



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

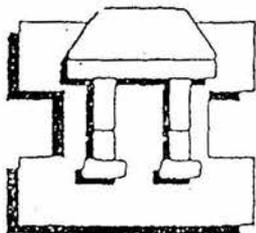
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES

CAMPUS IZTACALA

**PATRON DE COMPORTAMIENTO DEL DIÁMETRO  
DE VASOS EN *Cissus sicyoides* L.,  
A DIFERENTES EDADES**

BO 1410/98  
E.2

**T E S I S**  
PARA OBTENER EL TÍTULO DE:  
**B I Ó L O G A**  
P R E S E N T A:  
CLAUDIA MIRIAM ORTIS BONILLA



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO.

1998



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.

A MI MADRE:

Por el cariño, comprensión y confianza que depositó en mi.

*He buscado la manera de entregarte  
aún con creces lo que diste tú por mí,  
y no es tan fácil encontrar que regalarte  
sólo mi alma que cultivo para ti.*

A MI ABUELITA:

Por su cariño incondicional

*Ahora que ya tengo más conciencia  
quiero darte la alegría que maté  
cuando quise motivar la inteligencia  
y en el acto, de tu lado me aleje.*

## AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis M. en C. Calixto León Gómez por la elaboración de los dibujos que se incluyen en el trabajo y porque además del apoyo, paciencia y valiosa asesoría en la realización de este trabajo, también me brindo su confianza y amistad.

Al Instituto de Biología de la UNAM y al laboratorio de Anatomía de Maderas por permitirme realizar este trabajo dentro de sus instalaciones.

A las oficinas de campo del Ingenio el Potrero, en particular al Sr. Carlos Huerta Cruz, quien nos proporcionó los datos climáticos de la región.

A mis sinodales M. en C. Silvia Aguilar Rodríguez, Biol. Daniel Tejero Diez, Biol. Rogelio Fragozo Ramírez y M. en C. Carlos Rojas Zenteno, por sus revisiones y sugerencias, las cuales fueron muy importantes para concluir este trabajo.

A mis compañeras de laboratorio Susana López Huidobro, Guadalupe marmolejo Delgado, Ma. De Jesús Hernández del Angel y Marcela Villa Fernández por el apoyo que me brindaron y porque con su gran optimismo siempre me levantaron el ánimo en los momentos más difíciles de este trabajo.

A mi amiga Lucía Moreno Rosas, porque aún en la distancia, siempre me ha brindado su amistad y apoyo incondicional para alcanzar cada una de mis metas.

A mis compañeras de generación Arcelia Pliego Avendaño y Maribel Rodríguez Olvera, porque estuvieron conmigo durante la realización de este trabajo.

## RESUMEN

Se estudiaron 20 individuos de cuatro diferentes edades de la liana *Cissus sicyoides* proveniente del municipio de Atoyac, con el objetivo de describir el patrón de comportamiento del diámetro de vasos y la posible formación de anillos de crecimiento; así como el momento de actividad del cámbium. De esta forma se pretende contribuir al conocimiento de la dinámica de crecimiento de las lianas.

A partir de cortes microscópicos se hizo la medición del diámetro de vasos, de médula a corteza, por individuo y por edad. Para la actividad cambial, en cada individuo, se observó el número de células no diferenciadas de la zona cambial.

Los resultados mostraron que el diámetro tangencial de vasos tiene una distribución de frecuencias tri-modal, y un patrón de comportamiento irregular, con una tendencia a incrementar con respecto a la edad; lo mismo sucede con el número de vasos y diámetro del tallo. En la mayoría de los individuos se marcan dos incrementos, los cuales corresponden con las condiciones climáticas de la zona de colecta. Un incremento formado en la época de lluvias y el otro durante la sequía. En cuanto a la actividad cambial se encontraron 18 individuos activos, algunos con mayor número de capas cambiales; pero con la tendencia a incrementar con respecto al diámetro del tallo y a la edad.

## INDICE DE FIGURAS

	Pág.
Fig. 1. <i>Cissus sicyoides</i>	20
Fig. 2. Ilustración del tallo, inflorescencia, fruto y hábito de <i>C. sicyoides</i>	21
Fig. 3. Esquema del tallo de <i>C. sicyoides</i> en sección transversal.	23
Fig. 4. Localización del sitio de estudio.	27
Fig. 5. Condiciones climáticas del sitio de estudio.	28
Fig. 6. Lianograma que muestra la ubicación de las muestras.	31
Fig. 7. Distribución de las frecuencias del diámetro de vasos de individuos de diferentes edades.	33
Fig. 8. Ejemplo del patrón general de comportamiento del diámetro de vasos.	34
Fig. 9. Gráfica mostrando los promedios de diámetro del tallo, diámetro de vasos y número de vasos en diferentes edades.	36
Fig. 10. Sección transversal de tallos de individuos de 3 y 6 meses.	39
Fig. 11. Sección transversal de tallos de individuos de 9 y 12 meses.	40
Fig. 12a. Patrón de comportamiento del diámetro de vasos para individuos de 3 y 6 meses de edad.	44
Fig. 12b. Patrón de comportamiento del diámetro de vasos para individuos de 9 y 12 meses de edad.	45
Fig. 13. Número de capas de la zona cambial para cada individuo de las diferentes edades.	46

Fig. 14. Sección transversal de la zona cambial en individuos de 3 y 6 meses.	48
Fig. 15. Sección transversal de la zona cambial en individuos de 6 y 9 meses.	49
Fig. 16. Gráfica que relaciona la actividad cambial, diámetro del tallo y edad.	59

#### INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Diámetro de los tallos y periodo de crecimiento.	37
Tabla 2. Diámetro tangencial promedio de vasos	41
Tabla 3. Número de vasos por fila radial para cada individuo.	42
Tabla 4. Coeficientes de correlación entre diámetro de vasos y diámetro del tallo.	43
Tabla 5. Número de capas de la zona cambial en cada individuo.	47

## I. INTRODUCCION

Entre los recursos maderables se reconoce ampliamente el enorme potencial de las selvas húmedas, por la gran cantidad de especies que producen madera de calidad para fabricar muebles, pisos y durmientes por citar algunos ejemplos (Détienne, 1989).

Para un mejor aprovechamiento de este tipo de recursos, ha sido necesario realizar estudios de anatomía vegetal, los cuales permiten conocer las características anatómicas de las especies para, de esta manera darles un uso más adecuado (Détienne, 1989; Kort, Loefen y Baas, 1991). Sin embargo, los estudios anatómicos han revelado que las características estructurales de la madera y sus propiedades físico-mecánicas intrínsecas varían con la edad, por tal motivo es necesario iniciar por comprender la periodicidad en la formación leñosa.

En algunas plantas la actividad cambial es controlada genéticamente, pero en muchas otras coincide con la estacionalidad climática (Liphzchitz y Lev-Yadun, 1986; Rogers, 1981). Tal es el caso que en las zonas tropicales, la estacionalidad es poco marcada y representa el principal problema para determinar la edad de los árboles, ya que se sabe que en los árboles tropicales el crecimiento primario es irregular, o con un ritmo de crecimiento continuo (Hallé, Oldelman y Tomlinson, 1978); sin embargo, en algunas zonas es suficiente la estacionalidad en la precipitación para que se definan anillos de crecimiento (Jacoby, 1989). El establecer la edad de un árbol tropical tiene cierta inexactitud, debido a una ligera sobreestimación causada por la presencia de falsos anillos, sin embargo, existen varios

métodos propuestos con la finalidad de aclarar tal situación. Mariaux (1980) los clasifica en: métodos convencionales y métodos alternos. Los primeros consisten en medidas periódicas e identificación de anillos de crecimiento; estos métodos no fueron muy convincentes, pero estimularon las investigaciones al respecto. Los segundos, están basados en marcadores puestos en la madera.

Coster (1927, 1928), propone que las zonas de crecimiento de las especies tropicales pueden ser identificadas por diferentes características anatómicas, como son:

- 1) Reducción en el diámetro radial de las últimas fibras formadas.
- 2) Una banda de parénquima estrecha rodeando completamente al tronco.
- 3) Una banda angosta de fibras en su mayoría sin vasos o parénquima, que generalmente representa la primera madera formada.
- 4) Una periodicidad en el ancho de las bandas alternantes de fibras y parénquima.
- 5) Periodicidad en el diámetro de los vasos y en la distribución. Frecuentemente muchos vasos grandes aparecen en la madera temprana, pero con relativa frecuencia los vasos en el centro del anillo de crecimiento son los más grandes.

Hasta el momento, gran parte de los estudios anatómicos realizados en maderas tropicales sólo están referidos a especies arbóreas y hay muy poca información sobre otros componentes de la selva tropical, como es el caso de los bejucos o lianas.

Las lianas son plantas leñosas que inician su vida como plántulas terrestres, capaces de crecer en el bosque maduro (Putz, 1987). Estas

plantas difieren de los árboles principalmente en alometría y en anatomía. Mientras que los tallos de los árboles se engruesan para soportar el crecimiento de la copa, el tallo de las lianas depende de otras plantas para el soporte mecánico y consecuentemente permanece delgado y con crecimiento relativamente lento (Putz, 1984, 1987).

El xilema de muchas especies de lianas está caracterizado por la presencia de largos vasos de diámetro muy grande y por variantes cambiales con el floema incluido, cámbium vascular múltiple y bandas masivas de parénquima (Carlquist, 1988). La estructura anatómica del tallo de las lianas está asociada a una gran flexibilidad de la madera. Cuando el tallo sufre algún daño mecánico, inmediatamente el cámbium promueve la formación de un callo (Fisher y Ewers, 1995).

Considerando que las lianas son trepadoras o trepadoras con zarcillos y que tienen actividad competitiva que les da cierta habilidad para invadir espacios; es común encontrarlas en hábitats sucesionales y en los grandes claros de los bosques, en los que se ven favorecidas por las pequeñas plantas en las que pueden trepar (Garthner, 1991).

## II. ANTECEDENTES

### A. Variabilidad de las estructuras celulares:

Los estudios de variabilidad en la estructura de la madera se iniciaron por Sanio (1872), con su trabajo acerca de la variación para la longitud de traqueidas en *Pinus sylvestris* L., analizando muestras de varias partes del tallo y ramas. Sus conclusiones han formado las bases para muchos estudios posteriores. En 1919 Bailey y Tupper publicaron un análisis de la variación del tamaño de células traqueales del xilema en Criptógamas, Gimnospermas y Angiospermas, y en 1920, Bailey reportó la variación del tamaño en células iniciales y derivadas en Gimnospermas y Angiospermas.

En la década de los 30's, los estudios al respecto incrementaron. Frost (1930) reportó un estudio sobre la especialización del xilema en dicotiledóneas con referencia al origen de los vasos. Chalk y Chattaway (1935) realizaron mediciones en la longitud de los elementos de vaso e investigaron los factores que afectan su variación dimensional. En 1936, Shimakura evaluó la altura y el número de rayos en algunas maderas de coníferas y Chattaway (1936) estudió la relación entre la longitud de fibras y las iniciales cambiales, encontrando que la longitud de fibras puede ser varias veces mayor que la longitud promedio de la inicial cambial.

A partir de 1950 se realizaron varios trabajos tratando el tema de variación estructural en la madera. Entre los más importantes están los de: Amos, Bisset y Dadswell (1950), relacionando la estructura y crecimiento de la madera en *Eucalyptus gigantea* L.A.S. Johnson y

Blaxell; en el mismo año Hook, Bisset y Dadswell estudiaron la variación de la longitud celular en anillos de crecimiento de Gimnospermas y Angiospermas. Encontraron que la longitud de las fibras incrementa hasta un máximo al final de la madera tardía y la mínima longitud se presenta después del inicio de la madera temprana. En 1954, Spurr y Hyvärinen trabajaron con la longitud de fibras, pero relacionándolas con su posición en el árbol y el crecimiento; ellos concluyeron que las fibras son cortas cuando el árbol está creciendo, pero que se alargan rápidamente hasta alcanzar la madurez. Cuatro años después Dadswell (1958) reportó un estudio similar, en el que analizó la variación estructural de la madera durante el crecimiento del árbol.

Macdonald (1960), realizó estudios comparativos de la madera de tallos y raíces en Angiospermas. Phillipson y Butterfield (1967), propusieron una teoría en la que explican que la tasa de incremento de la circunferencia del cámbium por unidad de incremento en radio es más alta en tallos delgados que en los gruesos. Este fenómeno lo asocian con el incremento en longitud de los elementos cercanos a la médula. Fayle (1973) investigó los patrones de incremento anual del xilema y Outer y Veenendaal (1976) estudiaron la variación anatómica de la madera en especies tropicales.

En 1982, Zimmerman y Potter analizaron la distribución de la longitud de vasos en ramas, tallos y raíces de *Acer rubrum* L. encontrando que la longitud se incrementa desde las ramas jóvenes hacia las maduras. Iqbal y Ghouse (1983), encontraron resultados similares en la longitud de fibras y elementos de vaso, tanto del floema como del xilema.

## B. Anillos de crecimiento:

Desde hace mucho tiempo al hacer observaciones en la forma de crecimiento de los árboles, se intentó definir los anillos de crecimiento; tal es el caso que se tiene evidencia desde Theophrastus (siglo III a. C.) quién expone que la corteza y madera del abeto plateado estaba formado por capas, que él asociaba con las "capas de una cebolla". A estas capas de crecimiento Leonardo da Vinci (1500) las llamó "círculos" o "anillos"; esto fue corroborado por Montaren (1581). Más tarde, Grew (1675) los llamo "anillos" o "crecimiento anual de la madera" y Fleming (1719) "crecimiento anual" o "círculos". Por algún tiempo Schober (1753) aplicó los términos "madera anillada" o simplemente "capas", y fue a partir de este momento cuando se pudo lograr una explicación más precisa acerca de la edad de los árboles. Sin embargo, en 1970 Hill en un estudio menciona que los anillos de crecimiento no eran precisamente anuales, sino que en ocasiones se llegaban a formar dos durante el año, utilizó los términos "círculos estacionales" o "capas circulares". Rose (1775) utilizó los términos "círculos concéntricos" y "anillos" pero Borkhause (1800), los denominó "anillos anuales" o simplemente "anuales" (En Studhalter, 1963).

Después de los trabajos reportados durante aquél tiempo, ya no se tuvo evidencia de que se continuaran realizando otros más. Fue hasta el presente siglo cuando Coster (1927, 1928) se interesó por el estudio de los anillos de crecimiento y a partir de sus observaciones, se ha continuado en ésta línea de investigación. Él demostró la variación estructural de la madera y correlacionó la presencia de anillos de crecimiento con la periodicidad de extensión de retoños;

sugiriendo que las especies caducifolias son las que presentan anillos de crecimiento con más frecuencia.

