, los elementos de tubo criboso se diferencian alternándose con bandas de fibras e idioblastos con contenidos oscuros (Figs. 5D; 6A). La zona más interna de los nuevos radios que se desarrollan en este nuevo incremento, frecuentemente se dilatan en contacto con las células corticales que quedan al exterior del cilindro vascular anterior (Fig. 5C), en etapas posteriores de desarrollo pueden proliferar formando cuñas cónicas pronunciadas (Figs. 4F; 6A; 7A, C; 10A).

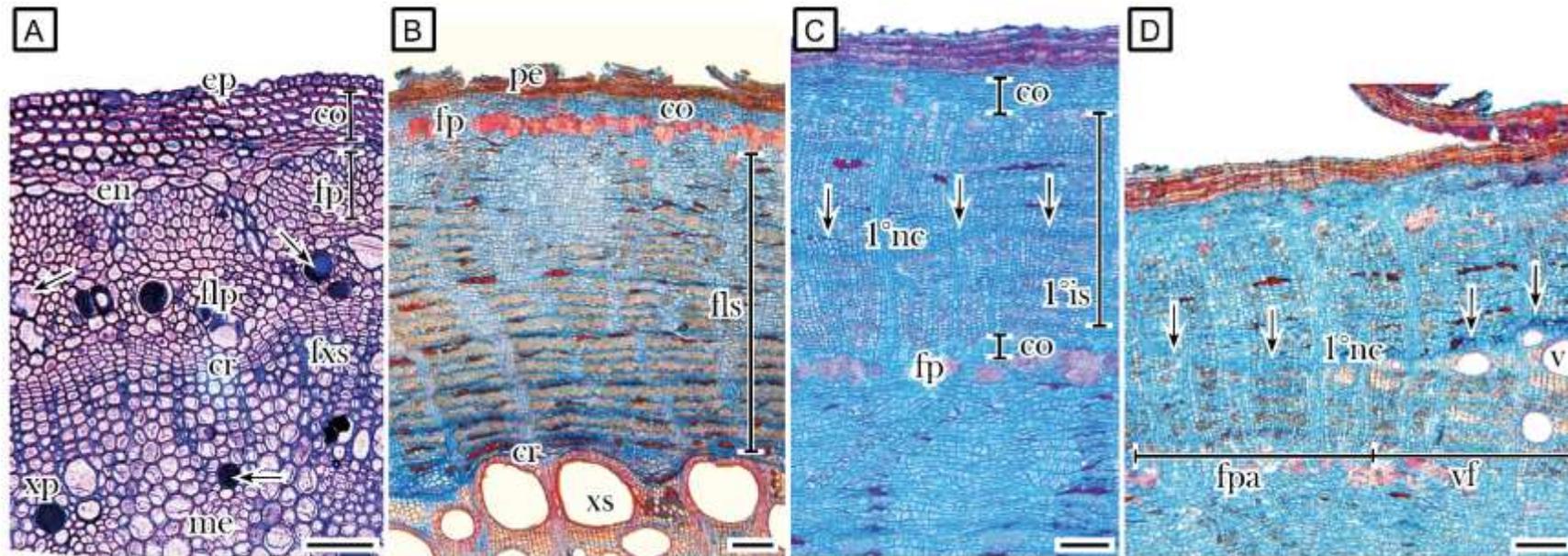


Figura 5. Detalle de la anatomía del tallo y desarrollo del cámbium sucesivo. Vista transversal (A-D). **A)** Inicio de crecimiento secundario. Las flechas indican idioblastos. **B)** Crecimiento secundario regular. **C)** Inicio del primer incremento sucesivo; notar la similitud anatómica entre las primeras células formadas a ambos lados del nuevo cámbium (1° nc y flechas), excepto por las células secretoras del lado del floema. **D)** Primer incremento sucesivo diferenciando completamente los tipos celulares de cada tejido vascular. Notar que el nuevo cámbium (1° nc y flechas) del lado izquierdo es menos maduro. co= córtex, cr= cámbium regular, en= endodermis, ep= epidermis, flp= floema primario, fls= floema secundario, fp= fibras pericíclicas, fpa= fibras alternadas con parénquima axial, fxs= primeras fibras del xilema secundario, me= médula, pe= peridermis, v= vasos, vf= vasos y una matriz de fibras, xp= xilema primario, xs= xilema secundario, 1° is= primer incremento sucesivo, 1° nc= primer nuevo cámbium. Escalas: A = 50 μ m, B-D = 200 μ m

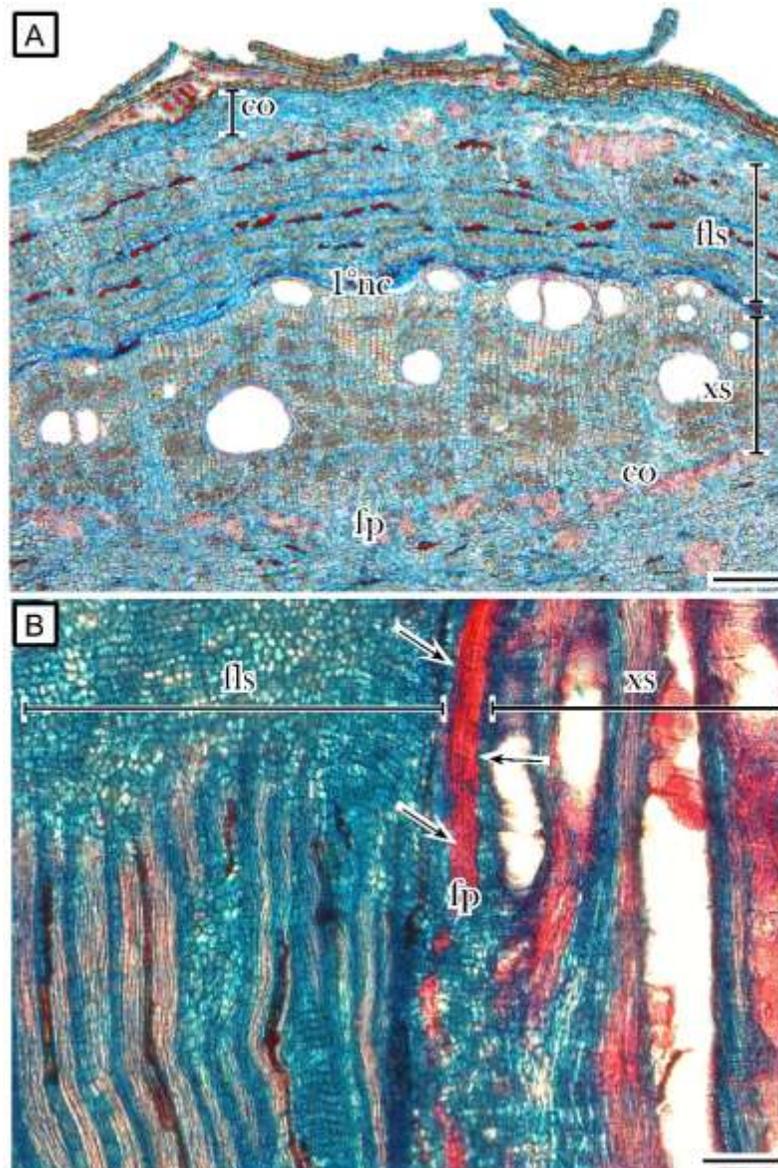


Figura 6. Desarrollo del cámbium sucesivo. Vista transversal (A) y vista longitudinal radial (B). **A)** Diferenciación del xilema y floema secundario de primer nuevo cámbium. Notar la porción de córtex que queda después del desarrollo del cámbium sucesivo. **B)** Sección longitudinal del cámbium sucesivo desarrollado fuera de las fibras pericíclicas (fp y flechas). La médula estaría a la izquierda, por lo que el tejido del floema pertenece al cámbium regular y el tejido del xilema, a la derecha ha sido formado por el primer nuevo cámbium. co= córtex, fls= floema secundario, fp= fibras pericíclicas, xs= xilema secundario, 1°nc= primer nuevo cámbium. Escalas: A = 200 μ m, B = 100 μ m

Cabe destacar que los parches de tejido secundario provenientes del cámbium sucesivo se forman en diferentes momentos, proliferan y pueden llegar a unirse (Fig. 4E-F), generando un nuevo cámbium continuo y concéntrico, como se ve en las macrofotografías de las muestras de *W. sinensis* y *W. floribunda*, o desarrollándose sucesivamente sólo a un lado del tallo, como encontramos en un espécimen de *W. floribunda* (Fig. 3C). En los especímenes de *W. brachybotrys* y *W. floribunda*, identificamos que el primer cámbium sucesivo se desarrolló en la misma posición que en *W. sinensis*, fuera de las fibras pericíclicas, destacando la ausencia de tejido conjuntivo (Fig. 7A-B).

Al solo formarse una peridermis (ritidoma ausente), el córtex no es eliminado por completo, por lo que el cámbium sucesivo posterior (segundo, tercero, etc.) también tiene un origen cortical (Figs. 6A; 7C), ubicándose fuera del incremento vascular anterior y con un tejido conjuntivo inconspicuo. Cabe resaltar que, entre cada incremento sucesivo permanecen algunas células corticales. Al igual que el primer nuevo cámbium, los parches del segundo nuevo cámbium se diferencian mediante el mismo proceso y posteriormente pueden unirse o permanecer separados; estos parches quedan por fuera del floema secundario del incremento sucesivo anterior.

