

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

PROYECTO PARA EL ESTUDIO DEL CRECIMIENTO
CAMBIAL DE ESPECIES ARBORESCENTES EN LA
REGION DE CHAMELA, JALISCO.

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A

MARIA CRISTINA SALDIVAR ROJAS

México, D. F.

1975

201

A MI MADRE.

RECONOCIMIENTOS

Considero necesario expresar con respeto mi agradecimiento a las siguientes personas:

Al Dr. Ramón Echenique-Manrique, por su asesoramiento y dedicación a este trabajo.

Al Biólogo Javier Valdés Gutiérrez, por sus valiosos consejos y gran paciencia en la revisión y corrección del manuscrito.

Al M. en C. Rafael Martín del Campo, así como al M. en C. Luis Alfredo Pérez Jiménez, por su amable y valiosa participación en la revisión de este trabajo.

En forma especial quiero reconocer al M. en C. Luis Manuel Pinzón Picaseño, su admirable asesoría en la realización de este trabajo, demostrando durante entonces una gran calidad moral y capacidad intelectual.

Por la revisión bibliográfica agradezco a Armando Butanda Cervera, el empeño y dedicación que demostró para ello.

Al Biólogo Enrique Martínez y Ojeda, agradezco infinitamente todos sus consejos, así como su ayuda valiosísima.

CONTENIDO

| | Pág.No. |
|--|---------|
| RESUMEN | |
| I INTRODUCCION | 1 |
| 1.- <u>Generalidades</u> | 1 |
| 2.- <u>Importancia</u> | 6 |
| 3.- <u>El crecimiento cambial</u> | 8 |
| 4.- <u>Objetivos</u> | 13 |
| 5.- <u>Obtención de información</u> | 13 |
| 6.- <u>Antecedentes</u> | 17 |
| A) <u>Aspectos generales</u> | 18 |
| B) <u>Criterios anatómicos para el estudio de la actividad cambial</u> | 24 |
| C) <u>Factores que influyen en el crecimiento cambial:</u> | 30 |
| C.a) Humedad | 30 |
| C.b) Temperatura | 33 |
| C.c) Compuestos químicos | 38 |
| C.d) Hormonas | 41 |
| C.e) Factores climáticos y edáficos | 45 |
| C.f) Fotoperíodo | 46 |
| C.g) Competencia | 48 |
| C.h) Floración | 49 |
| C.i) Foliación y defoliación | 56 |
| C.j) Desarrollo de yemas | 66 |
| C.k) Crecimiento apical | 70 |

| | Pág.No. |
|---|---------|
| D) <u>Inicio é interrupción del crecimiento</u> | 74 |
| D.a) Inicio del crecimiento en árboles de climas templados | 74 |
| D.b) Inicio del crecimiento en árboles de climas tropicales | 75 |
| D.c) Tipo de porosidad | 78 |
| D.d) Foliación | 79 |
| E) <u>Cambios diametrales del tronco</u> | 80 |
| F) <u>Anillos de crecimiento</u> | 84 |
| F.a) Generalidades | 84 |
| F.b) Anillos de crecimiento en árboles tropicales | 86 |
| F.c) Relación edad-crecimiento en especies que no presentan anillos de crecimiento | 89 |
| G) <u>Periodicidad en los procesos vitales</u> | 92 |
| H) <u>Otras funciones del cambium</u> | 96 |
| I) <u>Evaluación y manejo de datos</u> | 97 |
| J) <u>Técnicas para evaluar el crecimiento</u> | 104 |
| II PROPUESTA DE INVESTIGACION | 108 |
| 1.- <u>Objetivos</u> | 108 |
| 2.- <u>Datos de la zona</u> | 109 |
| A) <u>Localización</u> | 109 |
| B) <u>Hidrología</u> | 110 |
| C) <u>Datos geológicos</u> | 111 |
| D) <u>Suelo</u> | 112 |
| E) <u>Clima</u> | 113 |
| F) <u>Vegetación</u> | 114 |