Otros estudios se enfocaron a la distribución de los anillos de crecimiento en la madera de tallos. Manicre (1958, citado en Alvin, 1964) indicó que de 60 especies del bosque tropical del Amazonas Brasileño, 21 (35%) muestran claros anillos de crecimiento bien marcados, 13 (22%) los muestran anillos pobremente definidos y 26 (43%) no los presentan. Chowdhury (1964) encontró que la cuarta parte de los árboles de la India presentan anillos de crecimiento.

En los climas subtropicales, sin embargo, el rango de posibilidades tiende a ser considerable. Tomlinson y Graighed (1972) estudiaron especies arbóreas del sur de Florida, encontrando que pocas de las especies de origen tropical mostraban anillos de crecimiento, mientras que las especies templadas tuvieron anillos muy marcados.

En trabajos más recientes, además de estudiar la presencia de anillos de crecimiento, varios de los autores le dieron un enfoque más profundo, inclinándose hacia el tamaño de los vasos. Zimmermann y Potter (1982) concluyen, en su trabajo realizado con *Acer rubrum* L., que el diámetro y longitud de vasos tiende a incrementarse de las ramas chicas a las grandes, siendo los vasos de la madera tardía más angostos y cortos que los de la madera temprana.

Para 1983, Aloni y Zimmermann proponen una hipótesis en la que atribuyen que el incremento en el tamaño de vasos y el decremento en la densidad de los mismos va de acuerdo a la concentración de auxinas. Esta hipótesis fue corroborada con un experimento en el que se utilizaron plántulas de *Phaseolus vulgaris* L.

En los siguientes años, se realizaron varios estudios al respecto. En un estudio de anatomía de la madera de cinco especies de porosidad anillada se encontraron dos comportamientos distintos en la frecuencia de vasos (Woodcock, 1989b). Woodcock (1989a), Jacoby (1989) y Détienne (1989), en sus respectivos trabajos concluyen que los caracteres anatómicos de la madera, como es el tamaño de vasos, varían de acuerdo a las fluctuaciones ambientales.

Los anillos de crecimiento han sido considerados como un criterio significativo para evaluar la calidad y valor comercial de la madera, por tal motivo estos estudios son de gran importancia. Helińska-Raczkowska y Fabisiak (1991), encontraron que existe una correlación negativa entre el tamaño de los elementos axiales y la anchura de los anillos, además observaron que los elementos anatómicos maduros son más largos en la madera juvenil, con respecto a la madura. Kort *et al.* (1991), observaron una correlación positiva entre densidad, porcentaje de células de pared gruesa y porcentaje de madera tardía; pero cierta variabilidad al comparar estos valores entre árboles.

En ocasiones los agregados de vasos angostos se encuentran en la madera tardía, mientras que en la temprana están presentes vasos más grandes y separados unos de otros (Woodcock, 1994).

En un estudio realizado por Sass y Eckstein (1995) se tuvo evidencia de que la precipitación tiene efectos más importantes en el diámetro y longitud de vasos que la temperatura; aunque los patrones generales de vasos grandes y de vasos pequeños, así como el tipo de agrupamiento de los mismos, es específico para cada especie. Tanto el agua como auxinas, fitohormonas, sustancias osmóticas y otros

asimilados, afectan directamente la velocidad de división cambial o bien el alargamiento y diferenciación de vasos. Con el objetivo de determinar las relaciones entre la disponibilidad de agua, crecimiento de plantas y características de vasos, February *et al.* (1995), observaron que el diámetro y la longitud de los elementos de vasos tienen un incremento significativo con respecto a la cantidad de agua.

### C. Actividad cambial:

Los estudios sobre actividad cambial en árboles tropicales han sido escasos. Richards (1914) cita tres artículos al respecto: Simon (1914) y Coster (1927, 1928); en dichos estudios se encontró que la actividad cambial presenta cierta periodicidad. En épocas más recientes, sigue siendo escasa la información que se tiene con respecto al tema (Alvim, 1964; Amobi, 1973, 1974; Lawton y Lawton, 1971; Hummel, 1946). Fue hasta 1973, que Amobi establece un criterio anatómico de reorganización en las fluctuaciones de la actividad cambial; él registra un periodo de inactividad cambial en *Bombax buonopozense* H.B.K. pero dos años antes Lawton y Lawton (1971) incluyen el árbol en un grupo de especies que presentan el floema activo, sin embargo fueron incapaces de afirmar que el cámbium esté activo continuamente.

Otros estudios sobre actividad cambial han dado como resultado la presencia de anillos crecimiento discretos en la madera tardía de los árboles tropicales. Hallé y Martin (1968) establecen que existe una correlación directa entre la periodicidad de crecimiento y el número de anillos. Tomlinson y Graighead (1972) evidenciaron la existencia de anillos de crecimiento en árboles del sur de florida.

Gill (1971b) observó que en *Avicennia germinans* (L.) Stearn, la anatomía del tallo es inusual a la alternancia de anillos del xilema secundario y a la producción del tejido del floema, ya que se dá por cambios sucesivos. El número de anillos en climas no estacionales está directamente en función al diámetro de tallos. Además Gill sugiere que el desarrollo de anillos está controlado endógenamente.

Paliwal y Prasad (1970), encontraron en *Dalbergia sissoo* Roxb. cambios marcados en la actividad del cámbium, y en la formación de anillos de crecimiento. Ellos sugieren que las condiciones de día-largo, temperatura elevada, poca lluvia y humedad relativa baja son favorables para el inicio de la actividad cambial. Avila *et al.* (1975) en un trabajo realizado con *Acacia caven* Speg. Burkart y *Proustia cuneifolia* (Phil.) Fabris dan como resultado que estas especies, a pesar de que crecen en el mismo lugar, exhiben diferentes patrones de actividad cambial y que por lo tanto, la actividad del cámbium esta controlada también por las condiciones ambientales.

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

Lipshitz y Lev-Yadum (1986), estudiaron la actividad cambial en árboles que crecen alrededor del Mediterráneo, encontrando diferentes patrones entre las especies de origen templado adaptadas al mediterráneo y las de origen mediterráneo; las primeras parecen estar

controladas endógenamente por su origen templado y las segundas por las condiciones climáticas de la zona.

En un bosque tropical húmedo de Costa Rica, Breitprecher y Bethel (1990), investigaron la periodicidad de crecimiento del tallo en especies arbóreas de dos sitios con diferente drenaje. Cinco de ocho especies del sitio drenado mostraron estacionalidad (por lo regular anual) y los árboles del pantano fueron de crecimiento intermitente, a excepción de dos árboles de *Pentacletha* que tuvieron periodicidad anual.

En *Ficus religiosa* L. se observó que la actividad cambial tiene cierta estacionalidad ya que el tamaño de las células y la proporción relativa de fusiformes y de rayos iniciales varía de acuerdo con la estación (Siddiqui, 1991).

#### D. Lianas:

Las investigaciones sobre lianas son muy escasas no solo en México, sino en todo el mundo en general; dentro de los pocos estudios que se tienen se observa una clara tendencia a la ecología, dejando en un segundo término los aspectos anatómicos. Lutz (1943), menciona que algunas especies de plantas trepadoras como *Celastrus scandens* L. y *Vitis sp.* estrangulan al árbol sobre el cual se desarrollan, impidiendo el paso de nutrientes orgánicos a través del tallo o raíz del árbol. Menega en cuatro trabajos reportados en diferentes años (1968, 1969, 1972), describe anatómicamente las características de varios géneros y familias; incluyendo aspectos como el arreglo de vasos, tamaño de radios y presencia de cristales. Carlquist (1975), hace una recopilación

de las características anatómicas de la madera de enredaderas y lianas, midiendo entre otras cosas el diámetro de vasos, longitud y número de vasos por  $\text{mm}^2$ . Los trabajos de Putz (1983, 1984) sobre aspectos fenológicos, indican la importancia de las lianas como componentes de las selvas, se menciona que contribuyen con aproximadamente 4.5% a la biomasa de la misma. Ter-Welle (1985), analiza las características microscópicas de la madera de lianas, relacionando el porcentaje y tamaño de vasos con la eficacia del xilema para transportar el agua.

Dada la importancia que estas formas de vida representan, en México es necesario realizar estudios que contribuyan al mejor conocimiento de las mismas, ya que en la actualidad, a pesar de que se a tratado de dar un impulso a este campo de estudio, aun son muy escasos los trabajos al respecto. Peñalosa (1982) realizó un trabajo en la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" sobre la especialización morfológica que tienen algunas lianas para adherirse exitosamente a los árboles. Otros trabajos sobre lianas han sido realizados en la misma zona de estudio, tal es el caso de Ibarra-Manriquez, Sánchez-Garfías y González-García (1991), quienes realizaron un estudio fenológico de 91 lianas, enfatizando el tipo de dispersión y comparándolas con especies arbóreas; en el mismo año también publicaron un manual para la identificación por semillas de las mismas.

Con respecto a aspectos anatómicos, solamente se cuenta con tres estudios, éstos realizados en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas": Castelán (1992) estudió la anatomía de corteza y madera de *Salacia megistophylla* Standley en función de la altura; en 1997, León-Gómez determinó la arquitectura hidráulica de 4 Vitaceas (*Cissus*

*microcarpa* Vahl, *C. sicyoides* L, *C. gossypiifolia* Standley y *Vitis tiliifolia* Kunth en H. B. K.); por último Angeles y León-Gómez (1997) reportaron la anatomía de la corteza de las mismas 4 especies de Vitaceas.

En la Estación de Biología de Chamela Jalisco, Gartner *et al.* Estudiaron las propiedades hidráulicas de tallos de bejucos y árboles de la selva baja caducifolia.

En general los estudios acerca de lianas son Insuficientes y aún se desconocen muchos aspectos. En particular los estudios anatómicos que comprendan la dinámica de la actividad cambial y el crecimiento de vasos son muy pocos e incluso inexistentes.

### III. OBJETIVOS

Debido a la escasa información existente sobre la biología de las lianas y considerando la importancia que tienen como componentes característicos de las zonas tropicales, surge el interés por estudiarlas desde un punto de vista anatómico, con la intención de contribuir al conocimiento de las mismas, para lo cual se formularon los siguientes objetivos:

1. -Describir el patrón de comportamiento del diámetro tangencial de vasos en tallos de cuatro diferentes edades de *Cissus sicyoides*.
2. -A partir del patrón de comportamiento, inferir la presencia de anillos de crecimiento y evaluar el momento de actividad del cámbium.
3. -Comparar la dinámica de la actividad cambial en las diferentes edades y diámetros del tallo.

#### IV. DESCRIPCION DE LA ESPECIE

##### A. Descripción morfológica:

*Cissus sicyoides* L. Syst. Nat. ed. 10. 2: 897. 1759.

*Cissus elliptica* Schlecht. & Cham. Linnaea 5: 440. 1830.

*C. sicyoides* pertenece a la familia Vitaceae, la cual está integrada por 11 géneros representados por alrededor de 600 especies (Croat, 1978; Wheeler y La Pasha, 1994; Rzedowski, 1985) (Fig. 1).

Es una liana leñosa, flexible, rastrera, sarmentosa o trepadora; puede alcanzar hasta 30 m de longitud y de 4 a 6 cm de diámetro en la base del tallo. El tallo es ovalado en sección transversal y muy flexible, con nudos bien marcados y entrenudos de 10 a 20 cm de longitud. La corteza es lisa y escamosa, con escamas de tipo papiráceo y gruesas; de color verde grisáceo; con notables lenticelas axiales concurrentes en la región de mayor crecimiento que originan el proceso de descamación (Fig. 2).

Los tallos jóvenes de *C. sicyoides* comienzan de color violáceo oscuro y de forma circular en la sección transversal; un poco más tarde se hacen elipsoides y de color verde. Estos tallos son los correspondientes a ramillas de menos de 1 cm de diámetro, cuya coloración externa o cortical difiere notablemente del tallo maduro. En este último, la corteza ya se encuentra bien definida, siendo más gruesa, más oscura y escamosa.

Sus hojas son alternas, con estípulas caedizas, peciolo evidente, relativamente grueso, láminas simples, ovadas, a veces asimétricas, de 3 a 16 cm de largo por 2 a 12 cm de ancho, ápice obtuso acuminado,

borde aserrado, base por lo común cordada, casi glabra o con frecuencia pubescente, especialmente en las venas, sobre todo en el envés, con cierta tendencia a doblarse longitudinalmente sobre sí mismas; por lo común densas.

Las flores suelen ser pequeñas, verdosas o amarillentas, se encuentran dispuestas en inflorescencias cimoso-corimbosas, con frecuencia opuestas a las hojas y por lo general hermafroditas. El cáliz es de una pieza, con 4 lóbulos levemente picudos; 4 pétalos libres, de 2 a 3 mm de largo; el ovario es bilocular, con 2 óvulos en cada lóculo, estilo subulado; fruto en baya, globoso-ovoide, de 6 a 8 mm de largo que adquiere un color negro en la madurez y contiene de 1 a 4 semillas (Rzedowski, 1985).

Standley (1920-1926) menciona los nombres más usados en México y centro y sur de América: "Hierba del buey" (Tamaulipas); "tripa de zopilote" (Sinaloa); "bejuco loco" (Tabasco); "tabkanil" (Yucatán, Maya); "uva silvestre" (Hidalgo, Veracruz); "tripas de Judas" (Valle de México, Oaxaca, Morelos, Puebla); "tripas de borrego" (Jalisco); "tripa del toro" (Estado de México); "Tumbavaqueros", "Molonqui", "temecatli" (Valle de México); "tripa de vaca" (Guanajuato, Querétaro, Michoacán); "cola de borrego" (Morelos); "cola del diablo" (Hidalgo); "bejuco iasú" (Costa Rica); "bejuco comemano" (Guatemala, Honduras); "bejuco castro" "bejuco chirriador" (Colombia); "uvilla" (Nicaragua); "ubí" (Cuba); "bejuco de caro" (Puerto Rico, Santo Domingo).

*C. sicyoides* tiene una amplia distribución en todo el continente Americano. En México se tienen registros para los siguientes estados: Quintana Roo, Yucatán, Campeche, Guerrero, Puebla, Veracruz, Oaxaca,



Fig. 1. *Cissus sicyoides* L.