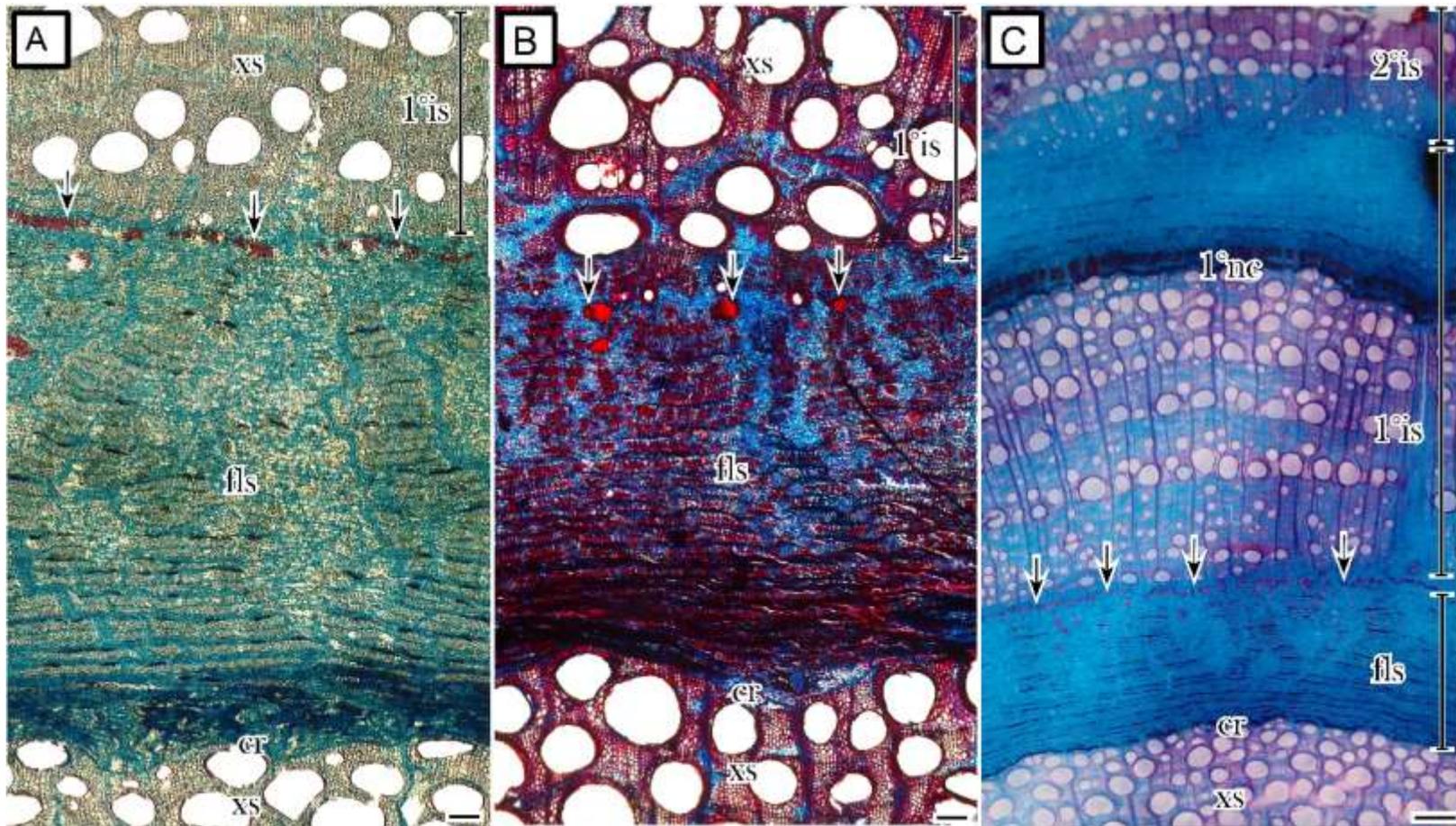


Figura 7. Estructura de los siguientes cámbiums sucesivos y posición de las fibras pericíclicas en *Wisteria*. Vista transversal (A-C). Las flechas indican las fibras pericíclicas. **A)** *W. brachybotrys* de arriba hacia abajo de la imagen: xilema del primer incremento sucesivo al tejido vascular regular. **B)** *W. floribunda* de arriba hacia abajo de la imagen: xilema del primer incremento sucesivo al tejido vascular regular. **C)** *W. sinensis*, de arriba hacia abajo de la imagen: xilema del segundo incremento sucesivo al tejido vascular regular. cr= cámbium regular, fls= floema secundario, xs= xilema secundario, 1°is= primer incremento sucesivo, 1°nc= primer nuevo cámbium, 2°is= segundo incremento sucesivo. Escalas: A-B = 100 μ m, C = 1 mm

Descripción anatómica de la madera de *Wisteria sinensis*

La madera presenta anillos de crecimiento distinguibles, delimitados por vasos de diámetro mayor y una banda de parénquima axial, con porosidad anular (Fig. 8A). Con vasos dimórficos; vasos anchos predominantemente solitarios o en múltiples tangenciales de dos (Fig. 8A-B), de 13 ± 2 vasos por mm^2 ($10 - 15$ por mm^2), diámetro tangencial de $185 \pm 51 \mu\text{m}$ ($81 - 286 \mu\text{m}$), elementos de vaso de $165 \pm 28 \mu\text{m}$ ($105 - 204 \mu\text{m}$) de longitud; vasos angostos con engrosamientos helicoidales a lo largo de todo el cuerpo, agrupados y generalmente asociados a los vasos anchos (Fig. 8B, E), diámetro tangencial de $12 \pm 3 \mu\text{m}$ ($9 - 18 \mu\text{m}$), elementos de vaso de $185 \pm 16 \mu\text{m}$ ($162 - 216 \mu\text{m}$) de longitud; placas de perforación simple (Fig. 8D, E); en ocasiones hay tílides en vasos anchos (Fig. 8F); punteaduras intervasculares alternas ornamentadas, con un tamaño de $6 \pm 0.5 \mu\text{m}$ ($5 - 7 \mu\text{m}$) (Fig. 8C); punteaduras vaso-radio con bordes distintivos, similares en tamaño y forma a las intervasculares. Fibras libriformes no septadas de pared delgada a engrosada (Fig.8A-B), de $1,871 \pm 458 \mu\text{m}$ ($630 - 2834 \mu\text{m}$) de longitud; fibras gelatinosas predominantes. Parénquima axial paratraqueal aliforme mezclado entre los grupos de vasos pequeños (Fig. 8B); parénquima apotraqueal en línea con células lignificadas y no lignificadas (Fig. 8B), serie parenquimáticas de 2 a 4 células (Fig. 9D). Radios heterogéneos: uniseriados a multiseriados de hasta 5 células de ancho (Fig. 9A, C), 12 ± 3 por mm^2 ($7 - 15 \text{mm}^2$), $433 \pm 265 \mu\text{m}$ ($89 - 1048 \mu\text{m}$) de largo y $55 \pm 14 \mu\text{m}$ ($16 - 76 \mu\text{m}$) de ancho; heterocelulares con células procumbentes, erectas y cuadradas mezcladas en el cuerpo de los radios (Fig. 9B); células envolventes en los radios de mayor tamaño, algunos radios tienen porciones uniseriadas a los extremos (Fig. 9C). Estratificación de vasos angostos y del parénquima axial (Fig. 9A, C). Cristales prismáticos en cámaras dentro de células del parénquima axial (Fig. 9D).

La madera de *W. sinensis* presenta varias características del síndrome vascular lianescente como: dimorfismo de vasos, con vasos anchos asociados a vasos angostos, parénquima axial no lignificado, radios altos y el desarrollo de una variante cambial.

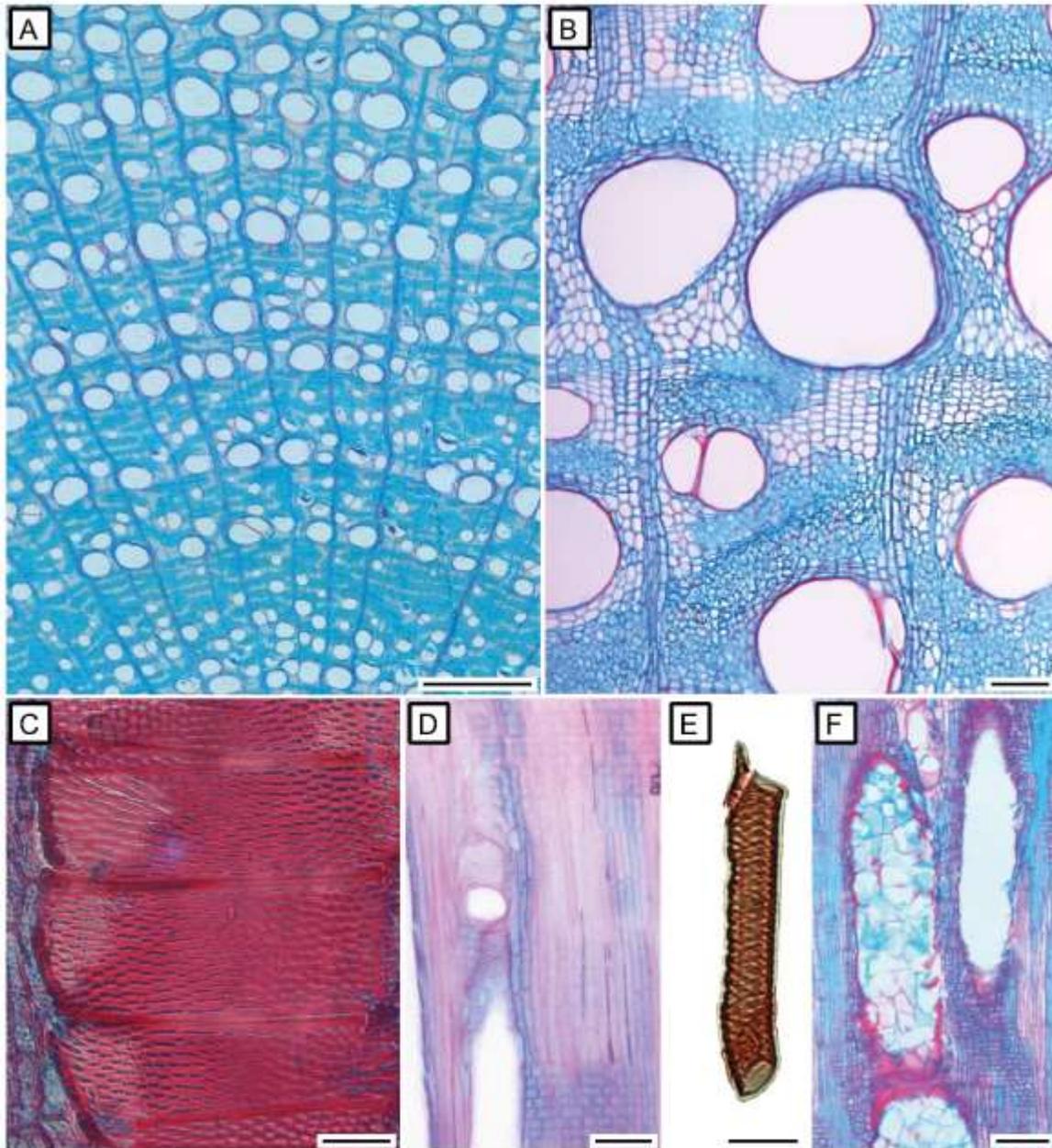


Figura 8. Anatomía de la madera de *W. sinensis*. Vista transversal (A, B), vista longitudinal radial (C, D, F) y material disociado (E). **A)** Madera con porosidad anular. **B)** Detalle del arreglo del xilema: vasos anchos predominantemente solitarios, vasos angostos en grupos asociados a los anchos. **C)** Elementos de vaso anchos con punteaduras intervasculares alternas. **D)** Placa de perforación simple en elemento de vaso anchos. **E)** Elemento de vaso angosto con engrosamientos helicoidales y placa de perforación simple. **F)** Elementos de vaso con tílides Escalas: A = 1 mm, B = 100 μ m, C = 25 μ m, D = 100 μ m, E = 50 μ m, F = 200 μ m