| | |
|---|-----|
| 3.- <u>Características de la especie Cordia alliodora</u> | |
| DC. | 117 |
| 4.- <u>Consideraciones al material y método</u> | 120 |
| A) Determinación de factores ambientales | 121 |
| B) Determinación de procesos fenológicos | 123 |
| C) Determinación de humedad en el suelo y los problemas que éste ofrece | 124 |
| 5.- <u>Material y equipo propuesto</u> | 126 |
| 6.- <u>Método</u> | 135 |
| A) Determinación de variaciones diametrales | 136 |
| B) Evaluación de factores climáticos | 136 |
| C) Estudio de la actividad cambial | 137 |
| D) Mediciones de humedad edáfica | 140 |
| E) Estudio de la fenología | 141 |
| E.a) Crecimiento longitudinal | 142 |
| E.b) Desarrollo de las hojas | 143 |
| E.c) Caída de hojas | 144 |
| E.d) Floración | 144 |
| E.e) Fructificación | 145 |
| 7.- <u>Sugestiones sobre la anotación y ordenamiento de resultados y observaciones por realizar</u> | 145 |
| 8.- <u>Consideraciones finales</u> | 151 |
| 9.- <u>Literatura citada</u> | 161 |

RESUMEN

Este trabajo consiste en una investigación y recopilación bibliográfica sobre el crecimiento diametral de árboles tropicales y aspectos relacionados con este proceso.

Los objetivos perseguidos son: recabar información sobre crecimiento diametral en árboles de zonas templadas y del mismo proceso en árboles de zonas tropicales con énfasis en trabajos que reportan métodos originales para investigación de este proceso y sobre la mayor cantidad posible de aspectos bióticos y abióticos relacionados con él y por último con base a este análisis, proponer un proyecto de investigación para el estudio del crecimiento diametral en la especie Cordia allagoides DC. bajo las condiciones que se encuentran en la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Chamela, Jalisco (U.N.A.M.).

El proyecto propuesto tiene los siguientes objetivos: determinar la coincidencia de medidas diametrales externas en los individuos con respecto a la actividad del cambium; aclarar las posibles coincidencias existentes entre el crecimiento y otros procesos fenológicos y por último el grado de influencia directa o indirecta que posean algunos factores ambientales sobre la fisiología del crecimiento diametral. Esta proposición incluye información sobre material y equipo requerido, así como formas tentativas para el registro y manejo de datos durante el desarrollo experimental.

I) INTRODUCCION

1.- Generalidades

Debido a que la madera es un material natural al que la humanidad le ha dado múltiples y muy variadas aplicaciones, es conveniente entender no solamente lo que es la madera (tema sumamente amplio) sino también cómo se forma.

La madera es un material derivado de procesos metabólicos de los árboles y las características de este material se verán afectadas grandemente por los factores que actúan durante su formación, por lo que es muy importante saber cómo se forma y qué factores influyen durante el proceso.

La madera está compuesta por las paredes de células cuyo eje mayor es paralelo a la longitud del tronco; son elementos (o fibras) huecas tubulares dispuestos verticalmente. Algunos de estos elementos están dispuestos radialmente, con su eje mayor orientado perpendicularmente al eje lon- gitudinal del tallo. Todas las células que constituyen la madera están cementadas entre sí. Estas fibras poseen tres funciones principales que son: 1° transportar sustancias nutritivas, 2° almacenar sustancias de reserva y 3° sostener mecánicamente al árbol.

Las paredes de las células de la madera están formadas por carbohidratos celulósicos embebidos en una matriz de hemicelulosa y sustancias pépticas, e incrustadas por lignina. Los carbohidratos celulósicos cuyas moléculas están ordenadas en cadenas, se reúnen en haces formando microfibrillas que a su vez se disponen de acuerdo con un ángulo de orientación formando lamelas. Así, las paredes celulares constan de varios estratos: pared primaria, que incluye varias capas y pared secundaria constituida a su vez por las capas denominadas S_1 , S_2 y S_3 cada una de las cuales está

formada por lamelas cuyas microfibrillas poseen diferente ángulo de orientación.