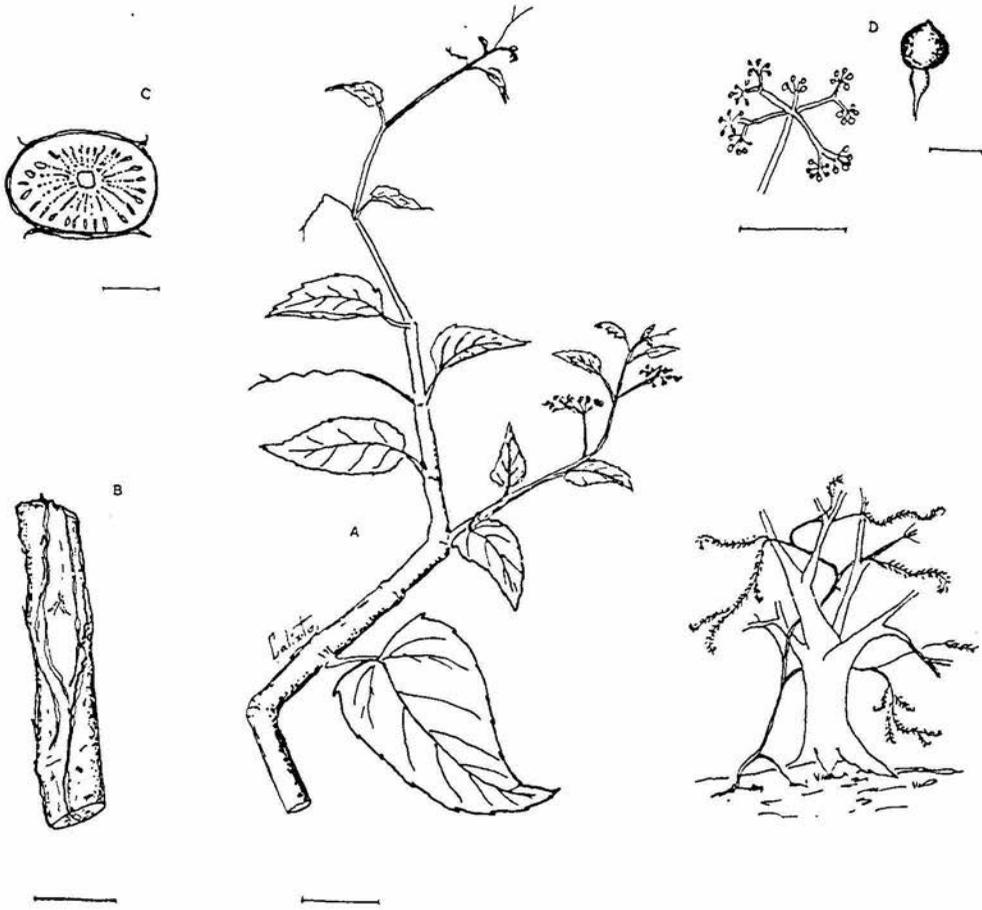


Fig. 2. *Cissis sicyoides*. A: morfología de la planta, B: tallo que muestra su forma y la corteza escamosa, C: sección transversal del tallo, D: detalle de la inflorescencia y fruto E: hábito lianole.

Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Hidalgo, Querétaro, Michoacán, Guanajuato, Zacatecas, San Luis Potosí, Jalisco, Nayarit, Colima, Sinaloa, Tamaulipas y Sonora (Información obtenida del Herbario MEXU del IBUNAM).

#### B. Descripción anatómica del xilema secundario:

A simple vista y en sección transversal se observan diferentes áreas de crecimiento de los tejidos vasculares. A este fenómeno se le conoce como "zonación", donde son notables cuatro sectores: dos correspondientes a áreas mayores y dos áreas menores intercaladas entre las mayores (D'Ambroggio de Argüeso, 1982, León Gómez, 1997) (Fig. 3).

La diferencia principal entre estas dos áreas se establece por el número y diámetro de los vasos del xilema secundario. El xilema mayor (X.M.) se localiza en los extremos de la forma elipsoide y presenta un crecimiento mayor comparado con el xilema menor (X.m.); el número y diámetro de los vasos también es alto en el xilema mayor. En el X.m. los vasos son muy escasos y de diámetro pequeño, por lo que su crecimiento se ve restringido.

Exceptuando lo anterior, las demás características microscópicas del xilema secundario entre ambas áreas no presentan gran diferencia, por lo que la descripción anatómica dada a continuación, corresponde al xilema mayor.

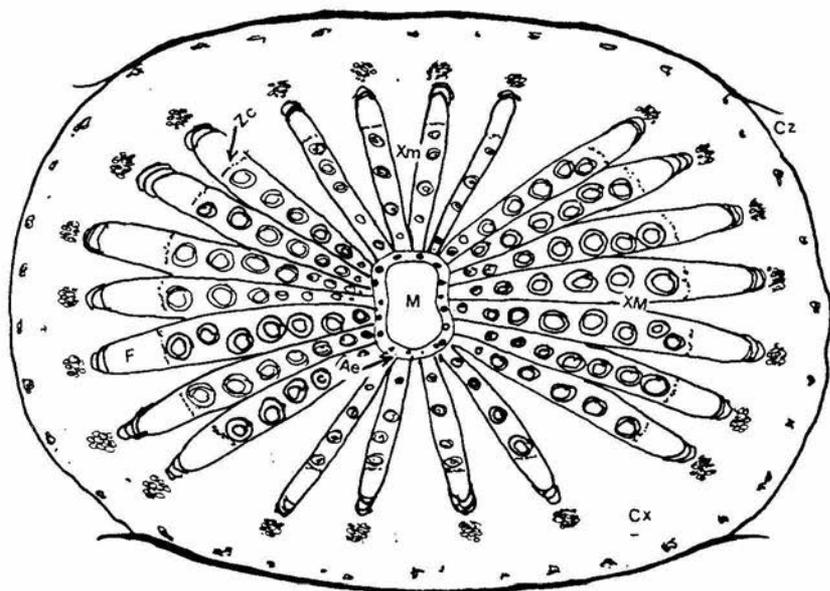


Fig. 3. Esquema de *Cissus sicyoides* en sección transversal. Se ilustran las áreas del xilema secundario (XM): xilema mayor, (Xm): xilema menor. F: floema, M: médula, Ae: anillo esclerenquimático, Zc: zona cambial, Cx: córtex, Cz: corteza.

### C. Características anatómicas microscópicas:

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

Los elementos de vaso son moderadamente cortos, con longitud promedio de 270  $\mu\text{m}$  (125 a 347  $\mu\text{m}$ ) para los anchos y 313  $\mu\text{m}$  (270 a 385  $\mu\text{m}$ ) para los angostos; con placas de perforación simple y una inclinación de 45° a 60° en los angostos y de casi transversal a 10° en los anchos; punteaduras intervasculares pequeñas y alternas de 9 a 21  $\mu\text{m}$  y las de vaso a radio alternas y alargadas de 12 a 24  $\mu\text{m}$  de largo. Muchos vasos contienen abundantes tálides.

**Parénquima axial apotraqueal y paratraqueal:** El apotraqueal es abundante, con 4 células por segmento que se subdividen hasta 8 a 10 células y se ensanchan radialmente hacia la médula, hasta formar verdadero parénquima lagunar, quedando sólo una o dos capas concéntricas de células típicas rodeando los haces de fibras perivasculares; el paratraqueal en una capa vasicéntrica con 6 a 10

células por segmento y de 48 a 67 x 385 a 616  $\mu\text{m}$ ; El agrandamiento radial de las células parenquimáticas es mucho mayor en el área de xilema menor, lo cual conlleva a lograr un incremento radial para dar origen a un tallo más circular en contorno. Entre el parénquima axial típico y las fibras perivasculares se localiza una banda de células cristalíferas de 424 a 655  $\mu\text{m}$  de largo y hasta con 34 cristales poliédricos en cámara.

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

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

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

## V. SITIO DE ESTUDIO

Los tallos de la liana *Cissus sicyoides* que fueron utilizados para el estudio se colectaron en el poblado Gral. M. Alemán, Municipio de Atoyac, lugar localizado en la parte central del estado de Veracruz, a 21 km al SE de la ciudad de Córdoba; entre los 18° 53' de latitud norte y 96° 48' de longitud oeste, y a una altitud de 503 m s.n.m.m. (Fig. 4).

La región presenta un clima Aw'(e), caliente sub-húmedo con lluvias en verano. La precipitación promedio anual es de 1673 mm. Existe un periodo de mayor precipitación en verano y otro donde las precipitaciones son muy bajas (otoño-invierno). La temperatura promedio anual es de 25°C, con temperaturas máximas de 30°C y mínimas de 18°C (Fig. 5). La humedad relativa ambiental es de un promedio de 74%.

El suelo es de textura arcillosa y pobre en materia orgánica, con abundantes rocas basálticas, calizas y andesitas; el terreno es ondulado con drenaje natural, poco permeable (García, 1981; actualizado con datos de la estación climática del Ingenio El Potrero S.A.).

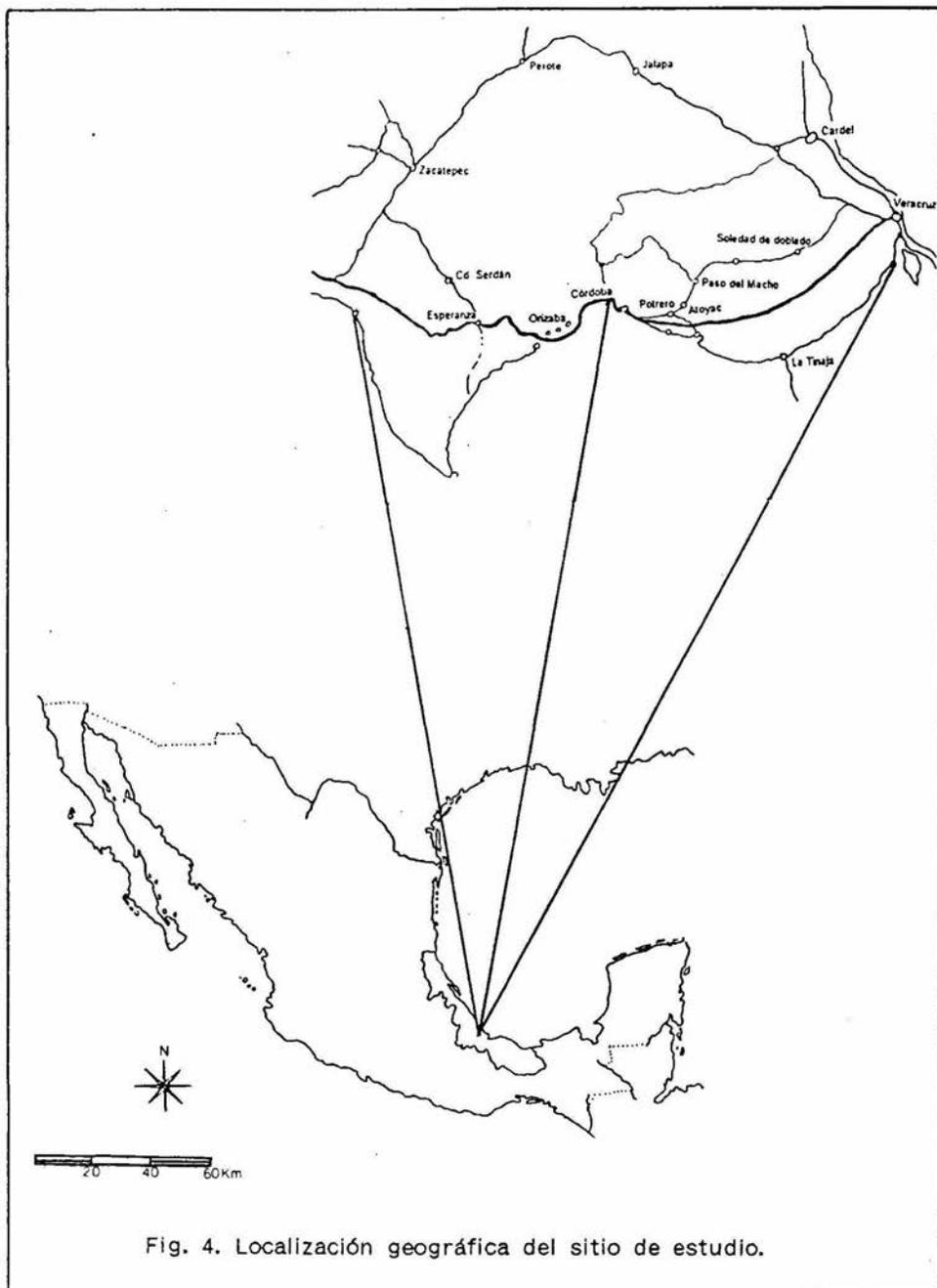


Fig. 4. Localización geográfica del sitio de estudio.

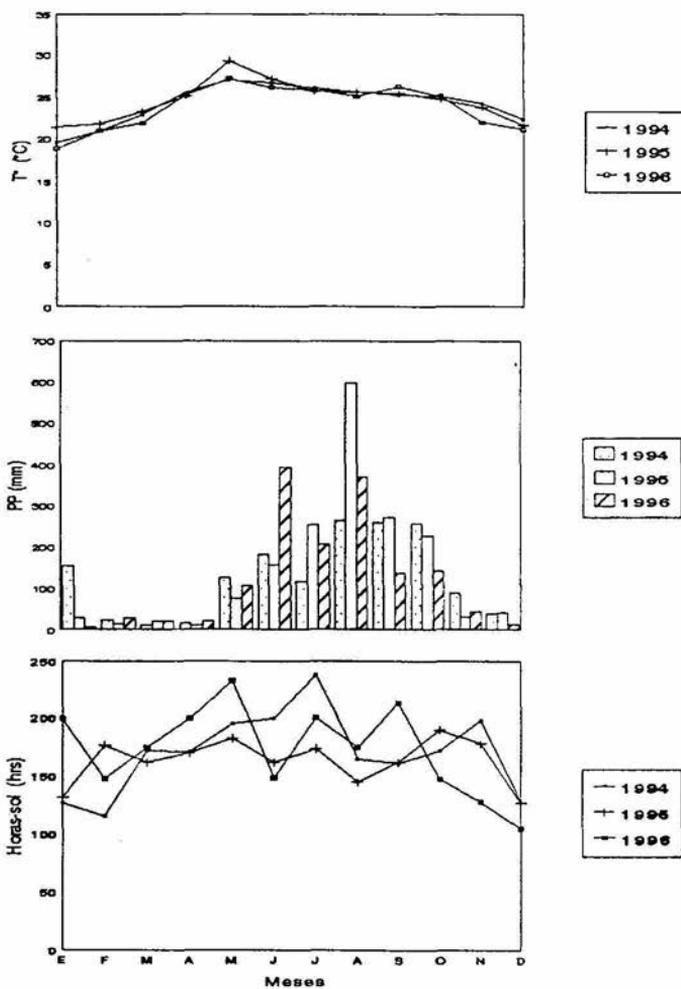


Fig. 5. Condiciones de temperatura, precipitación y horas-sol en la zona de estudio.