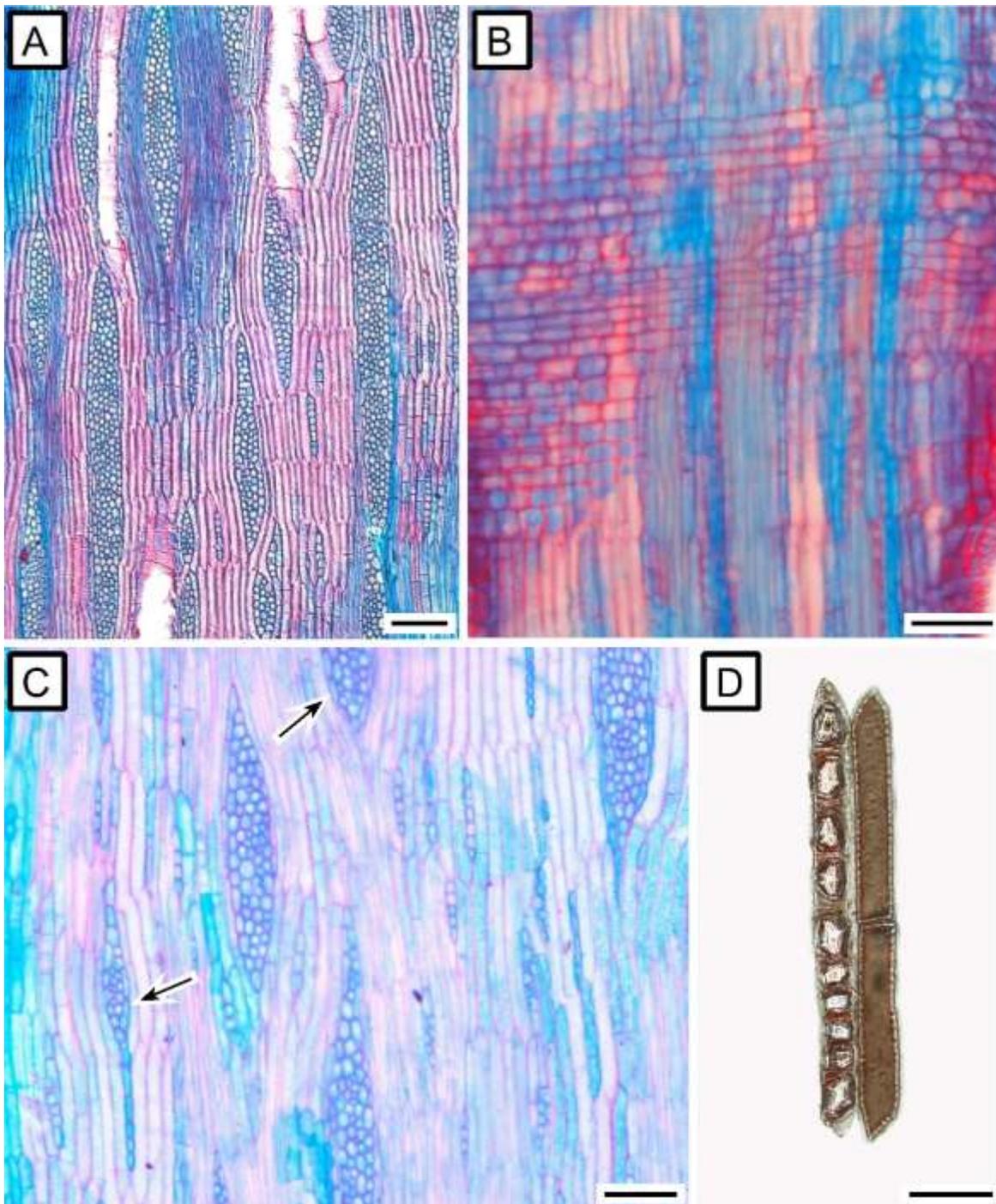


Figura 9. Anatomía del sistema radial y parénquima axial de *W. sinensis*. Vista longitudinal tangencial (A, C), vista longitudinal radial (B) y material disociado (D). **A)** Radios uniseriados y multiseriados; estratificación de los vasos angostos y el parénquima axial. **B)** Radio heterocelular con células procumbentes, cuadradas y erectas mezcladas. **C)** Radios con células envolventes (flechas) y radio con extremos uniseriados **D)** Parénquima axial cristalífero y serie parenquimática de dos células. Escalas: A-C = 100 μ m, D = 50 μ m

Descripción anatómica de la corteza de *Wisteria sinensis*

Anillos de crecimiento indistintos. Floema estratificado, con bandas de fibras alternadas con elementos axiales no lignificados, interrumpido solo por los radios (Fig. 10A-B). Elementos de tubo criboso en racimos o dispersos (Fig. 10B-C). Placas cribosas simples, con paredes transversales a ligeramente inclinadas (Fig. 10D). Cuerpos de proteína P no dispersivos en tubos cribosos (Fig. 10D). Una célula acompañante en una esquina del tubo criboso (Fig. 10C). Parénquima axial difuso a difuso en agregados, también formando una banda junto a las bandas de fibras (Fig. 10B). El parénquima axial que toca las fibras suele ser cristalífero (Fig. 11A). Radios con ondulaciones conspicuas, dilatación leve a fuerte por división y expansión celular (Fig. 10A). Ancho de los radios similar al del xilema, de 1 a 5 células de ancho con células procumbentes y cuadradas a lo largo del cuerpo del radio (Fig. 11B). Esclerénquima compuesto por fibras de forma redondeada a poligonal (Figs. 6B; 10B; 11A) y por grupos de esclereidas entre los radios dilatados (10A). Sin esclerosis aparente en las células del parénquima del floema no conductor, algunas células con contenidos oscuros, probablemente fenólicos (Fig. 10B). Periciclo con fibras y esclereidas en un anillo continuo (Fig. 5B) o casi continuo en etapas posteriores de desarrollo donde el tallo se ha engrosado más (Figs. 10A; 11C). Elementos de parénquima axial y elementos del tubo criboso estratificados (Figs. 10D; 11A). Cristales prismáticos en cámaras en células de parénquima axial (Fig. 11A). Peridermis de origen subepidérmico (a partir del colénquima cortical). No hay ritidoma presente (Figs. 5B-D; 11C-D). El felema compuesto por células de pared delgada, estratificado por capas alternadas de células con y sin contenidos oscuros (Fig. 11D). Felodermis delgada (1-3 capas) aumenta el número de capas conforme engrosa el tallo (identificado en la ontogenia de *W. sinensis*) con paredes de las células esclerificadas (Fig. 11C-D). Células del felema y la felodermis con forma rectangular (Fig. 11D).

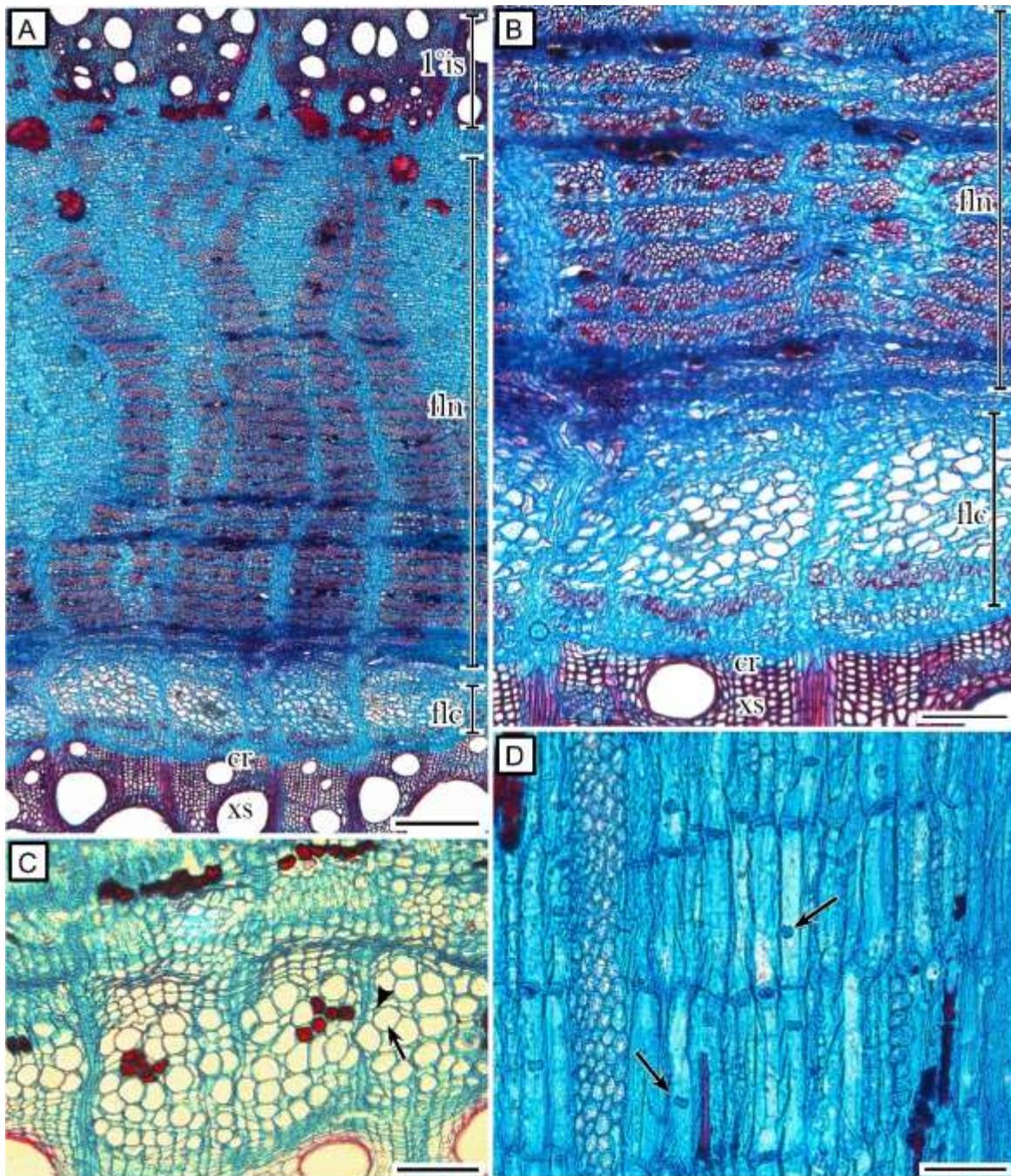


Figura 10. Anatomía de la corteza interna de *W. sinensis*. Vista transversal (A-C) y vista longitudinal tangencial (D). **A)** Floema secundario: radios dilatados y con ondulaciones, grupos de esclerénquima. **B)** Estratificación del floema. **C)** Floema conductor: una célula acompañante (punta de flecha) por tubo criboso (flecha) y parénquima axial con contenidos oscuros. **D)** Elementos de tubo criboso estratificados; cuerpos de proteína P (flechas). cr= cámbium regular, flc= floema conductor, fln= floema no conductor, xs= xilema secundario, 1°is= primer incremento sucesivo. Escalas: A = 400 μ m, B-D = 100 μ m