La organización de las microfibrillas en las diferentes capas de la pared celular, es característica para cada una, y de ésto dependen en gran medida las características físicas de la madera. Tanto la composición química como el ordenamiento que tienen las sustancias componentes, determinan una de las propiedades más características de la madera, la anisotropía, que consiste en reaccionar de diferente manera a un mismo factor en cada uno de sus planos estructurales. También debido a su composición química y su estructura física, la madera tiene la propiedad de ser un material higroscópico, con una alta capacidad para ganar o perder humedad, dependiendo de las variaciones de ésta en el ambiente.

Este material es el resultado de la actividad periódica del tejido meristemático lateral, "cambium", cuyas células son capaces de dividirse periclinalmente, dando lugar a células que al diferenciarse, serán los elementos constitutivos de la madera (xilema) hacia la parte interna y el cambium se desplaza gradualmente hacia la parte exterior del árbol. El tejido meristemático lateral forma también al tejido externo denominado floema, a través del cual se transportan las sustancias nutritivas sintetizadas en las hojas.

El cambium consiste, teóricamente, en una sola hilera de células dispuestas como una capa tubular muy difícilmente identificable, por lo que numerosos autores consideran mejor denominar al cambium y las células cercanas a él como "zona cambial", región que incluye tanto a las células de la hilera cambial denominadas "células iniciales", como a las células derivadas por la división de las iniciales que aun poseen capacidad de dividirse.

El cambium está formado por dos tipos de células, las células iniciales fusiformes y las células iniciales de rayo (isodiamétricas). De las primeras derivan todos los elementos longitudinales de la madera y de las segundas los elementos transversales.

Las células iniciales del cambium experimentan durante la época activa de este tejido, divisiones en el plano tangencial, originándose de cada una, dos células "hijas", una permitirá la continuidad meristemática del tejido y la otra, después de algunas divisiones más, empezará a diferenciarse, en un elemento de xilema si ha sido formada hacia la parte interna, o en un elemento de floema si se ha formado hacia la porción externa.

La diferenciación, involucra tanto el aumento en dimensión de las células derivadas del cambium, como a la acumulación de lignina en sus paredes.

La mayoría de los estudios efectuados sobre la actividad cambial, se han llevado a cabo desde el punto de vista morfológico o descriptivo. El tema ha sido tratado también en diversos libros de texto, pero de manera general, por lo que es factible decir que esta información es imprecisa y escasa. Los trabajos de tipo experimental también pueden considerarse escasos y aún más los que tratan de explicar cuáles son y cómo actúan los factores que controlan este proceso.

La revisión de la bibliografía sobre el tema, plantea la necesidad de estudiarlo de manera más profunda, abarcándolo conjuntamente desde los puntos de vista fisiológico, anatómico y ecológico, para poder adquirir una información integral y profunda que permita comprender del modo más completo posible, cómo es que crecen los árboles en grosor.

Revisando los métodos seguidos por diversos autores, tanto los que han trabajado sobre el crecimiento de árboles que se desarrollan en climas templados, como los realizados en árboles tropicales, los cuales son menos numerosos, se obtiene un criterio que hace posible efectuar trabajos sobre este mismo aspecto, en los que podrán introducirse diversas variaciones o innovaciones, que dependerán de las finalidades inmediatas del trabajo, así como de las condiciones y de los medios de que se disponga.

La Universidad Nacional Autónoma de México, cuenta con la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión situada en Chamela, Jalisco, donde es posible efectuar mediciones ambientales y climáticas del lugar pudiendo "controlar" cualquier diseño experimental que se desee realizar, sin riesgo de perturbaciones o de cualquier otro aspecto que afecte la exactitud de los experimentos.

Por otra parte, después de determinar los géneros y las especies existentes en los terrenos de la mencionada Estación, se observa que el sitio está dentro del área de distribución de Cordia elaeagnoides, que además de la importancia ecológica que en sí misma posee, constituye una fuente de material para una labor artesanal creciente, no solamente por la belleza de la madera, sino también por las características de dureza y durabilidad de la misma. (Pennigton y Sarukhán 1968).