## VI. MATERIAL Y METODO

Durante el periodo 1996-1997 se dio seguimiento a un tallo de *Cissus sicyoides* con la finalidad de coleccionar 20 ramas de diferente edad conocida: 3, 6, 9 y 12 meses, mismas que representan un individuo. De acuerdo a Wilson (1985), las ramitas que se originan de una rama del eje principal, pueden ser consideradas como individuos, por la forma en que se distribuyen en la rama principal (Fig. 6).

Teniendo como objetivo medir el diámetro tangencial de vasos del xilema secundario en tallos de distintas edades, se tomaron discos de aproximadamente 1 cm de grosor en la base de cada rama de edad conocida. Estos bloques se fijaron en alcohol al 70% durante 24 hr (máximo un mes) antes de ser procesados. Después de lavarlos con agua se pasaron por soluciones de PEG (Polietilen-glicol) al 10 y 100% durante 24 horas en cada uno. Una vez impregnados totalmente con PEG, se continuó con la inclusión de los bloques en PEG sólido, para lo cual se colocaron en moldes de 2 X 2 cm, tratando de darles una orientación transversal.

Para la elaboración de laminillas fijas se realizaron cortes transversales de 25-30  $\mu\text{m}$  de grosor, en un micrótopo de deslizamiento (Reichert-Jung) y se hicieron 3 laminillas fijas de cada muestra para las respectivas mediciones microscópicas. Cada uno de los cortes se fijó a un portaobjetos con hilo de algodón para después eliminar el PEG con agua y prepararlos para la tinción.

Se utilizó la técnica de tinción diferencial de safranina-azul de anilina, para la coloración de los cortes (Johansen, 1940). Esta técnica

consistió en sumergir los cortes previamente humedecidos en una solución de safranina al 1% durante 30 min., después de lo cual fueron lavados en agua y deshidratados con alcoholes graduales de 50°, 70°, 80°, 96° y 100°, 3 min. en cada uno. Posteriormente se les agregaron unas gotas de azul de anilina y se dejaron secar hasta los 15 min. Hecho lo anterior se eliminó el exceso de colorante con alcohol al 100° y finalmente fueron aclarados con xilol y montados en resina sintética.

Para las mediciones se consideraron solamente dos filas radiales principales de cada área del xilema mayor. Apoyando esto estadísticamente realizando pruebas de "t" pareadas. Se midieron los diámetros tangenciales de los vasos, con sus respectivas distancias a partir de la médula.

La actividad cambial se determinó histológicamente contando el número de células no diferenciadas producidas en ambos lados de la célula inicial cambial, en tres haces del xilema mayor.

Para relacionar el diámetro tangencial de los vasos con el diámetro del tallo, se calculó el coeficiente de correlación.

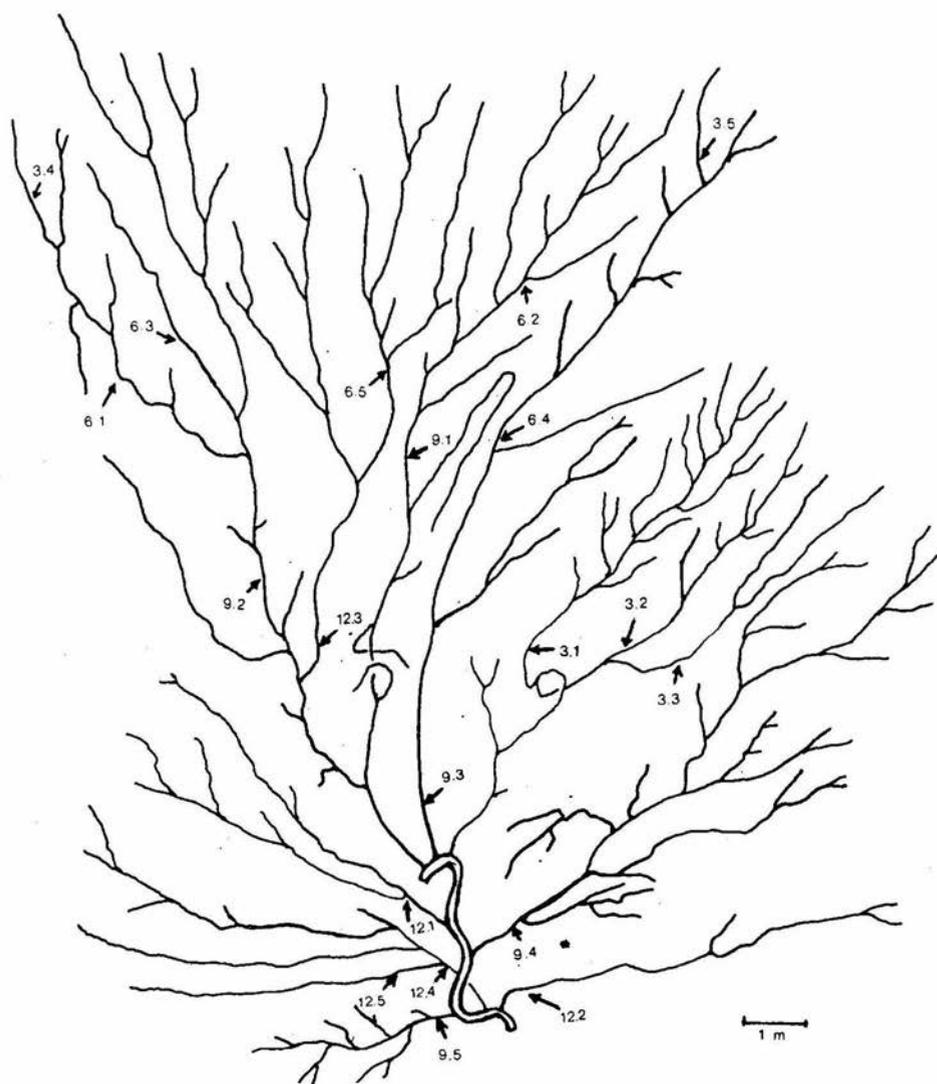


Fig. 6. Llanograma de *Cissus sicyoides* mostrando las ramas que fueron consideradas como individuos y el lugar donde se tomaron los segmentos de tallo en los cuales se realizaron las mediciones.

## VII. RESULTADOS

De un total de 20 individuos, el análisis se efectuó para cada una de las edades y posteriormente, en forma conjunta. Cabe mencionar que cada muestra representa un individuo y como tal, se encontró que en la mayoría de los casos el patrón de comportamiento del diámetro de vasos es muy diferente.

Debido a que este es uno de los primeros trabajos acerca del patrón de comportamiento del diámetro tangencial de vasos del xilema, se consideró de importancia anotar todas las observaciones; considerando sobre todo que esta especie presenta un dimorfismo de vasos, puesto que es posible encontrar una zona de vasos chicos, otra de vasos medianos y una última de vasos grandes (Fig. 7).

En las gráficas que muestran el comportamiento del diámetro de vasos, se le consideró como incremento a cada zona donde, después de tener vasos de diámetro grande, tiende a disminuir el diámetro de los vasos drásticamente, formándose de esta forma un límite entre un incremento y otro (Fig. 8).

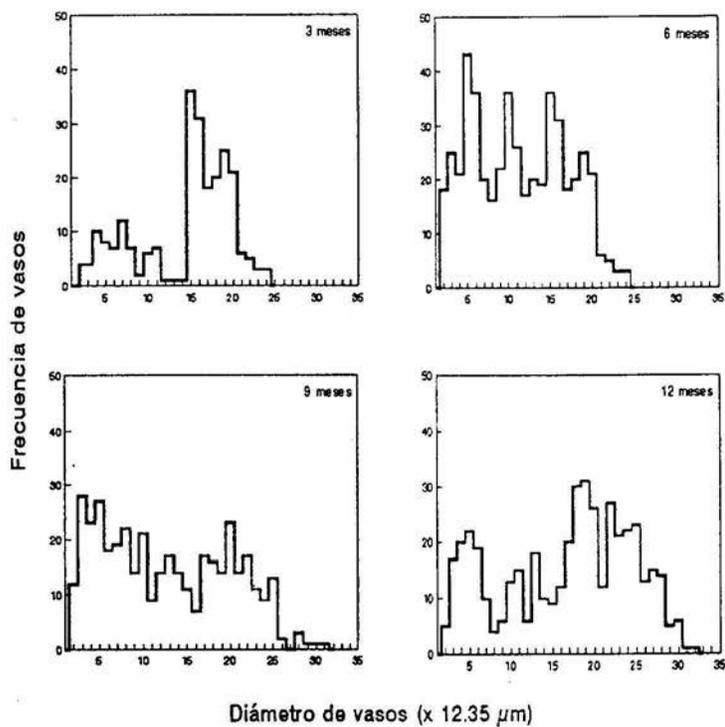


Fig. 7. Distribución de frecuencias del diámetro de vasos. Para cada una de las edades se midieron todos los vasos de un individuo. La frecuencia se da en números absolutos.

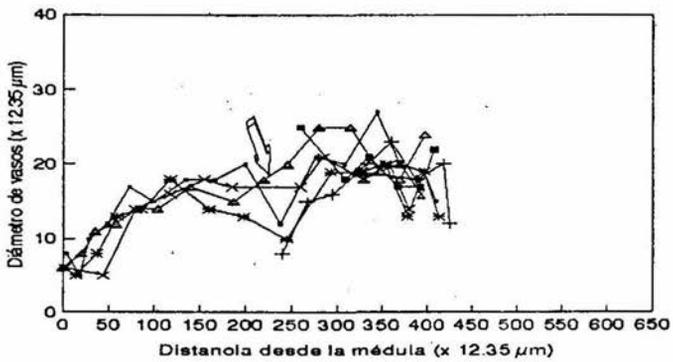


Fig. 8. Patrón de comportamiento del diámetro de vasos en un individuo de 9 meses. La flecha indica el límite entre dos incrementos. Cada símbolo representa una fila radial.

#### A. Diámetro del tallo

El diámetro promedio de los tallos tiende a incrementarse con la edad; encontrándose valores de 7.6 mm, 10.6 mm, 15.1 mm y 16.5 mm respectivamente a las edades de 3, 6, 9 y 12 meses (Fig. 9).

En los Individuos de tres meses de edad se presenta un valor mínimo de 6.5 y un máximo de 8.7. Mientras que para la edad de 6 meses se tiene un valor mínimo de 8.3 mm en el individuo 6.1 y un máximo en el individuo 6.5 de 12.9 mm. En ambos casos, los individuos que presentan los diámetros ligeramente menores corresponden al mismo periodo de crecimiento (Tabla 1).

Para 9 y 12 meses de edad se tiene un valor mínimo 13 mm para ambos, y un máximo de 19.1 mm y 16.5 mm respectivamente. Dos Individuos de 9 meses de edad muestran igual diámetro del tallo, aún sin pertenecer al mismo periodo de crecimiento. Para 12 meses se observa que la diferencia entre el valor mínimo y máximo es de 9.3 mm, y estos valores se encuentran muy alejados del promedio.

#### B. Diámetro tangencial de vasos

Al igual que para el diámetro del tallo, el diámetro tangencial promedio de vasos tiende a incrementarse con respecto a la edad, obteniéndose valores de 158  $\mu\text{m}$ , 163  $\mu\text{m}$ , 223  $\mu\text{m}$  y 246  $\mu\text{m}$  respectivamente (Fig. 9).

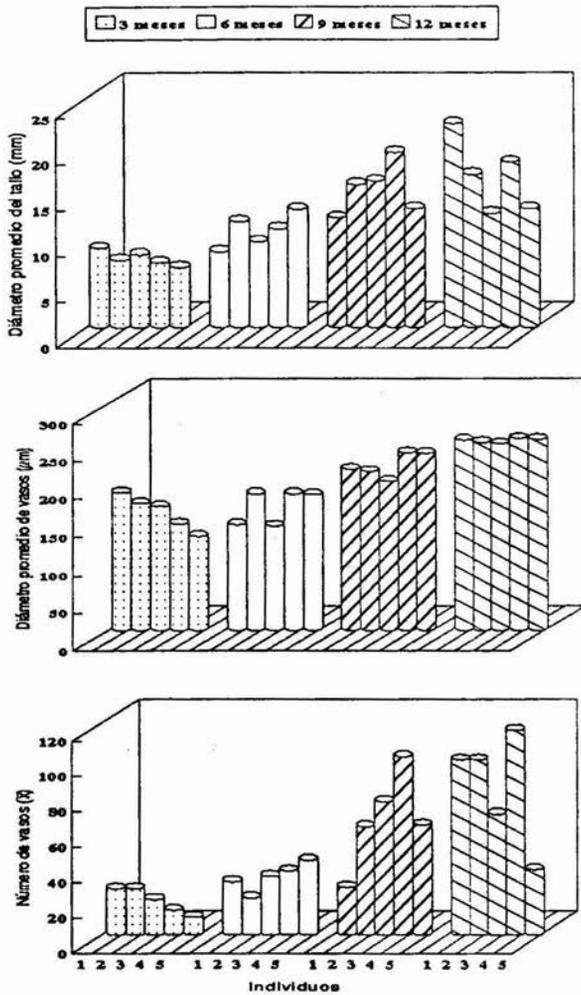


Fig. 9. Diámetro promedio del tallo, diámetro promedio de vasos y número de vasos para cada individuo de diferentes edades. Se observa la variación entre edades y la tendencia general a incrementar el número y diámetro de vasos con respecto a la edad.

**TABLA 1. Diámetro del tallo y periodo de crecimiento de cada individuo de las diferentes edades**

Individuo	D. Tallo (mm)	Edad (meses)	Periodo de crecimiento
3.1	8.7	3	Ago-Oct
3.2	7.4	3	Ago-Oct
3.3	8	3	Ago-Oct
3.4	7.1	3	Nov-Ene
3.5	6.6	3	Nov-Ene
6.1	8.3	6	Ago-Ene
6.2	11.6	6	Sep-Feb
6.3	9.4	6	Ago-Ene
6.4	10.8	6	Ago-Ene
6.5	12.9	6	Ago-Ene
9.1	12	9	May-Ene
9.2	15.6	9	May-Ene
9.3	16	9	May-Ene
9.4	19.1	9	Sep-May
9.5	13	9	Mar-Nov
12.1	22.3	12	Ene-Ene
12.2	16.7	12	Ene-Ene
12.3	12.5	12	Ene-Ene
12.4	18	12	Ene-Ene
12.5	13	12	Ene-Ene

Para individuos de 3 y 12 meses de edad el valor mínimo es de 74  $\mu\text{m}$ , valor que es superior a los encontrados para individuos de 6 y 9 meses de edad, con 49  $\mu\text{m}$  y 62  $\mu\text{m}$  respectivamente. En cuanto a los valores máximos, sí muestran relación con la edad, estos valores de menor a mayor edad son 222  $\mu\text{m}$ ; 284  $\mu\text{m}$ ; 383  $\mu\text{m}$  y 494  $\mu\text{m}$  (Tabla 2; Fig. 10).