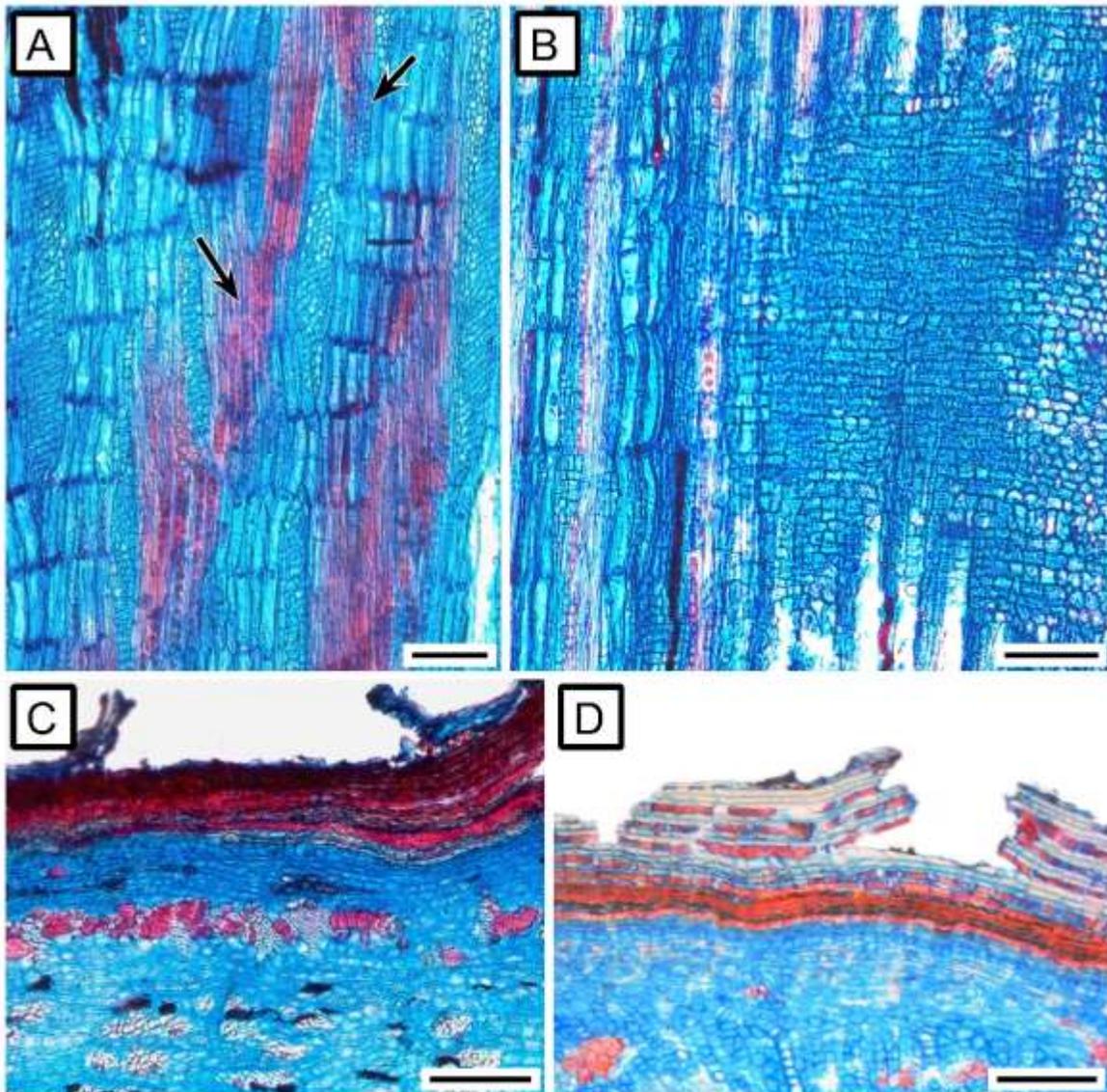


Figura 11. Anatomía de la corteza interna y externa de *W. sinensis*. Vista longitudinal tangencial (A), vista longitudinal radial (B) y vista transversal (C, D). **A)** Radios uniseriados a multiseriados; parénquima cristalífero (flechas) cerca de las fibras; elementos del tubo criboso y parénquima axial estratificado. **B)** Cuerpo de radios compuesto por células procumbentes y cuadradas **C)** Periciclo y varias capas de felodermis esclerificadas. **D)** Peridermis compuesta por células rectangulares: felema estratificado y felodermis con pocas capas de células. Escalas: A-C = 100 μm , D = 200 μm

Discusión

El objetivo principal de este trabajo fue identificar el origen, desarrollo y estructura de los cámbiumes sucesivos en algunas especies del género *Wisteria*. Los resultados indican que las especies estudiadas del género *Wisteria* presentan cámbiumes sucesivos. Con base en la ontogenia realizada en *W. sinensis*, identifiqué que ésta variante cambial surge de las células del parénquima cortical, este mismo patrón se identificó en las demás especies del género. Con respecto a la anatomía de los tejidos secundarios, *W. sinensis* presenta varias características del síndrome vascular lianescente como dimorfismo de vasos, con vasos anchos asociados a vasos angostos y parénquima axial no lignificado. Por otro lado, la presencia de la placa de perforación simple, la estratificación de algunos tipos celulares, parénquima con cristales en cámara, la presencia de proteína P no dispersiva en los elementos del tubo criboso y fibras pericíclicas, son características de importancia taxonómica.

A continuación, se discutirán principalmente trabajos sobre cámbiumes sucesivos en la familia Leguminosae comparando el origen, estructura y actividad de los cámbiumes sucesivos con lo observado en *Wisteria*. También se mencionarán las distintas variantes cambiales con múltiples cámbiumes; en ésta parte me enfocaré en los cámbiumes sucesivos y las neoformaciones, recalando sus diferencias estructurales y de desarrollo. Finalmente, se analizarán las características anatómicas de los tejidos vasculares secundarios de *W. sinensis* y se mencionarán cuales pertenecen al síndrome vascular lianescente, además de las características que se presentan en común con las leguminosas, la subfamilia Papilionoideae y cuáles son propias del género.

Ontogenia de la variante cambial en *Wisteria*

Dentro de la familia Leguminosae, se han reportado varios géneros tropicales con cámbiumes sucesivos, como: *Dalbergia* (*D. paniculata* Nair y Mohan Ram, 1990), *Daviesia* (Pate et al., 1989),

Machaerium (*M. madeirense* Acevedo-Rodríguez et al., 2015; *M. multifoliolatum* Dias-Leme et al., 2020), *Mucuna* (*M. macrocarpa* Boureau, 1957), *Pueraria* (*P. montana* Yang et al., 2016), *Rhynchosia* (*R. phaseoloides* Rajput et al., 2012; *R. pyramidalis* Moya et al., 2018), *Schnella* (Acevedo-Rodríguez et al., 2015) y *Spatholobus* (*S. roxburghii* Nair, 1993). Estos géneros no se encuentran cercanamente relacionados, lo que probablemente indica un caso de evolución independiente. Además, no todos estos géneros tienen una descripción detallada de la ontogenia de su variante cambial, y aún se ignora el origen de éstas mismas.

Sin embargo, en las especies donde se ha descrito la ontogenia de los cámbiumes sucesivos, se han señalado hasta el momento tres posibles orígenes de los cámbiumes sucesivos en la familia. Un origen es del parénquima del floema secundario, tanto en *D. paniculata* como en *M. multifoliolatum* (Nair y Mohan Ram, 1990; Dias-Leme et al., 2020), un segundo origen es en el periciclo, identificado en *Daviesia* (Pate et al., 1989) y el tercer origen es en las células del parénquima cortical ubicadas fuera de la banda de fibras primarias en *S. roxburghii*, *R. phaseoloides* y *R. pyramidalis*; (Nair, 1993; Rajput et al., 2012; Moya et al., 2018). En este trabajo, ésta banda de fibras se interpreta como fibras pericíclicas (como también lo sugiere el Comité de Cortezas de la IAWA; Angyalossy et al., 2016), y son fundamentales para identificar el origen cortical de los cámbiumes sucesivos, ya que el primer cámbium sucesivo aparece por fuera de éstas fibras. Este origen cortical puede producir cámbiumes sucesivos con una actividad diferencial desarrollando tallos no-cilíndricos, como en el caso de *Rhynchosia* y *Machaerium* donde los tallos son aplanados, o bien tallos casi cilíndricos como en *Spatholobus* y *Wisteria*. Sin embargo, se identificó que en *Wisteria* algunos tallos pueden presentar una forma aplanada por el desarrollo de cámbiumes sucesivos hacia un solo lado del tallo.

El origen de los cámbiumes sucesivos en *Wisteria* ha sido estudiado previamente con resultados controversiales, ya que se proponen distintos orígenes: del periciclo (Strasburger 1891), del parénquima del floema secundario (De Bary, 1877; Leclerc du Sablon, 1883; Curtiss,

1892) y del parénquima cortical (Schenck, 1893; Krüger, 1884; Haberlandt, 1914). Los resultados de este trabajo concuerdan con las observaciones realizadas por Krüger (1884), Schenck (1893) y Haberlandt (1914). El origen cortical es evidente ya que la diferenciación del nuevo cámbium se produce fuera de las fibras pericíclicas, que además permanecen en el centro del tallo junto al primer cilindro vascular.

Los nuevos cámbiumes pertenecientes a los siguientes incrementos, también se forman a partir de células remanentes del parénquima cortical de la periferia del tallo. Algunas capas de células de parénquima cortical permanecen entre dos incrementos sucesivos y pueden diferenciarse por su forma no fusiforme. Este tejido no es considerado como tejido conjuntivo, ya que en otras plantas con cámbiumes sucesivos este ha sido interpretado con un origen a partir de la actividad de proliferación de un meristemo que se ha atribuido como derivado del procámbium (Myśkow et al., 2019), derivado del periciclo (Tamaio et al., 2009; Terrazas et al., 2011) o, en última instancia, derivado de un cámbium maestro de origen cortical (Carlquist, 2007).

Si este mismo meristemo con tres orígenes propuestos de manera diferente es homólogo entre los taxones que presentan cámbiumes sucesivos, va más allá del objetivo del presente estudio, pero al menos en *Wisteria* no comparte un desarrollo similar y no forma un tejido conjuntivo. Dado que éstas células remanentes son porciones de la corteza que permanecen incluidas, no se les dará un nombre diferente, así como no se les da un nombre nuevo a las células incluidas entre diversas peridermis al formarse un ritidoma, éstas pueden ser células corticales o partes del floema secundario (Evert, 2006); en este sentido, la diferencia es que los tejidos incluidos por la peridermis sucesiva están muertos y comúnmente suberizados, mientras que aquí las células remanentes del córtex permanecen vivas y pueden contribuir en las cuñas cónicas radiales formadas en la base de los incrementos sucesivos, que en ocasiones parecen conectar distintos incrementos vasculares.