Por la revisión detallada de estadísticas económicas, no es posible afirmar que Cordia elaeagnoides esté considerada como una especie importante desde el punto de vista económico; sin embargo, son evidentes las piezas de artesanía realizadas con su madera, la que es conocida popularmente como "cueramo", "barcino" y "bocote", con la que se producen

hermosas figurillas, y también se utiliza para la fabricación de muebles. Además se exporta al extranjero en pequeña escala como chapa.

La utilización que está teniendo esta madera, requiere que se cuente ya con los conocimientos esenciales para poder manejar a la especie como un recurso costeable, teniendo en cuenta no solamente su aprovechamiento máximo en el presente, sino también para el futuro.

Es necesario también conocer los requerimientos indispensables para la reproducción, la germinación y el crecimiento de la especie, para obtener una producción costeable que a la vez permita conservarla, al mismo tiempo que se mantenga el equilibrio fundamental del sistema ecológico al que pertenece; equilibrio que por su parte, es también necesario para el desarrollo de la especie misma.

Resumiendo, puede expresarse que idealmente, debería contarse con una gran cantidad de información acerca de las necesidades que una determinada especie, considerada como un recurso útil, tiene en cada una de las etapas de su desarrollo, así como también debería contarse con una valoración del papel ecológico que desempeña en el medio en que vive. Solamente así se tendría la seguridad de estar efectuando un uso razonable del recurso.

Es conveniente aclarar, que el crecimiento de un árbol, los factores que lo rigen, las exigencias que este proceso requiere y el rango en el que éste actúa, son parte solamente del total de información que debe tenerse cuando se desee efectuar la explotación adecuada de alguna especie. Sin embargo, el proceso de crecimiento adquiere mucho mayor importancia, si se tiene en cuenta que del crecimiento diametral en particular, dependerá la cantidad y la calidad de la madera formada, lo cual está en inti

ma relación con el aspecto económico (producción) sobre todo en el caso de Cordia allagoides, en la que la madera es el material aprovechable.

En México, como en algunos otros países, este tipo de investigaciones no son frecuentes y en ocasiones aunque se efectúen, no se les toma en cuenta, de tal modo que es posible afirmar que en la mayoría de los casos, no se está haciendo un uso razonable de los recursos naturales, lo que tendrá graves consecuencias para el futuro.

2.- Importancia

El conocimiento del crecimiento diamétrico de los árboles constituye un aspecto importante, ya que es una manera de cuantificar la fenología de una especie. Siendo un parámetro que permite valorar con mayor exactitud las fases que constituyen a los ciclos vitales y efectuar comparaciones entre el comportamiento fenológico de varias comunidades de la especie, dentro de una zona dada, así como en regiones con diferentes condiciones ambientales, determinando de este modo variaciones o semejanzas en el crecimiento como un proceso indicador de la casi totalidad de los procesos fisiológicos de una planta arbórea. Permite también el conocimiento de las relaciones entre estos procesos y los valores macroclimáticos o microclimáticos, haciendo posible determinar los principales factores ambientales que por su grado de correlación influyen sobre el crecimiento.

También por medio de este tipo de estudios, es posible observar al crecimiento radial y otros procesos fisiológicos en relación con cambios ambientales y tiempo.

El crecimiento de los árboles que se desarrollan en zonas templadas constituye un campo de estudio sobre el que se cuenta con bastante

información. La mayoría de las especies de estas regiones presentan estratos de crecimiento fácilmente diferenciables, lo cual permite determinar su edad con precisión y establecer correlaciones entre características anatómicas y factores ambientales.

En cambio en zonas tropicales o sub-tropicales, se ha realizado menor cantidad de trabajos al respecto, por lo que se conoce poco sobre el crecimiento cambial de árboles tropicales, su fisiología y factores con los que puedan estar relacionados. Además, las especies arbóreas de estos lugares carecen, en su gran mayoría de estratos de crecimiento claramente diferenciables y presentan mayor complejidad anatómica, lo que hace más difícil la interpretación de su fisiología y su correlación con factores del medio.