El número de vasos por fila está en relación al diámetro del tallo, ya que al aumentar el diámetro con respecto a la edad, es mayor el número de vasos por fila radial; se tienen en promedio 4.8, 7.9, 16.2 y 17.9 vasos por fila radial, respectivamente con la edad. Sin embargo, para tres meses, un individuo tiene muy pocos vasos si se compara con otras edades donde el rango va de 4-13 vasos para 6 meses, de 13-34 para 9 meses y de 7 a 36 para 12 meses (Tabla 3).

Después de los seis meses de edad, las filas radiales del xilema tienden a ramificarse una vez, como lo muestran los individuos de 9 meses, con la excepción de un individuo, el de menor número de vasos. Para los de 12 meses, todas las hileras están ramificadas ya sea una o dos veces, a excepción de un individuo en el cuál únicamente una fila está ramificada (Fig. 11).

El diámetro tangencial de los vasos sufre ligeras disminuciones acompañadas de incrementos ya sea bruscos o ligeros a lo largo del periodo de vida del individuo. Se encuentra en la mayoría de los casos 2 incrementos, aunque en algunos más marcados que en otros. Sin embargo hay individuos que difieren de este comportamiento.

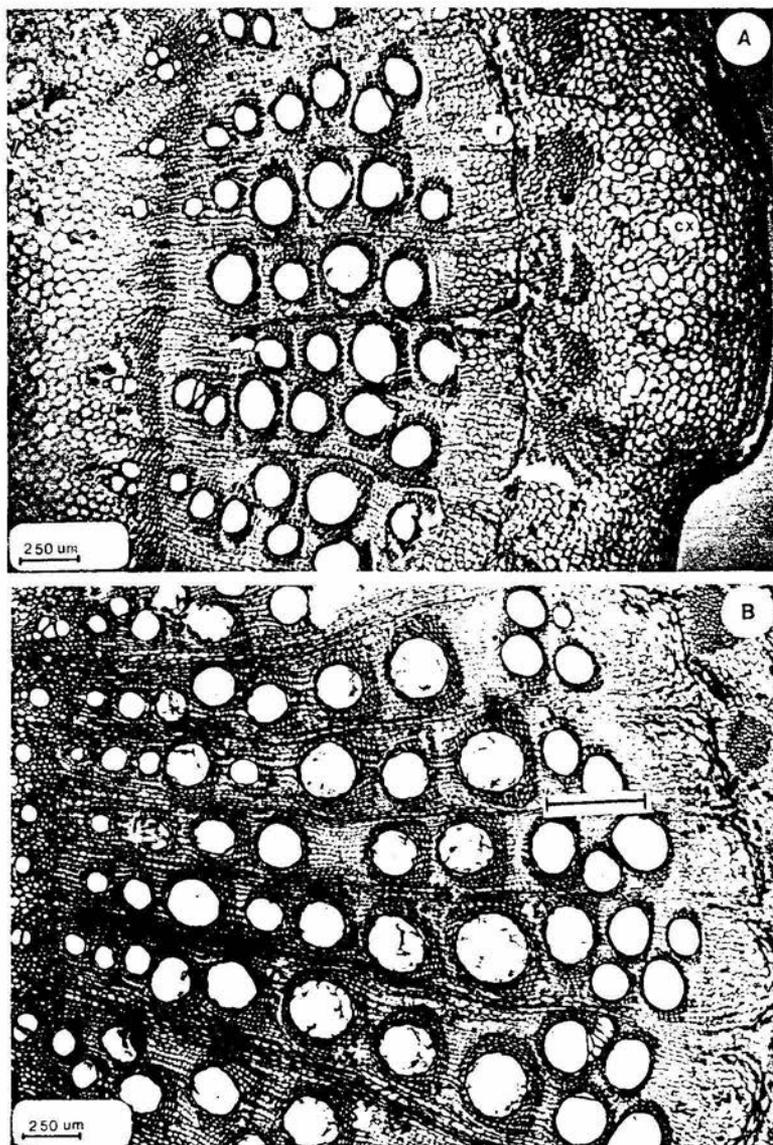


Fig. 10. Sección transversal del tallo de *Cissus sicyoides* mostrando el arreglo de los vasos en filas radiales. A: Individuo de 3 meses de edad 2.5X; B: En el individuo de 6 meses, la barra indica el inicio de la formación de madera tardía 2.5X. r:radio; cx:córtex.

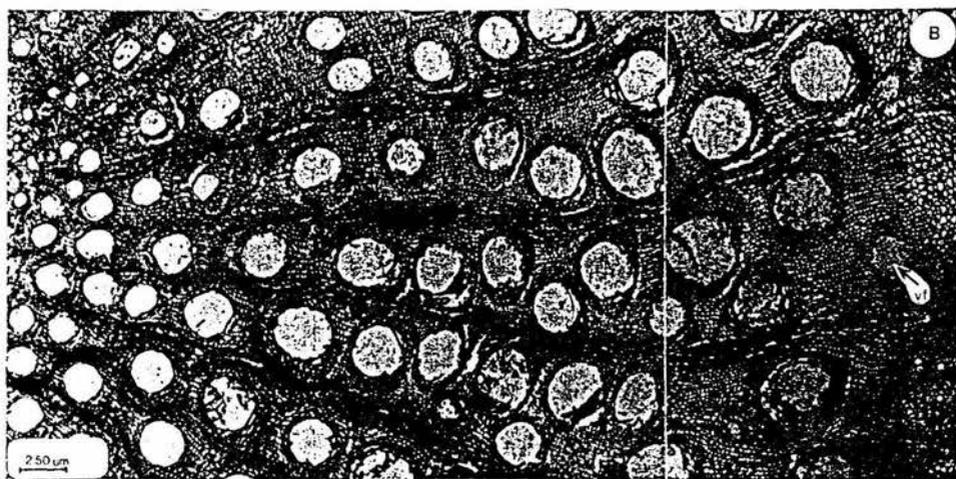
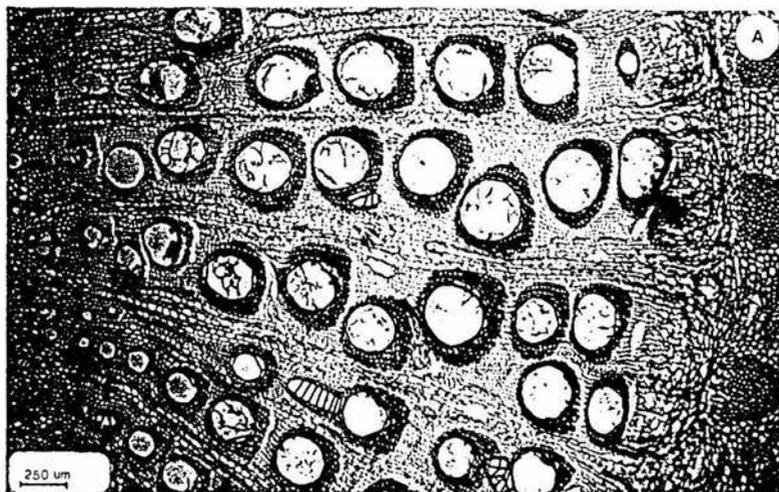


Fig. 11. Sección transversal del tallo mostrando el arreglo de los vasos. A: Individuo de 9 meses 2.5X. B: Individuo de 12 meses con filas radiales ramificadas 2.5X. vf: vaso formándose.

TABLA 2. Diámetro tangencial promedio de vasos por fila radial, por cada individuo y para cada una de las edades

Edad	Diámetro de vasos						
	Promedio por fila radial					Prom/ Ind	Prom/ Edad
	Ind	1	2	3	4		
3 meses	1	198 (25.6)	181 (28.7)	178 (27.7)	165 (29.1)	181 (26.5)	158 (26.8)
	2	170 (15.7)	191 (26.6)	175 (29.4)	147 (20.7)	171 (25.2)	
	3	160 (18.2)	165 (29.5)	167 (9.5)	167 (27.4)	165 (21.28)	
	4	142 (15.1)	136 (27.2)	186 (37.1)	152 (12.4)	142 (22.4)	
	5	124 (35.6)	138 (0)	154 (5.6)	103 (27.7)	129 (27.7)	
6 meses	1	139 (57.7)	133 (38.7)	173 (45.5)	122 (47.1)	142 (48.1)	163 (31.6)
	2	163 (31.8)	179 (45.2)	180 (30.1)	183 (40.9)	179 (34.0)	
	3	144 (30.8)	129 (37.7)	140 (31.1)	127 (36.8)	135 (31.8)	
	4	201 (29.8)	174 (28.4)	182 (25.5)	178 (33.8)	184 (28.7)	
	5	164 (30.6)	167 (31.7)	186 (18.4)	185 (24.9)	176 (24.9)	
9 meses	1	229 (27.4)	208 (31.4)	191 (31.9)	205 (35.5)	208 (30.4)	223 (30.2)
	2	212 (25.3)	180 (33.1)	212 (29.9)	221 (26.1)	209 (28.1)	
	3	200 (33.7)	196 (30.9)	193 (31.5)	206 (32.1)	199 (31.6)	
	4	249 (21.8)	272 (23.6)	284 (19.7)	263 (26.5)	267 (22.8)	
	5	228 (35.1)	252 (31.7)	222 (30.1)	218 (38.4)	230 (31.1)	
12 meses	1	191 (29.6)	287 (28.3)	298 (24.7)	325 (27.5)	275 (19.0)	246 (28.2)
	2	218 (20.8)	199 (18.2)	266 (20.5)	260 (19.3)	216 (29.6)	
	3	256 (25.4)	221 (29.4)	226 (31.2)	213 (36.3)	229 (30.6)	
	4	299 (23.1)	297 (25.4)	269 (30.1)	271 (31.3)	260 (27.2)	
	5	263 (18.7)	249 (34.9)	233 (25.7)	258 (29.0)	251 (29.8)	

\*Los valores se expresan en micras, y entre paréntesis se muestran los coeficientes de variación.

**TABLA 3. Número de vasos por fila radial para cada individuo; así como el número promedio por individuo y por edad**

Edad	Número de vasos						
	Número de vasos por fila radial					Prom/ Ind	Prom/ Edad
	Ind	1	2	3	4		
3 meses	1	8	8	5	5	6.5 (26.6)	4.8 (43.6)
	2	5	6	6	9	6.5 (26.6)	
	3	8	6	4	4	5 (23.1)	
	4	4	3	4	3	3.5 (16.5)	
	5	4	1	4	1	2.5 (69.3)	
6 meses	1	9	8	6	7	7.5 (17.2)	8.0 (27.2)
	2	5	4	7	5	5.2 (23.9)	
	3	8	9	8	8	8.2 (6.1)	
	4	12	8	7	9	9 (24.0)	
	5	8	9	13	10	10 (21.6)	
9 meses	1	9	8	2	8	6.7 (4.4)	16.3 (43.8)
	2	*17	14	*17	*13	15.2 (13.5)	
	3	*24	*20	*13	*18	18.7 (24.4)	
	4	*19	*25	**34	*23	25.2 (25.1)	
	5	*14	*14	*20	*14	15.5 (19.3)	
12 meses	1	*26	**38	*20	*17	24.7 (33.8)	18.7 (44.8)
	2	*19	*18	*18	*15	13.25 (10.7)	
	3	*12	*13	*15	*14	13.5 (9.5)	
	4	**28	*24	**33	**31	29 (13.5)	
	5	7	10	8	*12	9.25 (23.9)	

\* una ramificación de la fila radial; \*\* doble ramificación de la fila radial

Entre paréntesis se muestran los coeficientes de variación

Para la edad de tres meses, son tres los individuos que muestran incrementos más marcados y para 6 meses se tiene un individuo en el cual sólo se aprecia un incremento formado durante todo el periodo de crecimiento (Fig. 12a). En 3 Individuos de 9 meses se observan tres incrementos y con el resto, únicamente dos incrementos, pero con un comportamiento muy similar, a pesar de que no corresponden al mismo periodo de crecimiento. Para 12 meses de edad, solamente un individuo es el que presenta tres incrementos pero muy ligeramente marcados. Cabe mencionar que en todos los casos el comportamiento del diámetro tangencial de vasos es muy fluctuante (Fig. 12b).

Para saber si el diámetro tangencial de los vasos incrementa a medida que el tallo crece en diámetro, se obtuvieron los Coeficientes de correlación, los cuales mostraron ser significativos en 9 individuos, en los individuos restantes se obtuvieron valores muy bajos (Tabla 4). Los mayores valores se encuentran en los individuos de menor edad, pero son menos frecuentes, mientras que en los de edad más avanzada parece indicar que hay más estabilidad, pues la relación entre los dos parámetros es más uniforme.

**Tabla 4. Coeficiente de correlación entre diámetro de vasos y diámetro del tallo.**

Individuos	Edades			
	3 meses	6 meses	9 meses	12 meses
1	0.96	0.82	0.61	0.80
2	0.87	0.17	0.51	0.79
3	-0.00035	0.10	0.71	0.83
4	0.31	0.59	0.76	0.53
5	0.41	0.44	0.76	0.56

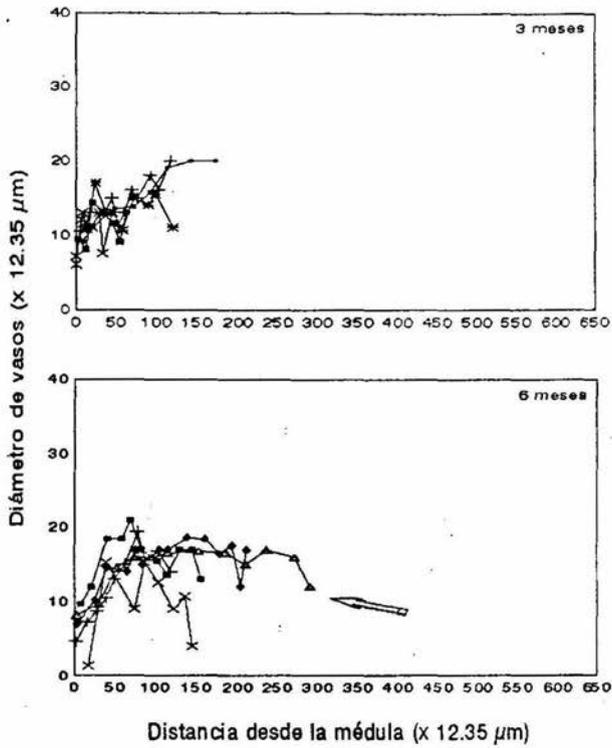


Fig. 12a. Patrón de comportamiento del diámetro de vasos para 3 y 6 meses de edad. Cada curva representa a un individuo. Para un individuo de 6 meses, la flecha indica el final de un incremento.