Myśkow y colaboradores (2019) han propuesto un mecanismo universal para explicar la formación de cámbiumes sucesivos en las plantas vasculares. Este mecanismo es a partir de las células más externas del procámbium, las cuales mantienen su actividad meristemática durante la diferenciación de los haces vasculares, éstas conforman una zona que limita con el córtex. La propuesta de estos autores señala que la capacidad de mantener células indiferenciadas en la parte más externa se repite en el desarrollo de los cámbiumes sucesivos.

Si bien este mecanismo podría estar generalizado en numerosas familias del orden Caryophyllales, y quizás incluso fuera de ellas, como en Menispermaceae (Tamaio et al., 2009) y Sapindaceae (Cunha Neto et al., 2018), este mecanismo no es universal. De hecho, en trabajos previos con otras leguminosas, tanto el parénquima cortical como el del floema son dos mecanismos alternativos (Nair, 1993; Rajput et al., 2012; Moya et al., 2018). Además, éstas células de parénquima cortical que son el sitio de origen del nuevo cámbium de *Wisteria* se derivan del meristemo fundamental y no del procámbium. Este es un desarrollo alternativo al propuesto en *Celosia argentea* (Amaranthaceae) (Myśkow et al. 2019).

Actividad de los cámbiumes sucesivos

Varias investigaciones sobre cámbiumes sucesivos sugieren que la actividad meristemática del cámbium anterior cesa cuando se forma un nuevo cámbium, y solo el último incremento sucesivo continúa contribuyendo al aumento del grosor del tallo (Leclerc du Sablon, 1883; Curtiss, 1892; Haberlandt, 1914; Boureau, 1957). Al contrario de lo que dice la literatura, en la ontogenia de *W. sinensis*, observamos que el cilindro central inicial sigue aumentando de tamaño incluso cuando se desarrollan nuevos cámbiumes sucesivos, esto también es evidente al contar los anillos de crecimiento del cilindro central y comparar entre tallos de diferente grosor. Además, no sólo el cilindro central mantiene su actividad, sino todos los demás incrementos simultáneamente; esto puede explicar la formación de las cuñas cónicas en los radios que se forman en la base de los

incrementos, siendo un mecanismo para adaptarse al crecimiento simultáneo de los cámbiumes sucesivos y evitar la ruptura de los tejidos.

Ésta continuidad simultánea de la actividad cambial en los incrementos sucesivos ha sido reportado previamente en otros linajes distantes (Carlquist, 2007); por ejemplo, en el género de las gimnospermas *Cycas*, que presenta cámbiumes sucesivos, todos los cámbiumes permanecen activos simultáneamente, esto es identificado por el aumento basipétalo del número de traqueidas del cilindro central inicial y los sucesivos (Terrazas, 1991). También en la leguminosa *Machaerium multifoliolatum* se ha identificado una actividad continua del cámbium del cilindro central y los cámbiumes de los incrementos sucesivos que se desarrollan sólo en lados opuestos del tallo, contribuyendo a su forma aplanada (Dias-Leme et al., 2020).

Variantes cambiales con múltiples cámbiumes

En la literatura se han descrito cuatro variantes cambiales derivadas de múltiples cámbiumes: floema intraxilemático, tallos compuestos, cámbiumes sucesivos, y neoformaciones (Angyalossy et al., 2015). El floema intraxilemático deriva de un cámbium formado entre el xilema primario y la médula (Angyalossy et al., 2015), se ha identificado en varias familias de las angiospermas: Bignoniaceae, Combretaceae, Convolvulaceae, Leguminosae, por mencionar algunas (Kuo y Pate, 1981; Patil et al., 2009; Kishore S.; Zózimo et al., 2011; Terrazas et al., 2011; Rajput et al., 2018). Los tallos compuestos se han descrito exclusivamente para la familia Sapindaceae, ésta variante cambial implica la formación de 4 hasta 10 cilindros independientes que se unen formando un solo tallo con una estructura de cable (Schenck, 1893; Carlquist, 1991; Tamaio et al., 2011; Chery et al., 2020). Por otro lado, tanto los cámbiumes sucesivos como las neoformaciones, se definen en la literatura como la formación de nuevos cámbiumes (*neo-cambia* en inglés) desarrollados alrededor del cilindro vascular original (Acevedo-Rodríguez et al., 2015; Angyalossy et al., 2012, 2015); si bien, ésta definición puede usarse para ambas variantes, con ella no es

posible identificar qué es lo que las diferencia una de otra; además, anatómicamente pueden ser muy parecidas, tanto en origen y en etapas tempranas de desarrollo.

Sin embargo, sí es posible separar los cámbiumes sucesivos de las neoformaciones mediante el estudio de su ontogenia. El origen de las neoformaciones, también llamadas como cilindros vasculares cordados (Tamaio y Somner, 2010; Borniego y Cabanillas, 2014) o cilindros vasculares externos (Leal et al., 2020), ha sido identificado en el parénquima cortical o en el del floema secundario (Acevedo-Rodríguez et al., 2015; Angyalossy et al., 2012, 2015); esto ha sido reportado en estudios ontogénicos realizados en tallos y raíces de *Chiococca alba* (Rubiaceae) (Leal et al., 2020) y *Serjania caracasana* (Sapindaceae) (Bastos et al., 2016) y en tallos de *Serjania meridionalis* (Borniego y Cabanillas, 2014).

En las tres especies antes mencionadas, conforme se desarrolla la variante cambial la polaridad del tejido vascular producido por el nuevo cámbium es clave para diferenciar entre las neoformaciones y los cámbiumes sucesivos; los cámbiumes sucesivos se desarrollan como incrementos alternos concéntricos de xilema-cámbium-floema, mientras que las neoformaciones son nuevos cilindros totalmente cerrados. Asimismo, los cámbiumes sucesivos son mucho más comunes que las neoformaciones y se han identificado en hierbas, arbustos, árboles y lianas, tanto en órganos subterráneos como aéreos (Schenck, 1893; Wheat, 1977; Krumbiegel, 1998; Rajput y Rao, 2000; Carlquist, 2007; Robert et al., 2011; Terrazas et al., 2011); mientras que hasta el momento sólo se han reportado neoformaciones en lianas y arbustos tanto en tallos como en raíces (Mirbel, 1828; Tamaio y Somner, 2010; Borniego y Cabanillas, 2014; Bastos et al., 2016; Leal et al., 2020).

Por otro lado, aún no se sabe exactamente qué mecanismos de regulación se expresan en la formación de un nuevo cámbium; sin embargo, se ha identificado que miembros de la familia de genes *HD-ZIP III* están involucrados en la diferenciación, establecimiento y mantenimiento del cámbium vascular (Smetana et al., 2019); en mutantes de *Populus* sp. que expresan un micro-

ARN resistente a *popREVOLUTA*, desarrollan un cámbium anormal dentro del parénquima cortical que puede producir tejidos vasculares secundarios en polaridad inversa (Robischon et al., 2011); otro gen es *PtrHB4*, que al mutarlo y sobreexpresarlo en tallos de *Populus*, induce la actividad cambial y la diferenciación del xilema en zonas ectópicas (Zhu et al., 2018).

Anatomía de tejidos vasculares secundarios del tallo

El síndrome vascular lianescente se distingue por un conjunto de características anatómicas que la mayoría de las lianas presenta (Obaton, 1960; Carlquist, 1985; Angyalossy et al., 2015). *Wisteria sinensis*, no es la excepción, pues se identificaron características como el dimorfismo de vasos, vasos con diámetros anchos, pocas fibras, radios altos, presencia de parénquima no lignificado y el desarrollo de una variante cambial. La presencia de abundantes fibras gelatinosas está relacionado al hábito lianescente, el arreglo de éstas alrededor del tallo brinda flexibilidad para enrollarse y posteriormente sostenerse (Bowling y Vaughn, 2009); éstas fueron identificadas tanto en el xilema como en el floema secundario.

Las características del xilema secundario en general coinciden con descripciones previas del género y con lo descrito para la familia Leguminosae: vasos solitarios a múltiples, placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas ornamentadas, cristales prismáticos en cámaras dentro del parénquima axial y parénquima axial paratraqueal (Solereeder, 1908; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler y Baas, 1992; Brandes y Barros, 2008). Por otra parte, la estratificación es una característica común dentro de la subfamilia Papilionoideae (Wheeler y Baas, 1992). En el caso de *W. sinensis*, el parénquima axial se describió de acuerdo con lo sugerido por el Comité de la IAWA (1989), teniendo un arreglo tanto paratraqueal aliforme y apotraqueal en línea, estos arreglos no son conspicuos; otros autores también lo describen como un arreglo no muy bien diferenciado (Gasson et al., 2004).

Una característica que presenta controversia entre autores que han descrito la madera de *Wisteria*, son los vasos angostos con engrosamientos helicoidales, Carlquist (1985) los reporta como traqueidas vasicéntricas, las cuales indica que se encuentran en mayor abundancia en el leño tardío. Solereder (1908) y Cozzo (1950) identifican traqueidas vasicéntricas y vasos con engrosamientos helicoidales en *W. sinensis*. Mientras que en la descripción del género realizada por Gasson et al. (2004), menciona que pueden presentarse tanto traqueidas y vasos angostos con engrosamientos helicoidales; en dicho trabajo, entre las características de la madera de *W. floribunda* se menciona la presencia de vasos angostos con engrosamientos helicoidales. Al haber analizado ésta característica mediante material disociado, fue posible identificar la presencia de una placa de perforación, característica indispensable en un elemento de vaso, por lo que al menos para *W. sinensis* son vasos angostos con engrosamientos helicoidales.

Cabe señalar, que los engrosamientos helicoidales son más comunes en plantas de zonas subtropicales y templadas (Van Der Graaff y Baas, 1974; Ohtani y Ishida, 1978; Baas et al., 1983; Baas y Schweingruber, 1987; Nair, 1987). Los vasos con engrosamientos helicoidales en la familia Leguminosae se han reportado en especies lianescentes, arbóreas y arbustivas de zonas templadas (Baas y Schweingruber, 1987; Gasson et al. 2004); adicionalmente, en varias especies de la subfamilia Papilionoideae, los vasos angostos se caracterizan por presentar engrosamientos prominentes (Ohtani y Ishida, 1978).

Acerca de la anatomía del floema, dentro de la subfamilia Papilionoideae pueden encontrarse células con contenidos oscuros, en algunos casos albuminosos; en *W. sinensis* se identificaron en la médula al inicio del crecimiento secundario, en el floema primario y en el secundario; las placas cribosas simples, la estratificación del floema, las fibras gelatinosas y los cristales prismáticos en cámara del parénquima axial son características observadas en *W. sinensis* y que son reportadas generalmente para la subfamilia Papilionoideae (Solereder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950; Furuno, 1990; Costa et al., 1997).