Las investigaciones sobre el crecimiento cambial de árboles tropicales, así como los factores y procesos con él relacionados, involucran una metodología hasta ahora poco desarrollada y aunque podría utilizarse la diseñada para estudios en especies de zonas templadas, hay muchos factores importantes que difieren en ambas regiones, por lo que no es muy recomendable esta práctica.

Por otra parte, ya que el crecimiento diametral está determinado por la actividad del meristemo secundario (cambium), es factible cualificarlo o cuantificarlo a nivel anatómico o bien por cambios dimensionales externos.

La ejecución de investigaciones sobre crecimiento radial, así como de otros procesos fisiológicos y su relación con diversos factores ambientales, posee importancia a dos niveles:

En el nivel básico, la información aportada contribuirá al enten

dimiento de los procesos vitales de las especies estudiadas, su papel en la naturaleza y la posibilidad de modificarlos artificialmente.

En el nivel práctico, estos datos serán de gran utilidad en el diseño de plantaciones forestales de producción óptima y manejo adecuado del recurso.

3.- El crecimiento cambial

El crecimiento longitudinal en los vegetales se produce por división y diferenciación de las células meristemáticas apicales lo que también, dará lugar a los primordios de las hojas, a las yemas axilares, así como al tejido precursor del cambium vascular (procambium) y al aumento en longitud.

Una vez constituido el procambium, éste dará lugar a células de xilema primario hacia el interior y de floema primario hacia el exterior. Sin embargo, llegará un momento en el que ya todas las células procambiales se hayan diferenciado en protoxilema o en protofloema; en este momento, cuando se tiene solamente una hilera de células procambiales sin diferenciarse, queda constituido el cambium. Sobre este proceso existen varias opiniones, pero lo anteriormente expuesto constituye una de las más aceptadas y debe entenderse además que esto es un proceso complejo.

De manera general se ha llamado crecimiento primario al crecimiento longitudinal y más específicamente al crecimiento que se efectúa gracias a las divisiones del meristemo apical. Se considera que el cambium es un meristemo de origen primario. Sin embargo, todos los tejidos derivados por divisiones celulares del cambium, son considerados tejidos de origen secundario.

El crecimiento en diámetro o radial de los árboles, conocido también como crecimiento cambial, o secundario, depende de la actividad del meristemo secundario denominado cambium, el cual es un tejido constituido por células iniciales que son las que perpetúan a este meristemo y cuyas derivadas por diferenciación formarán los elementos típicos de la madera, (xilema) así como también los elementos del floema.

Las células iniciales que constituyen al cambium son de dos tipos;

- 1) células iniciales fusiformes: cuyas derivadas se diferenciarán dando lugar a todos los elementos longitudinales de la madera: vasos, traqueidas, parénquima longitudinal, etc.
- 2) células iniciales de rayo: cuyas derivadas se diferenciarán dando lugar a todos los elementos radiales de la madera: traqueidas de rayo, parénquima de rayo, etc.

El aumento en diámetro tiene lugar principalmente por la actividad de las células del cambium; esta actividad consiste en divisiones periclinales (en el plano tangencial) de las células iniciales del cambium, originándose hileras de elementos alineados radialmente tanto en el floema como en el xilema, lo que a su vez va originando un desplazamiento del meristemo secundario hacia el exterior.

Aunque teóricamente el cambium está formado por una sola hilera de células, es muy difícil poder individualizarla. En realidad todas aquellas células del cambium vascular que estén experimentando divisiones constituyen la zona cambial, porción a partir de la cual los elemen

tos que se diferencian hacia la parte interna constituirán al xilema y los que se diferencien hacia la parte externa constituirán al floema.

La diferenciación de las células derivadas del cambium involucra fundamentalmente los siguientes aspectos:

- 1) Crecimiento dimensional: un aumento en diámetro y alargamiento de las células derivadas.
- 2) Engrosamiento de paredes: formación de la pared secundaria
- 3) Lignificación: depósito de lignina en las paredes celulares, a partir de sustancias precursoras propias de las células derivadas.

Es necesario entender que el cambium no está continuamente activo, ya que su actividad se produce por períodos; por lo tanto hay ciertas épocas en las que este tejido permanece inactivo.