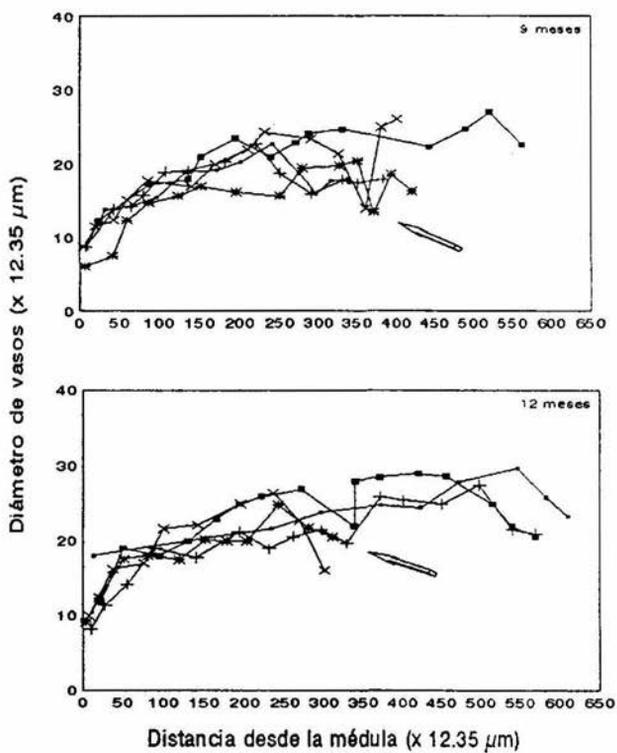


Fig. 12b. Patrón de comportamiento del diámetro de vasos para 9 y 12 meses de edad. Las flechas indican el límite entre incrementos.

### C. Actividad cambial

Al evaluar el momento de actividad del cámbium se encontró que el número promedio de células es mayor en los individuos de 3 y 12 meses de edad, con valores de 8.67 y 11.53 con respecto a los individuos de 6 y 9 meses los cuales muestran valores menores con 7.83 y 7.47 respectivamente.

Aún entre individuos de la misma edad se encuentran diferencias, para 3 meses de edad, se observa que dos individuos presentan el mayor número de capas del cámbium, presentándose además una relación muy evidente con el periodo de crecimiento (Fig. 13). Los individuos 2 y 3 de 6 meses de edad presentan el mismo número de capas. Así mismo los individuos cuatro y cinco tienen un promedio muy similar.

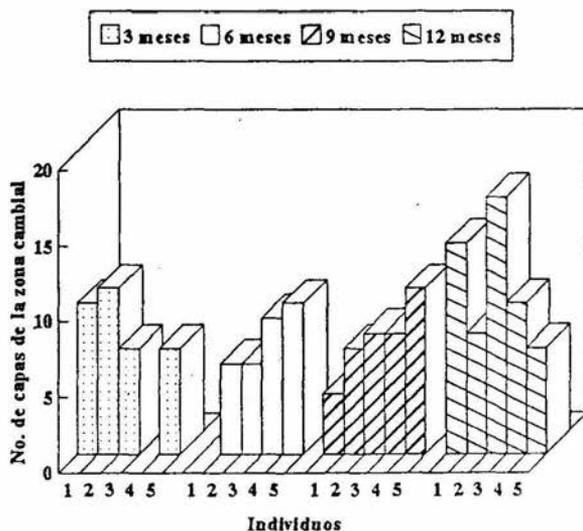


Fig. 13. Número de capas de la zona cambial para cada individuo. Los espacios vacíos en los individuos 3 y 1, de tres y seis meses de edad respectivamente indican que el cámbium se encontró inactivo.

Sin embargo, para los individuos de 9 y 12 meses de edad, se observa que para los primeros, el rango entre los valores extremos es muy alto, mientras que para los segundos, sólo un individuo presenta un valor bajo con respecto a los restantes (Figs. 14 y 15)

En dos de los individuos pertenecientes a las edades 3 y 6 meses, no se pudieron apreciar las células del cámbium; por lo que fueron considerados como inactivos (Tabla 5).

**TABLA 5. Número de capas de la zona cambial en los individuos de las diferentes edades**

Individuo	Amplitud (µm)	Zona cambial		Total de capas
		F	X	
3 meses	98	6	4	9 a 11
	112	5	6	7 a 17
	189	3	4	5 a 8
	Inactivo			
	141	3	4	6 a 7
6 meses	Inactivo			
	98	2	4	5 a 8
	46	3	3	5 a 8
	108	4	5	6 a 12
	112	5	4	8 a 12
9 meses	84	2	2	4 a 5
	189	3	4	6 a 7
	75	4	3	5 a 10
	150	6	2	6 a 10
	208	8	7	10 a 12
12 meses	216	6	9	12 a 15
	131	7	4	8 a 12
	188	10	7	13 a 20
	226	2	7	8 a 11
	141	4	4	6 a 9

\*Promedio de tres mediciones por individuo

F: floema X: xilema

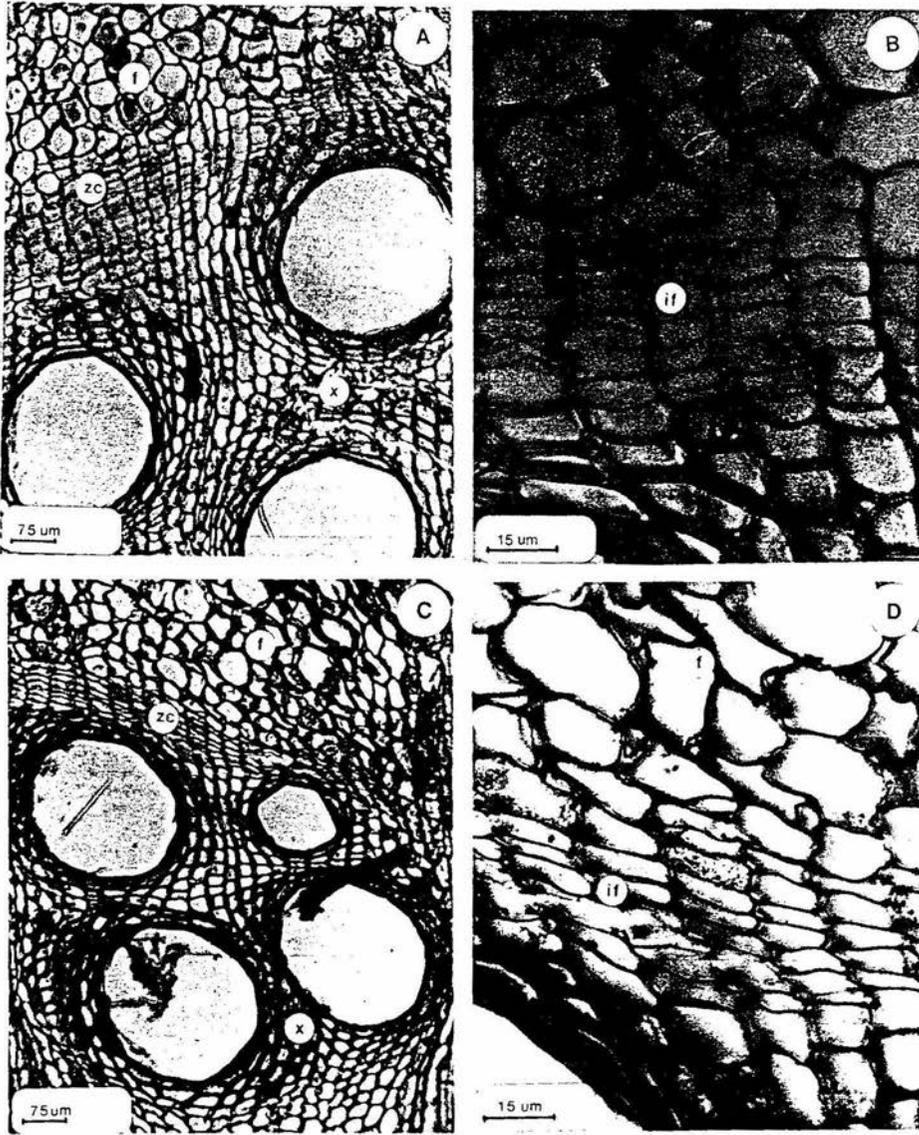


Fig. 14. Corte transversal de la zona cambial de *Cissus sicyoide*. A: Zona cambial en un individuo de 3 meses 10X. B: Iniciales fusiformes finalizando la actividad 40X. C: Zona cambial de un individuo de 6 meses 10X. D: Iniciales fusiformes al final de la actividad. f: floema; x: xilema; Zc: zona cambial; if: iniciales fusiformes.

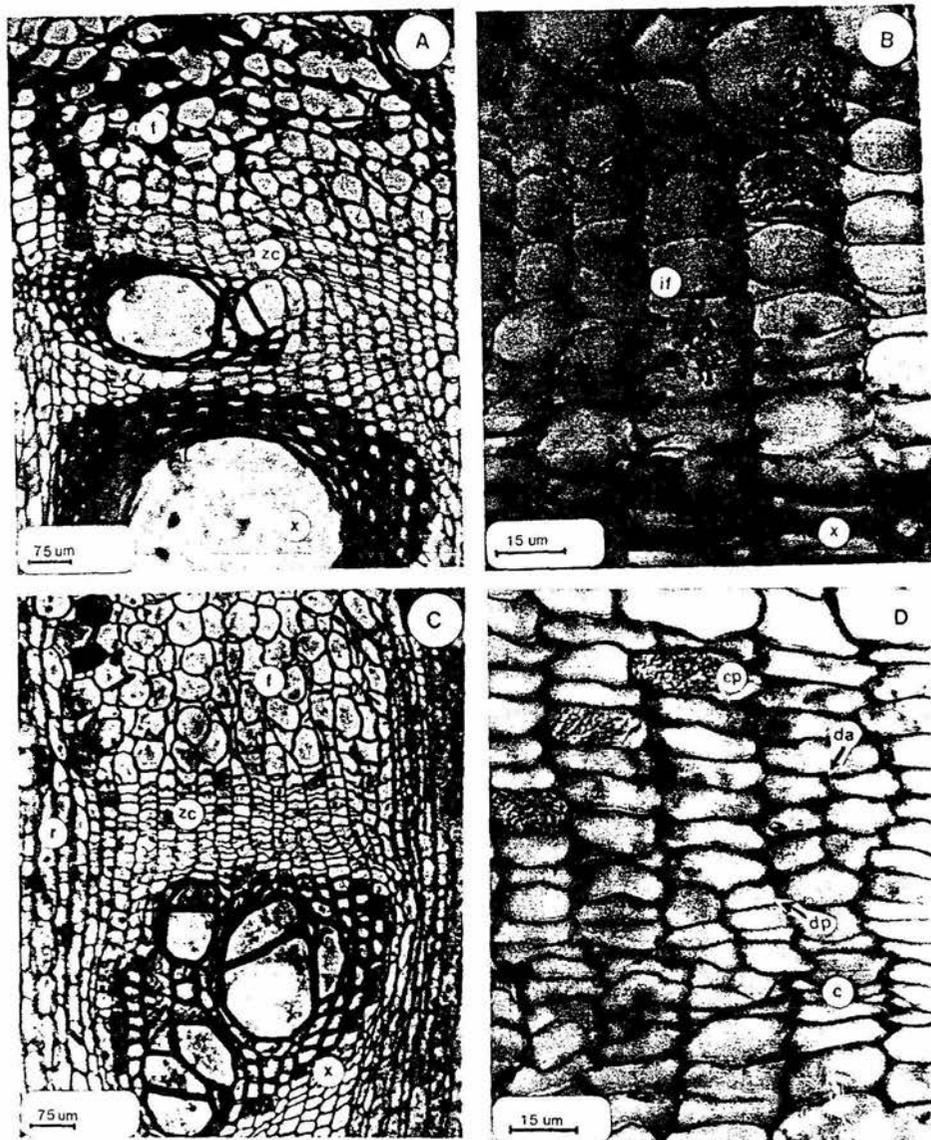


Fig. 15. Corte transversal de la zona cambial donde son notables estados diferentes de actividad. A: Ubicación de la zona cambial en un individuo de 9 meses 10X. B: Zona cambial mostrando el arreglo de las iniciales fusiformes al inicio de la actividad 40X. C: Individuo de 12 meses con xilema recién formado 10X. D: Cábium activo, con gran número de divisiones 40X. f: floema; x: xilema; r: radio; zc: zona cambial; if: iniciales fusiformes; da: divisiones anticlinales; dp: divisiones periclinales; c: cábium; cp: células parenquimáticas.

## VIII. DISCUSION

El patrón de variación del diámetro de vasos en *Cissus sicyoides* presenta un comportamiento irregular. El análisis se inició con la distribución de frecuencias encontrándose una distribución tri-modal, es decir, tres poblaciones de diámetro de vasos: chicos (60-120  $\mu\text{m}$ ), medianos (121-250  $\mu\text{m}$ ) y grandes (251-400  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 6). Carlquist (1985, 1988), basado en observaciones cualitativas sugiere que probablemente muchas lianas tienen una distribución bimodal del diámetro de vasos; sin embargo, Baas y Schweingruber (1987) usando un criterio cuantitativo determinan que varias lianas europeas tienen dos o tres distintas clases de diámetros de vasos. En lo que respecta a árboles, Woodcock (1989 b) en un estudio realizado en árboles, encontró una distribución de frecuencias bi-modal; resultados similares son reportados por Ewers, Fisher y Chiu (1990), para la mayoría de las 38 especies arbóreas que estudiaron. En el estudio de *C. sicyoides* se midieron los vasos del tallo completo; mientras que en los trabajos citados, solo se muestrearon partes representativas del tallo. Cabe mencionar que se trata de formas de vida diferentes; los árboles desarrollan eficazmente su sistema de soporte mientras que las lianas sacrifican su sistema mecánico de sostén por el de conducción, donde se ve favorecida la producción de vasos. Tal situación la mencionan Ewers, Fisher y Chiu (op. cit.) para el género *Bauhinia*, ya que encontraron que las lianas tienen mayores longitudes y diámetros de vasos que las especies arbóreas y arbustivas del mismo género.