La proteína P no dispersiva se observó en los elementos de tubo criboso de la especie estudiada; ésta proteína permanece aun cuando ya no tienen núcleo los elementos del tubo criboso, su forma es variada y está presente en varias familias de angiospermas (Behnke, 1991). Ésta característica dentro de las leguminosas sólo ha sido descrita en la subfamilia Papilionoideae, distinguiéndose de otras familias por ser cuerpos cristalinos con forma de huso (*spindle-shaped crystalline P-protein* en inglés) (Behnke, 1991; Peters et al., 2010).

Strasburger (1891) identificó la proteína P no dispersiva en *W. sinensis* como un cuerpo de forma poligonal, elipsoidal o fusiforme suspendido a la mitad del lumen de la célula con colas que se extienden hacia las placas cribosas. Estudios recientes identificaron que estos cuerpos de proteína son contráctiles y funcionan como una compuerta que controla la resistencia del flujo mediante la regulación de concentraciones de Ca^{2+} citoplasmático, debido a este mecanismo se propuso cambiar el nombre por forisomas (en inglés son llamados *forisomes*) (Furch et al., 2009; Peters et al., 2010; Paulmann et al., 2021). En *W. sinensis* y *W. floribunda*, se han identificado la presencia de forisomas con colas, ésta característica es menos común dentro del clado IRLC, al cual pertenece el género *Wisteria*, por lo que puede ser útil taxonómicamente (Peters et al., 2010).

Una de las características que se comparte con otras especies de la familia Leguminosae, es la presencia de un anillo de fibras pericíclicas; en *W. sinensis*, este anillo al inicio del crecimiento secundario está formado por grupos de fibras separadas por parénquima, posteriormente el parénquima lignifica formando esclereidas. Otras investigaciones señalan que el anillo puede ser discontinuo en otras especies y es variable la composición del esclerénquima (Solereder, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950). El origen de la peridermis es variable dentro de la subfamilia, ya que puede surgir en la epidermis o hasta en la parte más externa del floema secundario, en el caso de *W. sinensis* es subepidérmico, esto concuerda con lo reportado anteriormente por Metcalfe y Chalk (1950).

Conclusiones

Se identificó el origen cortical de los cámbiumes sucesivos en tres especies del género *Wisteria*, evidenciando que existe más de una vía de desarrollo que puede conducir a arquitecturas vasculares similares en lianas. La posición fuera de las fibras pericíclicas es una característica fundamental para identificar el origen del primer incremento sucesivo. La presencia de ésta variante cambial en todas las especies analizadas del género *Wisteria* indica que los cámbiumes sucesivos son probablemente una sinapomorfía del género, ya que están ausentes en su grupo hermano (géneros *Austrocallerya* y *Padbruggea*) y linajes cercanamente emparentados; al menos ésta variante cambial no solo evolucionó en los trópicos, sino también en linajes lianescentes templados. A través de la ontogenia en *W. sinensis* evidenciamos que incluso cuando se ha desarrollado un nuevo cámbium, el cámbium de incrementos previos continúa activo.

La anatomía de los tejidos vasculares secundarios de *W. sinensis* presenta características como la presencia de cristales prismáticos en cámaras en el parénquima axial tanto del floema como del xilema, la proteína P no dispersiva en los elementos de tubo criboso y la estratificación de varios tipos celulares que conforman el tejido vascular secundario, lo cual permite diferenciarla de miembros de otras subfamilias de las leguminosas. Dentro de la subfamilia, el origen subepidérmico de la peridermis, es útil taxonómicamente para diferenciar entre especies. El síndrome vascular lianescente no es exclusivo de lianas de zonas tropicales, se identificaron varias características de este en *W. sinensis*, que es una especie de zonas templadas.

Adicionalmente en el Apéndice 3 se muestran en forma de infografía una explicación general del trabajo y los resultados más importantes.

Referencias

- Abd Elbar, O. H. (2015).** Development of the successive cambia in *Sesuvium verrucosum* Raf (Aizoaceae). *Annals of Agricultural Sciences*, 60(2), 203–208.
- Acevedo-Rodríguez, P. et al. (2015).** *Lianas and climbing plants of the Neotropics*. <https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics>. (15 de julio de 2020).
- Angyalossy, V., Angeles, G., Pace, M. R., Lima, A. C., Dias-Leme, C. L., Lohmann, L. G. y Madero-Vega, C. (2012).** An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology & Diversity*, 5(2), 167–182.
- Angyalossy, V., Pace, M. R., Evert, R. F., Marcati, C. R., Oskolski, A. A., Terrazas, T., Kotina, E., Lens, F., Mazzoni, S. C., Angeles, G., MacHado, S. R., Crivellaro, A., Rao, K. S., Junikka, L., Nikolaeva, N. y Baas, P. (2016).** IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal*, 37(4), 517–615.
- Angyalossy, V., Pace, M. R. y Lima, A. C. (2015).** Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. En *Ecology of lianas* (pp. 253–287). John Wiley & Sons.
- Baas, P. y Schweingruber, F. H. (1987).** Ecological Trends in the Wood Anatomy of Trees, Shrubs and Climbers from Europe. *IAWA Bulletin n.s.*, 8(3), 245–273.
- Baas, P., Werker, E. y Fahn, A. (1983).** Ecological Trends in Vessel Characters. *Research Bulletins of the College Forests*, 35(2), 141–159.
- Barbosa, A. C. F., Costa, G. R. O., Angyalossy, V., Dos Santos, T. C. y Pace, M. R. (2018).** A simple and inexpensive method for sharpening permanent steel knives with sandpaper. *IAWA Journal*, 39(4), 497–503.
- Barbosa, A. C. F., Pace, M. R., Witovisk, L. y Angyalossy, V. (2010).** A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal*, 31(4), 373–383.

- Baretta-Kuipers, T. (1981).** Wood Anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy. En R. M. Polhill & P. H. Raven (Eds.), *Advances in Legumes Systematics 10*. (pp. 677–705). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Bastos, C. L., Tamaio, N. y Angyalossy, V. (2016).** Unravelling roots of lianas: A case study in Sapindaceae. *Annals of Botany*, 118, 733–746.
- Behnke, D. (1991).** Distribution and Evolution of Forms and Types of Sieve-element Plastids in the Dicotyledons. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 13(1), 167-182.
- Borniego, M. L. y Cabanillas, P. A. (2014).** Desarrollo de la variante cambial en *Serjania meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). *Darwiniana*, 2(1), 144–153.
- Boureau, E. (1957).** *Anatomie végétale. Presses universitaires de France.*
- Bowling, A. J. y Vaughn, K. C. (2009).** Gelatinous fibers are widespread in coiling tendrils and twining vines. *American Journal of Botany*, 96(4), 719–727.
- Brandes, A. F. D. N. y Barros, C. F. (2008).** Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica*, 22(2), 465–480.
- Bukatsch, F. (1972).** Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. *Mikrokosmos*, 61(8), 255.
- Carlquist, S. (1985).** Observations on Functional Wood Histology of Vines and Lianas. *A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 11(2), 139–157.
- Carlquist, S. (1991).** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. En *The Biology of Vines* (pp. 53–71).
- Carlquist, S. (2001).** Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. *Springer-Verlag Berlin Heidelberg.*
- Carlquist, S. (2007).** Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 134(2), 301–332.

- Chery, J. G., Pace, M. R., Acevedo-Rodríguez, P., Specht, C. D. y Rothfels, C. J. (2020).** Modifications during Early Plant Development Promote the Evolution of Nature's Most Complex Woods. *Current Biology*, 30(2), 237-244e2.
- Compton, J. (2015).** The Genus *Wisteria* Nuttall: Leguminosae (Fabaceae). *Curtis's Botanical Magazine*, 32(3-4), 183-192.
- Compton, J. A., Schrire, B. D., Könyves, K., Forest, F., Malakasi, P., Mattapha, S. y Sirichamorn, Y. (2019).** The Callerya Group redefined and Tribe Wisterieae (Fabaceae) emended based on morphology and data from nuclear and chloroplast DNA sequences. *PhytoKeys*, 125, 1-112.
- Costa, C. G., Rauber Coradin, V. T., Czarneski, C. M. y Pereira, B. A. D. S. (1997).** Bark anatomy of arborescent leguminosae of cerrado and gallery forest of central Brazil. *IAWA Journal*, 18(4), 385-399.
- Cozzo, D. (1950).** Anatomía del leño secundario de las Leguminosas papilionoideas argentinas silvestres y cultivadas. *Ciencias Botánicas*, 1(7), 223-361.
- Cunha Neto, I. L., Martins, F. M., Somner, G. V. y Tamaio, N. (2018).** Successive cambia in liana stems of Paullinieae and their evolutionary significance in Sapindaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186(1), 66-88.
- Curtiss, C. C. (1892).** The anatomy of the stem of *Wistaria sinensis*. *New-York Microscopical Society*, 8, 79-89.
- De Bary, A. (1877).** *Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne*. Leipzig: Engelmann.
- Dias-Leme, C. L. D., Cunha Neto, I. L. da y Angyalossy, V. (2020).** How the neotropical liana *Machaerium multifoliolatum* (Fabaceae) develop their distinctive flattened stems? *Flora*, 269(0), 1-7.
- Estrada, A. E. y Martínez, A. (2000).** Legumes from the central part of the state of Chihuahua, Mexico. *Sida*, 19, 351-360.
- Evert, R. F. (2006).** Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. *John Wiley & Sons*.

- Franklin, G. L. (1945).** Preparation of Thin Sections of Synthetic Resins and Wood-Resin Composites, and a New Macerating Method for Wood. *Nature*, 3924, 51.
- Furch, A. C. U., Van Bel, A. J. E., Fricker, M. D., Felle, H. H., Fuchs, M. y Hafke, J. B. (2009).** Sieve element Ca²⁺channels as relay stations between remote stimuli and sieve tube occlusion in *vicia faba*. *Plant Cell*, 21(7), 2118–2132.
- Furuno, T. (1990).** Bark Structure of Deciduous Broad-Leaved Trees Grown in the San'in Region, Japan. *IAWA Bulletin n.s.*, 11(3), 239–254.
- Gasson, P., Wray, E. y Schrire, B. D. (2004).** Wood anatomy of the tribe Millettieae with comments on related papilionoid Leguminosae. *IAWA Journal*, 25(4), 485–545.
- Gentry, A. (1991).** The distribution and evolution of climbing plants. En F. E. Putz & H. A. Mooney (Eds.), *The Biology of Vines* (pp. 3–52). Cambridge University Press.
- Haberlandt, G. (1914).** *Physiological plant anatomy (trans. by M. Drummond)*. Macmillan Co.
- Howell, C. y Sawyer, J. W. D. (2006).** *New Zealand naturalised vascular plant checklist*. New Zealand Plant Conservation Network
- Hurrell, J. A., Cabanillas, P. y Delucchi, G. (2011).** *Wisteria sinensis* (Leguminosae) adventicia en la Argentina. Primer registro y mecanismos de expansión. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 13(2), 125–130.
- IAWA Committee. (1989).** IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin, n.s.* 10, 219–332.
- Johansen, D. (1940).** *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book Company.
- Kraus, J. E. y Arduin, M. (1997).** *Basic manual of methods in plant morphology*. Seropédica.
- Krüger, O. (1884).** *Beitrag zur Kenntnis der sogenannten anomalen Holzbildungen* (Tesis de Doctorado, Universidad Leipzig)
- Krumbiegel, A. (1998).** Morphology and anatomy in annual taxa of *Beta vulgaris s.l.* (Chenopodiaceae). *Nordic Journal of Botany*, 18(2), 159–167.