En árboles de climas templados y fríos, el cambium permanece inactivo durante el invierno y conforme se acerca la primavera, se van observando tales variaciones en la zona cambial, que es posible identificar el inicio de la actividad de este meristemo. Debido a esto, las células que lo constituyen tienen aspectos diferentes según sea invierno o primavera. Las diferencias han sido estudiadas en diversas especies. De manera general se puede decir que durante la época de actividad, la zona cambial se observa más imprecisa; y es más difícil su delimitación, como si hubiera un mayor desarreglo y conforme el período de inactividad se acerca, se va restableciendo el ordenamiento; las paredes de las células, al irse engrosando, hacen esta región, mucho más conspicua.

La iniciación de la actividad cambial durante la primavera, ha

sido relacionada con varios factores, entre los cuales, los más importantes son:

- 1) Factores climáticos: fotoperíodo, termoperíodo, precipitación y cambios de humedad ambiental o edáfica.
- 2) Factores fisiológicos: actividad de las yemas, caída y formación de hojas, floración, etc.

A pesar de que la evaluación de los factores climáticos es cuantitativa, la valoración de los procesos fisiológicos es un aspecto cualitativo; sin embargo, se han realizado variadas investigaciones, observando correlación de estos factores con el proceso del crecimiento.

En cuanto a los factores fisiológicos, se sabe que las hormonas vegetales producidas en las porciones meristemáticas apicales, son transportadas hacia el tronco donde actúan como estimulantes en la reiniciación de la actividad celular del cambium. Este mecanismo ha sido rebatido por varios autores, por lo que es un hecho respaldado con suficientes investigaciones, por lo que se acepta que la producción de hormonas vegetales en las porciones jóvenes, juega un papel importantísimo sobre la actividad meristemática.

En algunas especies se observa con facilidad la iniciación de la actividad del cambium en porciones del tallo cercanas a las yemas apicales y después se va generalizando hacia las partes inferiores del tronco. Sin embargo, hay casos en que la actividad del cambium se inicia simultáneamente a través de todo el tallo y de las ramas. Las variaciones existentes en el inicio del crecimiento parecen depender de: la especie, la edad, la competencia a que están expuestos los individuos, etc. Estas variaciones no permiten hacer generalizaciones, ya que en ciertos casos

el inicio puede relacionarse claramente con otros procesos o factores, en tanto que en otros casos, los procesos son diferentes y difícilmente se pueden relacionar.

Por lo que respecta al período en que el cambium permanece activo, parece no existir una relación entre ello y el crecimiento primario en las porciones apicales; sin embargo, aun dentro de esto hay variaciones según la especie; la edad de la planta, la porción que se considere, así como las condiciones ambientales de la región.

Así, en especies de zonas templadas, la actividad del cambium es periódica y cada estrato de crecimiento corresponde a la cantidad de xilema formado en un año, de manera que se puede saber con bastante aproximación la edad del árbol que es más o menos igual al número de estratos que presenta. Pero aun en estos casos, es necesario recordar que pueden influir gran número de factores que resten exactitud a los cálculos, sea debido a que en los primeros años del desarrollo del árbol, la formación de anillos es muy irregular o también debido a la producción de anillos anormales: múltiples o discontinuos; alteraciones que pueden deberse a cambios en los factores climáticos o por factores ambientales como la competencia, el parasitismo u otros.

En las zonas tropicales el problema es aun mayor, ya que el porcentaje de árboles que presentan anillos anuales de crecimiento es menor y la diversidad de especies es mayor, además de la complejidad natural de estas comunidades. Quizá por esto los estudios que se han hecho sobre el tema son escasos.