Frecuentemente se enfatiza en la literatura que las lianas presentan vasos anchos, sin embargo, también es frecuente encontrar vasos muy angostos; lo que da como resultado un "dimorfismo de vasos" (Carlquist, 1981). Putz (1984) considera que las lianas son comunes en hábitats con disturbio, donde regularmente están expuestas a factores de estrés de agua por lo que les es necesario contar con vasos angostos que proporcionen seguridad durante la conducción hídrica (Carlquist 1985). Una vez establecidas, la formación de vasos anchos le dan la eficiencia hidráulica necesaria en la conducción y le permiten competir con los árboles (Putz, 1980). La función de los vasos de diámetro intermedio aun no está clara, pero podrían ser precisamente éstos vasos los que se forman cuando las condiciones ambientales son adversas, y definen así el final de un incremento.

La variación encontrada en el patrón del diámetro de vasos de las diferentes edades (Tabla 1), es posible que se deba a incrementos o a periodos de estrés que la planta sufrió durante momentos desfavorables; sin embargo la tendencia general es a incrementar el diámetro a medida que la planta crece (Fig. 8). En la literatura se reporta que el diámetro de vasos se incrementa a medida que las ramas van madurando (Zimmermann y Potter, 1982), hasta alcanzar una estabilidad (León-Gómez y Barajas-Morales, 1987). Esto último no se llegó a observar en el presente estudio, ya que únicamente se le dio seguimiento a la planta durante un año, al final del cual todavía no llegaba a la madurez, además de que en las lianas la dinámica de crecimiento, es diferente a la de los árboles. Las lianas no requieren de tallos que les den soporte mecánico, pues otras plantas les sirven

de soporte; tienen vasos anchos y largos para incrementar su eficiencia conductiva que compensa lo angosto de sus tallos (Putz, 1983; Ewers 1985, Ewers, Fisher y Chiu, op. Cit); en particular ésta especie tiene la capacidad de sobrevivir aún sin estar en contacto con el suelo, ya que es capaz de formar raíces aéreas. Putz (1984) reporta para Panamá, que el 90% de las lianas al ser cortadas totalmente, forman brotes después de 8-12 meses.

Dentro de individuos de tres meses se tiene cierta variabilidad en el diámetro de tallos, los individuos de valores menores se desarrollaron durante el periodo noviembre-enero, época que corresponde a las menores precipitaciones de la zona, mientras que los tres individuos de mayor diámetro pertenecen al periodo de más precipitación (Fig. 5). Comportamiento similar se aprecia para individuos de seis meses de edad, los cuales también parecen estar afectados por la proporción de lluvia. Cabe resaltar que el individuo con mayor diámetro de tallo es precisamente el que abarca toda la época lluviosa.

El agua es un factor determinante para el crecimiento de las plantas, en *C. sicyoides* parece ser importante para el crecimiento en diámetro del tallo, al igual que como se reporta en otros estudios. Se argumenta que al disminuir la cantidad de lluvia, el crecimiento es más lento e incluso en algunas plantas puede provocar un periodo de dormancia (Rogers, 1981; Colin y Lieffers, 1992; Woodcock, 1989a, February et al., 1995). Este no es el único factor, Jacoby (1989) reportó que la temperatura en las zonas subtropicales es un factor que también induce a la dormancia, sin embargo en este caso no parece tener gran influencia, puesto que la temperatura se mantiene más o menos

constante a lo largo del año.

La precipitación no parece ser tan determinante en el diámetro del tallo a una edad de nueve meses, ya que tres individuos de la misma edad y época, difieren en cuando al diámetro de sus tallos. Curiosamente el individuo de mayor diámetro es precisamente el que creció en la época más seca; posiblemente los dos primeros meses de crecimiento en que tuvo más agua disponible le hayan sido suficientes para un buen desarrollo, esto aunado a que la temperatura fue baja, lo que permitió mayor aprovechamiento de la humedad relativa ambiental, que durante todo el año se mantiene por arriba del 60% en la zona de estudio. La misma variabilidad se encuentra en individuos de 12 meses, aunque crecieron en la misma época; parece ser que otros factores externos estuvieron influyendo en ellos.

**Diámetro tangencial de vasos, número de vasos e incrementos de crecimiento:**

El diámetro tangencial y número de vasos tiende a incrementarse con respecto al diámetro del tallo, debido a la necesidad de conducción de la planta a medida que crece (Fig. 9). El diámetro y número de vasos en individuos de tres meses, varía considerablemente, pero todos presentan dos incrementos. Resultados similares se encuentran en individuos de seis meses, aunque los valores promedio son mayores. Cabría suponer que independientemente de la época de crecimiento y de la edad, en un periodo de seis meses, se marca una zona de vasos más pequeños, esto es corroborado al observar que en individuos de seis meses de edad, el límite entre incrementos se da en el momento de

menor precipitación; mientras que el individuo con un incremento es aquél que no sufrió algún periodo desfavorable (fig. 12a).

Considerando de acuerdo a la literatura, que los vasos grandes le proporcionan eficiencia a la planta en la conducción de agua y los pequeños seguridad (Woodcock, 1994), en *C. sicyoides* la población de vasos de tamaño intermedio, podría ser la que define a los anillos de crecimiento. Como se ha observado, la precipitación influye en el diámetro tangencial de vasos, lo cual coincide con lo reportado por Jacoby (1989), quién considera suficiente la estacionalidad en la precipitación para que se presente una dormancia celular y se produzca un incremento en el crecimiento cíclico. Comportamiento similar se encontró en individuos de nueve meses, presentan el diámetro de vasos más homogéneo, con respecto a otras edades, pero el número de vasos por fila radial es muy variable de un individuo a otro (C.V. 43.8 %) (Tabla 3). Los tres individuos de menor número de vasos, también tienen menor número de incrementos (2 incrementos), en este caso, un incremento pudo haberse formado durante los meses de mayor precipitación y el otro cuando la lluvia comenzaba a declinar. Para dos individuos, se observan tres incrementos, lo que podría explicarse como resultado de diferentes proporciones de lluvia (Fig. 12b).

Valores muy similares presentan los individuos de 12 meses, cuatro de ellos presentan dos incrementos, uno formado durante la época seca y el otro durante la época lluviosa, lo cual es totalmente correspondiente con lo mencionado por Gómez-Pompa (1982), quien reporta que a lo largo del año en el Estado de Veracruz existen dos épocas bien marcadas: una lluviosa y otra seca. Hay un individuo que

se comporta diferente, presenta tres incrementos, pero tal parece que estuvo expuesto a factores constantes de estrés, ya que el tallo está considerablemente reducido; sin embargo el diámetro de vasos se mantiene constante, lo que hace suponer que en esta especie el diámetro tangencial de los vasos se incrementa a medida que va aumentando de edad, independientemente del diámetro del tallo (Figs. 10 y 11).

Con respecto a los dos incrementos que se marcan durante el año, se observó que las filas radiales de vasos, después de los seis meses de edad, tienden a ramificarse, lo que confirma que a partir de esa edad se inicia un nuevo incremento, que podría corresponder a un nuevo anillo de crecimiento, el cual es formado cada medio año, pues a la edad de 12 meses las filas radiales se vuelven a ramificar.

Los coeficientes de correlación entre el diámetro del tallo y el diámetro tangencial de vasos muestran valores significativos en 9 individuos (Tabla 4). Para 3 y 6 meses de edad se tienen los valores más altos (mayores a 8), pero son sólo tres individuos con valores significativos; para 9 y 12 meses, en tres individuos de cada edad se tienen valores significativos, aunque algunos de ellos más bajos que los anteriores. Parece ser que a medida que la planta crece es más frecuente encontrar esta correlación, lo que indicaría que en los primeros meses el crecimiento es más acelerado, pero que después tiende a disminuir. Si se continuara el seguimiento a la planta, se podría saber cuál es el momento en que el diámetro de los vasos se estabiliza, lo cual a futuro nos ayudaría para determinar la edad de la planta, ya que una vez conocido este valor se podría saber a que

velocidad esta creciendo y en cuanto tiempo alcanza su madurez.

#### Actividad cambial:

El número de capas de células cambiales, Indica que la actividad cambial es alta (Tabla 5), sin descartar que la actividad puede estar influenciada por factores físicos y fisiológicos, como la temperatura, luz, auxinas, agua, velocidad fotosintética y localización geográfica de la planta (Paliwal y Prasad, 1970).

La mayoría de los trabajos sobre actividad cambial se han realizado en árboles y arbustos de zonas templadas y en menor cantidad en zonas tropicales. Las lianas han sido poco estudiadas en este aspecto y mucho menos ha sido considerado el hábito lianoide, el cual es un factor que puede ser la causa de la mayoría de las diferencias en su forma de crecimiento. En el presente estudio se encuentran resultados muy variables en la actividad del cámbium vascular, lo que permite suponer que es parte de su hábito de crecimiento. Las lianas presentan un crecimiento anómalo característico, que las hace diferentes a las formas de vida arbóreas. El arreglo anómalo del crecimiento secundario aumenta la flexibilidad mecánica de los tallos, y de esta forma previene su rotura (Schenck, 1893; Haberlandt, 1914; en Fisher y Ewers, 1991). Todas estas características hacen que varios de los resultados sean poco comparables con los de otros trabajos.

En algunos individuos, la actividad cambial muestra relación con la precipitación, como es el caso de los individuos de 3 y 6 meses de edad (Fig. 14). Pareciera ser que esta especie, en los primeros meses

de crecimiento, se encuentra más influenciada por los factores climáticos (Fig. 5), pues se observa que los individuos con el cámbium más activo, correspondientes a los colectados durante el mes de octubre, época de mayor precipitación, presentan 5-17 capas cambiales. Resultados similares se encontraron en *Dalbergia sissoo* Roxb., donde el número de capas va de 7-9 y el cámbium es considerado como activo (Paliwal y Prasad, 1970); en *Gmelina arborea* Rox. Las 4-20 capas observadas ya son consideradas como de cámbium activo (Dave y Rao 1982). Breitrecher y Bethel (1990), argumentan que la periodicidad en los árboles es sincronizada por la humedad y por el ciclo climático, puesto que en su estudio todos los árboles mostraron un periodo de dormancia, que es asociada con la estación seca del año; al igual que ellos, Rao y Dave (1981), encuentran la misma relación en *Tectona grandis* L. Así, sucesivos estudios han sido realizados para diferentes especies, encontrando resultados similares.

En individuos de seis meses, también se encuentra la influencia de la precipitación, a pesar de que fueron colectados al final de la época lluviosa, tal parece que el grado de humedad ambiental (la cual no es menor a 60%) fué suficiente para mantenerlos activos (Fig. 14). Lo mismo fué observado en *Polyalthia longifolia* A.C. Smith, donde entre otros factores, el aumento en la humedad relativa conduce al inicio y progreso de la actividad cambial (Paliwal y Prasad, 1975).

El mayor número de individuos de 9 y 12 meses fueron recolectados en enero, época de mayor sequía, pero todos se encontraron activos y con el mayor número de capas. Aquí pudo estar influenciando la temperatura y la humedad relativa, que en muchas de

las especies juega el papel más importante en la regulación de la actividad cambial (Siddiqui 1991); o bien que los individuos estaban en condiciones estables, causadas por el microclima que se crea por el mismo follaje de la planta, pues los individuos de mayor edad se encuentran generalmente en las partes más ocultas de la planta, donde las condiciones ambientales ya no son tan drásticas (Fig. 15).

Al igual que el microclima pudo tener un efecto positivo en la actividad del cámbium; también las ramas más superficiales pudieron estar influenciadas por otros factores. En este estudio hubo dos casos en los que el cámbium se encontró prácticamente inactivo en el momento de la colecta, lo que es atribuido precisamente a que estas ramas podrían no haber estado en condiciones de microclima, lo que provoca que su actividad sea influenciada por las condiciones climáticas externas, pues el momento de la colecta es correspondiente con las menores precipitaciones de la zona. Sin embargo, no se descarta que pueda haber sido por el estrés causado por el daño de algún animal, que al ser la época de sequía y escasear el alimento, tuvo que recurrir a esta planta, o bien, que algún zarcillo haya ahorcado el tallo obstruyendo la conducción provocando así que el cámbium permaneciera en dormancia.

Comparando la actividad del cámbium con el diámetro del tallo (Fig. 16), se observa la tendencia a incrementar con respecto a la edad. Sin embargo, para tres meses el rango del número de células cambiales es muy amplio mientras que el diámetro de los tallos es muy semejante. Estas diferencias podría deberse a la variabilidad en la época de crecimiento de los individuos. Si se analiza cada individuo por separado

es notable que el mayor número de células cambiales están en los individuos de mayor diámetro, sin importar la edad ni la época de crecimiento. Posiblemente porque a medida que el tallo se incrementa en diámetro, existe la necesidad de producir mayor número de capas cambiales en las que sea más factible que se den divisiones anticlinales, necesarias para que el diámetro del tallo continúe su crecimiento.

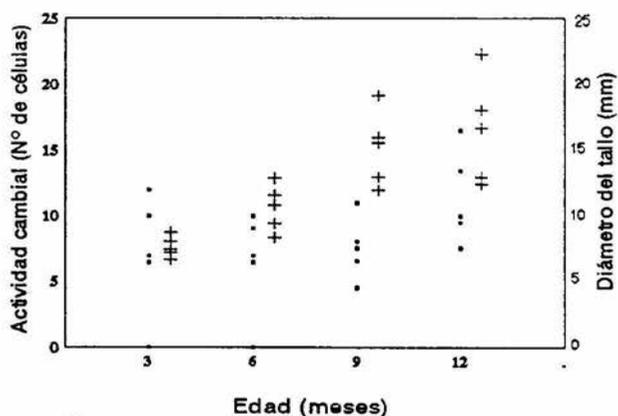


Fig. 16. La gráfica muestra la relación de actividad cambial (.) con el diámetro del tallo (+), y la tendencia a incrementarse con respecto a la edad.

## X. CONCLUSIONES

El estudio del patrón de comportamiento del diámetro tangencial de vasos de la liana *Cissus sicyoides* muestra que en esta especie se presenta un dimorfismo de vasos, ya que se encuentran tanto vasos chicos como grandes, sin embargo, también es frecuente encontrar diferentes poblaciones de diámetro de vasos en estas formas de vida, para esta especie se tiene una distribución de frecuencias tri-modal.

Si se considera, de acuerdo a la literatura, que los vasos anchos le dan eficiencia a la planta en la conducción hidráulica y los angostos le proporcionan seguridad ante el embolismo, los vasos de tamaño intermedio podrían ser los formados durante la época desfavorable y ser precisamente estos, los que estén definiendo un anillo de crecimiento.