- Kuo, J. y Pate, J. S. (1981).** Intraxylary (Medullary) Phloem in *Macrotyloma uniflorum* Lam. (Fabaceae). *Annals of Botany*, 48(3), 403–406.
- Larson, P.R. (1994).** *The vascular cambium. Development and structure.* Springer.
- Leclerc du Sablon, M. (1883).** Sur la tige de la glycine (*Wistaria sinensis*). *Bulletin de la Société botanique de France*, 30, 275–276.
- LPWG. (2017).** A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66(1), 44–77.
- Metcalf, C. R. y Chalk, L. (1950).** Anatomy of the Dicotyledons leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses, Vol. 1. *Clarendon Press.*
- Mirbel, C. (1828).** Note sur l'organisation de la tige d'un très-vieux *Calycanthus floridus* du Potager royal de Versailles. *Annales des Sciences Naturelles*, 14, 367–371.
- Moya, R., Gondaliya, A. D. y Rajput, K. S. (2018).** Development of successive cambia and formation of flat stems in *Rhynchosia pyramidalis* (Lam.) Urb. (Fabaceae). *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 152(5), 1031–1038.
- Myśkow, E., Gola, E. M. y Tulik, M. (2019).** Continuity of Procambium and Anomalous Cambium During Formation of Successive Cambia in *Celosia argentea*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 38(4), 1458–1466.
- Nair, M. N. B. (1987).** Occurrence of Helical Thickenings on the Vessel Element Walls of Dicotyledonous Woods. *Annals of Botany*, 60, 23–32.
- Nair, M. N. B. (1993).** Structure of Stem and Cambial Variant in *Spatholobus Roxburgii* (Leguminosae). *IAWA Journal*, 14(2), 191–204.
- Nair, M. N. B. y Mohan Ram, H. Y. (1990).** Structure of Wood and Cambial Variant in the Stem of *Dalbergia Paniculata* Roxb. *IAWA Bulletin*, 11(4), 379–391.
- O'Brien, T.P. y McCully, M. E. (1981).** *The Study of Plant Structure: Principles and Selected Methods.*
- Obaton, M. (1960).** Les Lianes ligneuses a structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Masson & Cie.*

- Ohtani, J. y Ishida, S. (1978).** An Observation on the Spiral Thickenings in the Vessel Members in Japanese Dicotyledonous Woods Using Scanning Electron Microscopy. *Research Bulletins of the College Experiment Forests*, 35(2), 433–464.
- Pace, M. R. y Angyalossy, V. (2013).** Wood anatomy and evolution: A case study in the Bignoniaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 174(7), 1014–1048.
- Pace, M. R., Angyalossy, V., Acevedo-Rodríguez, P. y Wen, J. (2018).** Structure and ontogeny of successive cambia in *Tetrastigma* (Vitaceae), the host plants of Rafflesiaceae. *Journal of Systematics and Evolution*, 56(4), 394–400.
- Pate, J. S., Kuo, J., Dixon, K. W. y Crisp, M. D. (1989).** Anomalous secondary thickening in roots of *Daviesia* (Fabaceae) and its taxonomic significance. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 99, 175–193.
- Patil, V. S., Rao, K. S. y Rajput, K. S. (2009).** Development of intraxylary phloem and internal cambium in *Ipomoea hederifolia* (Convolvulaceae). *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 136(4), 423–432.
- Paulmann, M. K., Zimmermann, M. R., Wegner, L., van Bel, A. J. E., Kunert, G. y Furch, A. C. U. (2021).** Species-Specific and Distance-Dependent Dispersive Behaviour of Forisomes in Different Legume Species. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(2), 492.
- Peters, W. S., Haffer, D., Hanakam, C. B., van Bel, A. J. E. y Knoblauch, M. (2010).** Legume phylogeny and the evolution of a unique contractile apparatus that regulates phloem transport. *American Journal of Botany*, 97(5), 797–808.
- Ragni, L. y Greb, T. (2018).** Secondary growth as a determinant of plant shape and form. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 79, 58–67.
- Rajput, K. S. y Rao, K. S. (2000).** Secondary growth in the stem of some species of *Alternanthera* and *Achyranthes aspera* (Amaranthaceae). *IAWA Journal*, 21(4), 417–424.
- Rajput, K. S., Gondaliya, A. D., Lekhak, M. M. y Yadav, S. R. (2018).** Structure and Ontogeny of Intraxylary Secondary Xylem and Phloem Development by the Internal Vascular Cambium in *Campsis radicans* (L.) Seem. (Bignoniaceae). *Journal of Plant Growth Regulation*, 37(3), 755–767.

- Rajput, K. S., Nunes, O. M., Brandes, A. F. N. y Tamaio, N. (2012).** Development of successive cambia and pattern of secondary growth in the stem of the Neotropical liana *Rhynchosia phaseoloides* (SW.) DC. (Fabaceae). *Flora*, 207, 607–614.
- Rasband, W. S. (1997-2018).** *ImageJ*, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA,. <https://imagej.nih.gov/ij/>
- Robert, E. M. R., Schmitz, N., Boeren, I., Driessens, T., Herremans, K., De Mey, J., Van de Castele, E., Beeckman, H. y Koedam, N. (2011).** Successive cambia: A developmental oddity or an adaptive structure? *PLoS ONE*, 6(1), e16558.
- Robischon, M., Du, J., Miura, E. y Groover, A. (2011).** The Populus class III HD ZIP, popREVOLUTA, influences cambium initiation and patterning of woody stems. *Plant Physiology*, 155(3), 1214–1225.
- Roth, I. y Ascensio, J. (1977).** Crecimiento anomalo del ehe de varias especies de *Bauhinia* y su relacion con la filotaxis. *Acta Botánica Venezuéllica*, 12, 23–77.
- Rupp, P. (1964).** Polyglykol als Einbettungsmedium zum Schneiden botanischer Präparate. *Mikrokosmos*, 53, 123–128.
- Schenck, H. (1893).** *Beitr ä ge zur biologie und anatomie der lianen, in beson- deren der in Brasilien einheimische arten. II. Beiträ ge zur Anatomie der Lianen. In Schimpers AFW ed. Botanische Mittheilungen aus der Tropen. G. Fischer, Jena.*
- Schnitzer, S. A. y Bongers, F. (2002).** The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 17(5), 223–230.
- Schrire, B. D., Lewis, G. P. y Lavin, M. (2005).** Biogeography of the Leguminosae. En G. P. Lewis, B. D. Schrire, B. MacKinder, & M. Lock (Eds.), *Legumes of the World* (pp. 21–54). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Smetana, O., Mäkilä, R., Lyu, M., Amiryousefi, A., Sánchez Rodríguez, F., Wu, M. F., Solé-Gil, A., Leal Gavarrón, M., Siligato, R., Miyashima, S., Roszak, P., Blomster, T., Reed, J. W., Broholm, S. y Mähönen, A. P. (2019).** High levels of auxin signalling define the stem-cell organizer of the vascular cambium. *Nature*, 565(7740), 485–489.

- Schweingruber, F. H., Börner, A. y Schulze, E.-D. (2011).** *Atlas of Stem Anatomy in Herbs, Shrubs and Trees*, Vol. 1. Springer-Verlag.
- Solereeder, H. (1908).** *Systematic anatomy of the dicotyledons: a handbook for laboratories of pure and applied botany*. I. Clarendon Press.
- Stevenson, D. W. y Popham, R. A. (1973).** Ontogeny of the primary thickening meristem in seedlings of *Bougainvillea spectabilis*. *American Journal of Botany*, 60(1), 1–9.
- Strasburger, E. (1891).** *Histologische Beiträge. Heft III. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen*. G. Fischer.
- Tamaio, N., Neves, M. F., Brandes, A. F. N. y Vieira, R. C. (2011).** Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). *Flora*, 206(11), 987–996.
- Tamaio, N. y Somner, G. V. (2010).** Development of corded vascular cylinder in *Thinouia restingae* Ferruci & Somner (Sapindaceae: Paullinieae)1. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 137(4), 319–326.
- Tamaio, N., Vieira, R. C. y Angyalossy, V. (2009).** Origin of successive cambia on stem in three species of Menispermaceae. *Brazilian Journal of Botany*, 32(4), 839–848.
- Terrazas, T. (1991).** Origin and Activity of Successive Cambia in *Cycas* (Cycadales). *American Journal of Botany*, 78(10), 1335–1344.
- Terrazas, T., Aguilar-Rodríguez, S. y Ojanguren, C. T. (2011).** Development of successive cambia, cambial activity, and their relationship to physiological traits in *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) seedlings. *American Journal of Botany*, 98(5), 765–774.
- Thiers, B. (2017).** *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. 20 de julio de 2020.
- Trueba, S., Rowe, N. P., Neinhuis, C., Wanke, S., Wagner, S. T. y Isnard, S. (2015).** Stem Anatomy and the Evolution of Woodiness in Piperales. *International Journal of Plant Sciences*, 176(5), 468–485.