Es importante aclarar, que el crecimiento diametral, tanto en especies de zonas templadas, como tropicales o de cualquiera otra región,

no está directamente influido por factores climáticos, sino que su efecto parece ser más bien secundario. Se sabe que los períodos de sequía actúan influyendo sobre la caída de las hojas, lo que a su vez modifica la actividad fotosintética, de la que depende la síntesis de alimentos y de hormonas, necesarias éstas para estimular el inicio del crecimiento. Asimismo, la duración de los días influye sobre la floración, observándose que este proceso y la caída de las hojas se producen simultáneamente en la mayoría de las especies caducifolias. Pero también es innegable la influencia del clima sobre los procesos del desarrollo de yemas apicales que involucran la formación de hormonas vegetales.

Finalmente, hay que establecer que los factores climáticos están íntimamente relacionados entre sí, de modo que el efecto aislado de uno de ellos sobre algún proceso fisiológico es difícil de valorar y sería de poca ayuda para establecer su grado de influencia sobre cualquier proceso fisiológico.

4.- Objetivos

Los objetivos inmediatos de esta tesis son los siguientes:

- a) Recopilar la información bibliográfica disponible sobre el crecimiento cambial y problemas relacionados.
- b) Proponer un proyecto para el estudio del crecimiento cambial o secundario de una especie arbórea tropical en la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Chamela, Jalisco, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México.

5.- Obtención de información

Para lograr estos objetivos, se llevó a cabo una revisión bibliográfica exhaustiva. Sin embargo, es conveniente aclarar que la amplitud

de la literatura sobre este tema es tal, que hubo trabajos que no fue posible consultar. Por otra parte, este aspecto ha sido abordado de modo muy general en algunos libros de texto, por lo cual la mayor parte de la información fue obtenida a partir de trabajos originales; entre estos, se tomaron en cuenta investigaciones realizadas sobre especies tropicales, aspecto en el que la literatura es bastante reducida.

Las publicaciones se fueron obteniendo a partir de índices como el Biological Abstracts, Forestry Abstracts, etc. A partir de los primeros artículos consultados, se continuó la recopilación basada en sus listas de referencias, y así sucesivamente.

Cada artículo se revisó detalladamente, haciéndose una síntesis de lo que se consideró más importante; esta información se anotó en tarjetas para facilitar su manejo, de manera que cada artículo consultado posea un determinado número de tarjetas, dependiendo de la cantidad y el tipo de información contenida, de acuerdo a lo cual se formaron grupos de tarjetas.

Del análisis y estudio de los diversos trabajos efectuados sobre el crecimiento secundario y la actividad cambial o crecimiento en diámetro de árboles, fue posible realizar la siguiente clasificación.

- A) TRABAJOS REALIZADOS EN ZONAS TROPICALES.
 - 1.- Trabajos basados en una sola especie
 - 2.- Trabajos basados en varias especies
- B) TRABAJOS REALIZADOS CON ARBOLES DE ZONAS TEMPLADAS.
 - 1.- Trabajos basados en una sola especie
 - 2.- Trabajos basados en varias especies

Algunos autores se han preocupado por establecer si las especies estudiadas poseen anillos de crecimiento verdaderamente anuales,

siendo el cálculo de edades para mejor aprovechamiento forestal la principal finalidad de este tipo de trabajos.

En otros trabajos se han tratado de establecer los factores ambientales que controlan al crecimiento.

Ciertos trabajos consultados pueden agruparse, ya que se han abocado a la búsqueda de funciones matemáticas representativas del crecimiento de los árboles de una determinada zona, para poder extrapolar posteriormente, con medidas radiales tomadas en cualquier otro tipo de individuos con características semejantes, como es el crecimiento. Dentro de este tipo de investigaciones, algunos autores han utilizado medidas radiales obtenidas periódicamente que aplican a funciones matemáticas, por las cuales expresan al crecimiento de las especies estudiadas.

Existen también trabajos de tipo fisiológico en los que sus autores se han esforzado por comprender cómo es la fisiología del cambium y los factores que la determinan.

Los trabajos de investigación bibliográfica sobre el tema, son de diferentes enfoques: algunos se han realizado de manera general con información propia para libros de texto. Otros se han concretado a criticar y discutir a las investigaciones realizadas sobre el tema; existen también algunos que pueden considerarse compendios de toda la información que existe sobre el tema, tratando de expresar lo que han hecho diversos investigadores brindando así, gran información.