En cuanto al diámetro de vasos se muestra la tendencia a incrementar con respecto a la edad. Al igual, el número de vasos incrementa con respecto a la edad y al diámetro del tallo. Sin importar el momento en que se colectaron, es posible apreciar dos periodos de crecimiento, uno formado durante la época lluviosa y el segundo durante la sequía de la zona de estudio. Los resultados para cada una de las edades demuestran que *C. sicyoides* presenta dos incrementos o anillos de crecimiento por año. Por otra parte, la actividad del cámbium parece ser independiente de la época del año. La mayoría de los individuos se encontraron activos, aunque con ligeras diferencias en el número de células de la zona cambial. La actividad cambial más bien se encuentra relacionada con la edad y diámetro del tallo.

## X. LITERATURA CITADA

- Aloni, R. and M.H. Zimmermann. 1983. The control of vessel size and density along the plant axis—a new hypothesis. *Differentiation* 24: 203-208.
- Alvim, P. de T. 1964. Trees growth periodicity in tropical climates. In: *The Formation of Wood in Forest Trees*. Zimmermann, M.H. (ed.). New York: Academic Press. pp. 479-495
- Amobi, C.C. 1973. Periodicity of wood formation in some trees of lowland rainforest in Nigeria. *Ann. Botany (London) N.S.* 38: 931-936.
- Amos, G.L., I.J.W. Bisset and H.E. Dadswell. 1950. Wood Structure in relation to growth in *Eucalyptus gigantea*. *Aust. J. Sci. Res. Ser. B*, 3: 393-413.
- Angeles, G. and C. León-Gómez. 1997. Bark anatomy of four tropical Vitaceae from Veracruz, México. *IAWA Journal* 18(3): 213-226.
- Avila, G., M.E. Aljaro., S. Araya., G. Montenegro and J. Kummerow. 1975. The seasonal cambial activity of Chilean and Californian shrubs. *Amer. J. Bot.* 62: 473-478.
- Baas, P. and F.H. Schweingruber. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs, and climbers from Europe. *Int. Assoc. Wood. Anat. Bulletin* ns. 8: 245-274.
- Baas, P., E. Werker and A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessels characters. *IAWA Bull.* 4: 141-159.
- Bailey, I.W. 1920. The cambium and its derivate tissues. II. Size variations of cambial initials in Gymnosperms and Angiosperms. *Am. J. Bot.* 7: 355-367.
- Bailey, I.W. and W.W. Tupper. 1919. Size variation in tracheary cells: I.A. comparison between the secondary xylems of vascular Cryptogams, Gymnosperms and Angiosperms. *Proc. Amer. Acad.* 54: 149-204.
- Bass. 1991. Ring width, density and wood anatomy of Douglas fir with different grown vitality. *IAWA Bull.* 12(4): 453-465.
- Breitprecher, A. and J.S. Bethel. 1990. Stem-growth periodicity of trees in a tropical wet forest of Costa Rica. *Ecology* 71(3): 1156-1164.
- Carlquist, S. 1975. *Ecological strategies of xilem evolution*. University of California Press, Berkley. 259 pp.

- Carlquist, S. 1981. Wood anatomy of Nepenthaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 108: 324-330.
- Carlquist, S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas: vessel dimorphism, tracheids, vasicentric tracheids, narrow vessels, and parenchyma. *Aliso* 11: 139-157.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy: systemic ecological and evolutionary aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag, Berlín.
- Castelán, S.L.A. 1992. *Anatomía de la madera y corteza de Salacia megistophylla de la región de "Los Tuxtlas"*. Tesis de licenciatura. ENEPI UNAM. 74 pp.
- Colin, S.S.T. and J.V. Loeffers. 1993. Seasonal growth of black spruce and tamarack roots in *Alberta peatland*. *Can. J. Bot.* 71: 359-360.
- Coster, C.H. 1927. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung In den Tropen. *Ann. Jard. Botan. Buitenzorg* 37: 49-160.
- Coster, C.H. 1928. Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen und Jahresringbildung in den Tropen. *Ann. Jard. Botan. Buitenzorg* 38: 1-44.
- Chalk, L. and M.M. Chattaway. 1935. Factors affecting dimensional variations of vessel members. *Trop. Woods*. 41: 17-37.
- Chattaway, M.M. 1936. Relation between fibre and cambial initial length in Dicotyledonous woods. *Trop. Woods*. 46: 16-20.
- Chowdhury, K.A. 1964. Growth rings in tropical trees and taxonomy. *J. Indian Botan. Soc.* 43: 334-342.
- D'Ambroggio de Argüeso, A. 1982. Estudio anatómico de los tallos de las especies argentinas de *Cissus* (Vitaceas). *Bot. Soc. Argent. Bot.* 20: 241-254.
- Dadswell, H.E. 1958. Wood structure variations occurring during tree growth and their influence on properties. *J. Inst. Wood. Sci.* 1: 11-33.
- Daniel, P.W., U.E. Helms y F.S. Baker. 1982. *Principios de silvicultura*. Mc. Graw-Hill, 1<sup>a</sup> ed. Méx, D.F. pp. 95-101.
- Dave, Y.S. and K.S. Rao. 1982. Seasonal activity of the vascular cambium in *Gmelina arborea* Roxb. *IAWA Bull.* 3(1): 59-65.

- Détienne, P. 1989. Appearance and periodicity of growth in some tropical woods. *IAWA Bull.* 10(2): 123-132.
- Ewers, F.W. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer, dicot trees, and lianas. *Int. Assoc. Wood. Anat. Bull.* 6: 309-317.
- Ewers, F.W. and J.B. Fisher. 1989. Variation in vessel length and diameter in stems of six tropical and subtropical lianas. *Amer. J. Bot.* 76(10): 1452-1459.
- Ewers, F.W., J.B. Fisher and S-T Chiu. 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84: 544-552.
- Fayle, D.C.F. 1973. Patterns of annual xylem increment integrated by contour presentation. *Can. J. For. Res.* 3: 105-111.
- February, E.C., W.D. Stock., W.J. Bond and D.J. Le Roux. 1995. Relations between water availability on selected vessel size characteristics in *Eucalyptus grandis* and hybrids. *IAWA Journal* 16(3): 269-276.
- Fisher, J.B. and F.W. Ewers. 1991. Structural responses to stem injury in vines. In: *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- Fisher, J.B. and F.W. Ewers. 1995. Vessel dimensions in liana and tree species of *Gnetum* (Gnetales)<sup>1</sup>. *Ame. J. Bot.* 82(11): 1350-1357.
- Frost, F.H. 1930. Specializations in secondary xylem of Dicotyledonus. I. Origin of vessels. *Bot. Gaz.* 89: 67-94.
- García E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, UNAM. México. 246 pp.
- Gartner, B.L., Bullock, S.H., Mooney, H.A., Brown, V.B. and Whitbeck, J.L. 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. *American Journal of Botany* 77: 742-749.
- Gartner, B.L. 1991. Relative growth rates of vines and shrubs of western poison Oak. *Toxicodendron diversilobum* (Anacardiaceae). *Amer.J. Bot.* 78(10): 1345-1352.
- Gill, A.M. 1971b. Endogenous control of growth-ring development in *Avicennia*. *Forest Sci.* 17: 462-465.
- Gómez-Pompa, A. 1982. *Ecología de la Vegetación del Estado de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Ed. Continental. México. 89 pp.

- Hallé, F. and R. Martin. 1969. Etude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoidées), *Adansonia* (N.S.) 8(4): 475-503.
- Hallé, F., R.A.A. Oldeman and P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and Forest*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New York, pp. 64-68.
- Helinska-Raczkowska, L. and E. Fabisiak. 1991. Radial variation and growth rate in the length of the axial elements of sessile oak wood. *IAWA Bull.* 12(3): 253-262.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica* 23(3): 242-254.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías B. y L. González-García. 1991. *Manual de identificación de frutos y semillas anemócoros de árboles y lianas de la Estación de "Los Tuxtlas" Veracruz, México*. Cuadernos del Instituto de Biología No. 12. UNAM México.
- Iqbal, M. and A.K.M. Ghouse. 1983. An analytical study on cell size variation in some arid zone trees of India: *Acacia nilotica* and *Prosopis spicigera*. *IAWA Bull. n.s.*, Vol. 4 (1): 46-52.
- Jacoby, C.G. 1989. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Bull.* 10: 98-108.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York. Kort, I, V. Loefen and P.
- Lawton, J.R. and J.R.S. Lawton. 1971. Seasonal variations in the secondary phloem of some forest trees from Nigeria. *New Phytologist* 70:187-196.
- León-Gómez, C. 1997. *Arquitectura hidráulica de Vitaceas (Lianas) de "Los Tuxtlas" Ver.* Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 137 pp.
- León-Gómez, C. y J.Barajas-Morales. 1987. Variación de la estructura de la madera en *Cordia alliodora* DC. *Biótica*. 12(2): 121-129.
- Liphshitz, N. and S. Lev-Yadun. 1986. Cambial activity of evergreen and seasonal dimorphics around the Mediterranean. *IAWA Bull.* 7(2): 145-153.
- Lutz, H. J. 1943. Injuries to trees caused by *Celastrus* and *Vitis*. *Bull. Torr. Bot. Club* 70: 436-439.

- Macdonald, R.D.S. 1960. Comparative studies of stem and root wood with special reference to some British hardwoods. Rep. Imp. For. Inst. Oxford. 16 pp.
- Mariaux, A. 1980. Esfuerzos anteriores en la medida de la edad y el crecimiento anual de los árboles tropicales. En: Edad y tasa de crecimiento en los árboles tropicales. Edit. Bormann, F.H. y G. Berlyn. Ed. C.E.C.S.A. Inst. Nac. Inv. Rec. Biót. Xalapa, Ver. Méx.
- Menega, A.M.W. 1968. On two new species and one new variety of *Dicranostyles* (Convolvulaceae) collected in the Guianas and Amazonia. Reprinted from Proceedings, series C, 7: 5.
- Menega, A.M.W. 1969. The structure of *Dicranostyles* (Convolvulaceae) *Acta Bot. Neel.* 18 (1): 173-179.
- Menega, A.M.W. 1972. A survey of the wood anatomy of the new world Hippocrateaceae. Reprinted from Research Trends in Plant Anatomy K. A. Chowdhury Commemoration Volume. Ed. A. K. W. Ghose and Mohd. Yunus. pp.61-72.
- Outer, R.W. and W.L.H. Veenendaal. 1976. Variation in wood anatomy of species with a distribution covering both rain forest and savannah areas of the Ivory Coast, West Africa In: Wood structure in Biological and Technological Research (Eds. P. Baas, A. J. Bolton and D. M. Catling). Leiden Bot. Ser. No. 3: 182-195. Leiden University Press, The Hague.
- Paliwal, G.S., and N.V.S.R.K. Prasad. 1970. Seasonal activity of cambium in some tropical trees I. *Dalbergia sissoo*. *Phytomorphology* 20: 333-339.
- Paliwal, G.S., N.V.S.R.K. Prasad., V.S. Sajwan and S.K. Agarwal. 1975. Seasonal activity of cambium in some tropical trees II. *Polyalthia longifolia*. *Phytomorphology* 25: 478-484.
- Peñalosa, J. 1982. Morphological specialization and attachment success in two twining lianas. *Amer. J. Bot.* 69: 1043-1045.
- Philipson, W.R. and B.G. Butterfield. 1967. A theory on the causes of size variation in wood elements. *Phytomorphology* 17: 155-159.
- Putz, F.E. 1980. Lianas vs. trees. *Biotropica* 12(3): 224-225.
- Putz, F.E. 1983. Liana biomass and leaf area of a "tierra firme" forest In the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biótica* 15: 185-189.

- Putz, F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panamá. *Ecology* 65(4): 1713-1724.
- Putz, F.E. 1987. Ecological studies of lianas in Lambir National Parck, Sarawak, Malaysia. *J. Ecology* 75: 523-531.
- Rao, K.S. and Y.S. Dave. 1981. Seasonal variations in the cambial anatomy of *Tectona grandis* (Verbenaceae). *Nord. J. Bot.* 1: 535-542.
- Richards, P.W. 1952. *The Tropical Rain Forest*. Cambridge: Univ. Press. pp 300-336.
- Rogers, S. 1981. Seasonal variation in radial growth and phloem activity of *Terminalia ivorensis* A. Chev. *Ann. Bot.* 47: 603-610.
- Rzedowski. 1985. *Flora fanerogámica del Valle de México*. Vol. 2; ENCB, IPN, Instituto de Ecología. México.
- Sanki, K. 1872. Über die grosse der hoizzellen bei der gemeinen kiefer (*Pinus sylvestris*). *Jahrb. Wiss. Bot. (Pringsheim)*. 8: 401-420.
- Sass, U. and D. Eckstein. 1995. The variability of vessels size in beech (*Fagus sylvatica*) and its ecophysiological interpretation. *Trees* 9: 247-252.
- Shimakura, M. 1936. The height and numer of rays in some coniferous woods. *Bot. Mag.* 5: 438-447.
- Siddiqui, T.O. 1991. Impact of seasonal variation on the structure and activity of vascular cambium in *Ficus religiosa*. *IAWA Bull.* 12(2): 177-185.
- Simon, S.V. 1914. Studien über die Periodizität der Lebensprozesse der in dauernd feuchten Tropengebieten heimischen Bäume. *Jb. Wiss. Botan.* 54: 71-187.
- Spurr, S.H. and M.J. Hyvarinen. 1954. Wood fibre length as related to position in tree and growth. *Bot. Rev.* 20: 561-575.
- Standley, P.C., 1922-1926. *Trees and Shrubs of Mexico*. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 23 (1-5): 1721 pp.
- Ter-Welle, B.J.H. 1985. Differences in wood anatomy of lianas and trees. *IAWA Bull. n.s.* 6: 70.
- Tomlinson, P.B. and F.C. Graighead. 1972. Growth-ring studies on the native trees of sub. tropical Florida. In: *Research Trends in Plant Anatomy*. Ghouse, and A.K.M., Yunus, M. (eds). New Delhi: McGraw-Hill.

- Wilson, B.F. 1989. Tree branches as populations of twigs. *Can. J. Bot.* 67.
- Woodcock, D.W. 1989a. Climate sensitivity of wood-anatomical features in a ring-porous oak (*Quercus macrocarpa*). *Can. J. For. Res.* 19 pp.
- Woodcock, D.W. 1989b. Distribution of vessel diameter in ring-porous trees. *Aliso* 12(2): 287-293.
- Woodcock, D.W. 1994. Occurrence of woods with a gradation in vessel diameter across a ring. *IAWA Journal* 15(4): 377-385.
- Zimmermann M.H. and D. Potter. 1982. Vessel-length distribution in branches, stem and roots of *Acer rubrum* L. *IAWA Bull.* 3: 103-109.