- Trusty, J. L., Goertzen, L. R., Zipperer, W. C. y Lockaby, B. G. (2007).** Invasive *Wisteria* in the Southeastern United States: Genetic diversity, hybridization and the role of urban centers. *Urban Ecosystems*, 10, 379–395.
- Van Der Graaff, N. A. y Baas, P. (1974).** Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea*, 22(1), 101–121.
- Wei, Z. y Pedley, L. (2010).** 75. WISTERIA Nuttall, Gen. N. Amer. Pl. 2: 115. 1818, nom. cons. En *Flora of China*. (pp. 188–189).
- Wheat, D. (1977).** Successive Cambia in the Stem of *Phytolacca dioica*. *American Journal of Botany*, 64(10), 1209.
- Wheeler, E. y Baas, P. (1992).** Fossil wood of the Leguminosae: a case study in xylem evolution and ecological anatomy. En P. S. Herendeen & D. L. Dilcher (Eds.), *Advances in Legume Systematics 4* (pp. 281–301) Royal Botanic Gardens.
- Wojciechowski, M. F., Sanderson, M. J., Steele, K. P. y Liston, A. (2000).** Molecular phylogeny of the “Temperate Herbaceous Tribes” of Papilionoid legumes: a supertree approach. En P. S. Herendeen & A. Bruneau (Eds.), *Advances in Legume Systematics 9* (pp. 277–298). Royal Botanic Gardens.
- Yang, S. Z., Chen, P. H. y Lin, K. C. (2016).** Cambial variants of liana species (Fabaceae) in Taiwan. *Taiwania*, 61(3), 185–193.
- Zhu, Y., Song, D., Xu, P., Sun, J. y Li, L. (2018).** A HD-ZIP III gene, PtrHB4, is required for interfascicular cambium development in *Populus*. *Plant Biotechnology Journal*, 16(3), 808–817.
- Zózimo, E., Tamaio, N. y Vieira, R. C. (2011).** Development of intraxylary phloem in the stem of *Combretum rotundifolium* (Combretaceae). *IAWA Journal*, 32(1), 14–24.
- Zumaya-Mendoza, S., Aguilar-Rodríguez, S., Yáñez-Espinosa, L. y Terrazas, T. (2019).** Stem anatomy diversity in *Iresine* (Amaranthaceae s.l.): an ecological interpretation. *Revista Brasileira de Botânica*, 42(2), 329–344.

Apéndice 1. Ejemplares estudiados

Especies, datos de colecta, origen geográfico, hábitat, herbario o xiloteca en el que están depositados y número de identificación (los ejemplares depositados en CTES y MEXU, aún no cuentan con un número asignado). Los acrónimos corresponden a: US - National Herbarium, Smithsonian Institution; CTES - Herbario Carmen L. Cristóbal, Instituto de Botánica del Nordeste; MEXU - Herbario Nacional de México, Universidad Nacional Autónoma de México; TWTw xiloteca del Forestry and Forest Products Research Institute.

Especie	Colector y número	Coordenadas	Localidad	Habitat	Número de identificación
<i>Wisteria sinensis</i>	Pace 721	38° 49' 47.88" N 76° 52' 36.44" W	Condado Prince George, Maryland, Estados Unidos	Individuo trepando el tronco de un árbol, cerca de un arroyo en el borde de la carretera (orilla norte de Henson Creek del lado este de Forestville Rd, frente a la iglesia del Nuevo Testamento). También se observaron individuos en el lado oeste de la carretera cerca del estacionamiento de la iglesia.	US 3716090 MEXU -
	Nejapa 1	38.34° 54' 21.24" S 57° 57' 45.34" W	La Plata, Buenos Aires, Argentina	Plaza Olazábal, cruce de avenida 7 y 38. Otros 5 individuos de gran tamaño cercanos a este.	MEXU - CTES -

Especie	Colector y número	Coordenadas	Localidad	Habitat	Número de identificación
<i>Wisteria brachybotrys</i>	Noshiro B76	33° 44' 37.6" N 130° 49' 35.1" E	Kokura-minami ku, Kita-kyushu, Fukuoka, Japón	A lo largo del río Yama-no-kami; cerca hay una plantación de <i>Cryptomeria japonica</i> y un bosque de <i>Zelkova serrata</i>	TWTw 27768
	Noshiro A461	32° 46' 28.7" N 131° 41' 38" E	Saiki, Oita, Japón	Cerca del río Kirikomi creciendo junto con individuos de <i>Quercus glauca</i> , <i>Castanopsis cuspidata</i> y <i>Machilus thunbergii</i>	TWTw 27188
<i>Wisteria floribunda</i>	Noshiro 746	35° 45' 55" N 136° 38' 10" E	Valle Kawachi, Neo Mura, Motosu Gun, Gifu, Japón	Sin datos de hábitat	TWTw 13952
	Noshiro A763	40° 25' 4.6" N 140° 35' 23.6" E	Nagabashiri, Oodate, Akita, Japón	Río Shimo-nai-zawa creciendo junto con individuos de <i>Pterocarya rhoifolia</i> y <i>Salix dolichostyla</i>	TWTw 27446
	Noshiro E443	37° 19' 38" N 139° 30' 16" E	Fuzawa, Tadami machi, Minami-aizu gun, Fukushima, Japón	Río Tasawa cerca hay una plantación de <i>Cryptomeria japonica</i>	TWTw 28585

El material fijado de los tallos de *W. sinensis* (Pace 721 y Nejapa 1), el material deshidratado y rehidratado de *W. brachybotrys* y *W. floribunda* (ejemplares donados por TWTw) y las laminillas histológicas utilizadas para este trabajo se encuentran depositadas en la colección del Dr. Marcelo R. Pace en el Instituto de Biología, UNAM.

Apéndice 2. Glosario

Las definiciones de los conceptos que se enlistan a continuación, en su mayoría están basadas en el libro *Esau's Plant Anatomy* (Evert, 2006) y en las listas de características microscópicas de la madera y corteza de la IAWA (IAWA Committee, 1989; Angyalossy et al., 2016); excepto los conceptos donde se cite otra fuente después de la definición.

Cámbium vascular: meristemo secundario lateral que da origen a los tejidos vasculares secundarios en el tallo y la raíz; tiene una actividad bifacial produciendo xilema secundario al interior y floema secundario al exterior.

Cámbium sucesivo: formación adicional de un nuevo cámbium después de establecido el primero, formando una secuencia simétrica o asimétrica de incrementos vasculares por fuera del cámbium regular. Cada nueva formación sigue la polaridad de los tejidos vasculares del cilindro original: xilema secundario al interior y floema secundario al exterior (Angyalossy et al., 2015).

Corteza: todos los tejidos por fuera del cámbium vascular. Puede ser dividida como corteza interna y externa. La interna está compuesta por el floema secundario, mientras que la externa se refiere a la peridermis más interna y en el caso de formarse un ritidoma incluye los tejidos que quedan aislados dentro de este.

Córtex: tejido de origen primario ubicado entre el sistema vascular y el tejido dérmico en tallos y raíces. Compuesto generalmente por parénquima y colénquima; puede llegar a esclerificarse, presentar estructuras secretoras y células que contengan cristales.

Endodermis: capa de células más interna del córtex en tallos y raíces; su origen es de tejido fundamental. La células que la conforman presentan bandas de Casparian en las paredes anticlinales, puede llegar a tener paredes secundarias.

Fibras pericíclicas: localizadas en la periferia exterior del cilindro vascular, entre la capa más interna del córtex y por fuera del floema primario.

Felema o corcho: tejido de protección compuesto por células muertas con paredes suberizadas, forma parte de la peridermis y se desarrolla al exterior del felógeno. Las células del felema generalmente tienen un arreglo de hileras radiales y mueren al madurar.

Felodermis: tejido producido al interior del cámbium del corcho como parte de la peridermis del tallo y raíz. Las células que la conforman no están suberizadas.

Felógeno o cámbium del corcho: meristemo lateral secundario con actividad bifacial. Mediante divisiones periclinales forma el felema hacia el exterior y la felodermis hacia el interior.

Floema conductor: porción del floema secundario adyacente al cámbium, se caracteriza por tener tanto tubos cribosos/ células cribosas como células acompañantes/ células de Strasburger turgentes. Los elementos cribosos son funcionales y transportan fotosintatos.

Floema no conductor: porción del floema en donde los tubos cribosos/ células cribosas y las células acompañantes/ células de Strasburger han perdido su citoplasma, por lo que ya no tienen la capacidad de conducción. Puede haber dilatación de los tejidos, esclerificación y acumulación de metabolitos en el parénquima de este tejido.

Floema secundario: tejido derivado del cámbium vascular, compuesto por floema conductor y no conductor.

Periciclo: parte del tejido fundamental del estele localizado entre el floema y la endodermis, presente en tallos y raíces. El periciclo puede permanecer parenquimatoso o desarrollar un esclerénquima.

Peridermis: tejido de protección secundario que reemplaza la epidermis en tallos y raíces. Está conformada por el felema, felógeno y felodermis. Su origen puede ser a partir de la epidermis, el córtex, la endodermis, el periciclo, el floema no conductor o en la felodermis de la primer peridermis.

Ritidoma: tejido secundario compuesto por la peridermis más interna y los tejidos que quedan al interior de esta, por ejemplo, el floema no conductor y el córtex. Esto ocurre por la formación sucesiva de varias peridermis.

Traqueida: célula no perforada; puede presentarse en el xilema primario o secundario. Puede tener paredes engrosadas.

Variante cambial: forma alternativa del desarrollo del crecimiento secundario producido por la actividad diferencial de un solo cámbium o múltiples cámbiumes (Carlquist, 2001).

Vaso: serie de elementos de vaso en forma parecida a un tubo, son células con placas de perforación.

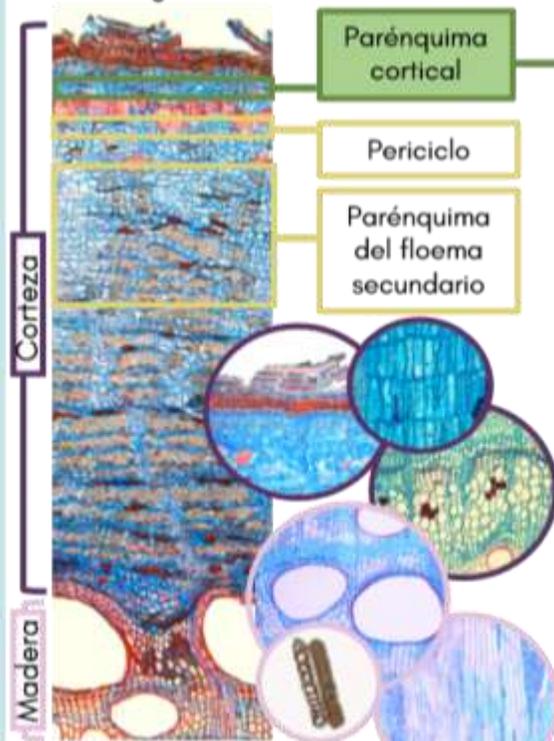
Xilema secundario: tejido derivado del cámbium vascular, tiene la función de soporte principalmente.

Apéndice 3. Infografía

Origen cortical de los cámbiumes sucesivos en tallos de *Wisteria* (Leguminosae), un género de lianas de zonas templadas

Wisteria se distribuye naturalmente en zonas templadas, debido a su valor ornamental ha sido introducida a varias partes del mundo. En *W. sinensis* se han propuesto distintos orígenes de los cámbiumes sucesivos. Mediante el estudio de la ontogenia de los tallos hago un análisis detallado de la estructura, desarrollo y características de los tejidos vasculares secundarios.

Posibles orígenes de los cámbiumes sucesivos



Highlights

Los cámbiumes sucesivos de *Wisteria* son de origen cortical, por fuera de las fibras pericíclicas.

Los cámbiumes sucesivos posiblemente son una sinapomorfía del género.

La madera presenta varias características del síndrome vascular lianescente.

Se provee una descripción completa de la corteza.