Hay trabajos en los que se explican metodologías e instrumentos para la realización de estudios de crecimiento secundario. Existen también trabajos en los que se considera a los elementos y características anatómicas de cada uno de los estratos de crecimiento formados por actividad fisiológica del cambium como elementos decisivos para la taxonomía.

El estudio de la bibliografía con los diversos tipos de trabajos consultados, contribuyó a fundamentar y formar criterio para el cumplimiento del principal objetivo de este trabajo, consistente en la formulación de un proyecto que permita estudiar al proceso del crecimiento en grosor en Cordia elaeagnoides.

Entre los trabajos consultados fueron solamente un grupo reducido de ellos los que determinaron la dirección de la investigación a proponer.

Las investigaciones que conjuntamente han enfocado al crecimiento diametral y la actividad del cambium con respecto a la influencia de los factores ambientales, han sido de mayor ayuda para la formulación del proyecto, objeto de este trabajo. Desde luego que poseen importancia primaria aquellos trabajos de tipo experimental realizados en zonas tropicales.

Para facilidad de consulta se proporciona una lista de las contribuciones que determinaron las características de este trabajo:

A) TRABAJOS DE TIPO EXPERIMENTAL REALIZADOS CON ARBOLES DE ZONAS TROPICALES

Catinot, R., 1970.

Chowdhurry, K. A., 1935.

Chowdhurry, K. A., 1940.

Chowdhurry, K. A., 1940.

Daubenmire, R., 1972.

Koriba, K., 1958.

Lojan, L., 1967.

Mariaux, A., 1969.

Mariaux, A., 1970.

Tschinkel, H. M., 1966.

- B) TRABAJOS DE TIPO TEORICO EFECTUADOS EN REGIONES TROPICALES.
Chowdhurry, K. A., 1957.
- C) TRABAJOS DE TIPO TEORICO REALIZADOS EN REGIONES TEMPLADAS.
Sampson, A. W. y Glock, W. S., 1942.
- D) TRABAJOS DE INVESTIGACION EXPERIMENTAL EFECTUADOS EN ARBOLES DE ZONA DESERTICA.
Turner, R., 1963.
- E) TRABAJOS DE TIPO EXPERIMENTAL REALIZADOS EN ARBOLES DE ZONA TEMPLADA.
Kozlowski, T. T., 1963.
Phipps, R. L., 1961.
- F) TRABAJOS EXPERIMENTALES REALIZADOS CON ARBOLES DE ZONA ARIDA.
Alfaro, M.; Avila, G., Hoffmann, A., Kamern J., 1972.

6.- Antecedentes

Toda la información obtenida de la consulta bibliográfica, se organizó del siguiente modo:

- A) Aspectos generales
- B) Criterios anatómicos para el estudio de la actividad cambial.
- C) Factores que influyen en el crecimiento cambial:
 - C.a) Humedad
 - C.b) Temperatura
 - C.c) Compuestos químicos
 - C.d) Hormonas
 - C.e) Factores climáticos y edáficos
 - C.f) Fotoperiodo

- C.g) Competencia
- C.h) Floración
- C.i) Foliación y defoliación
- C.j) Desarrollo de yemas
- C.k) Crecimiento apical

- D) Inicio é interrupción del crecimiento
 - D.a) Inicio del crecimiento en árboles de climas templados
 - D.b) Inicio del crecimiento en árboles de climas tropicales
 - D.c) Tipo de porosidad
 - D.d) Foliación

- E) Cambios diametrales del tronco

- F) Anillos de crecimiento
 - F.a) Generalidades
 - F.b) Anillos de crecimiento en árboles tropicales
 - F.c) Relación edad-crecimiento en especies que no presentan anillos de crecimiento

- G) Periodicidad en los procesos vitales

- H) Otras funciones del cambium

- I) Evaluación y manejo de datos

- J) Técnicas para evaluar al crecimiento

- A) Aspectos generales

El crecimiento diametral, el crecimiento longitudinal, la forma ción y caída de las hojas, la floración, etc., son aspectos parciales del ciclo de vida de un árbol. El conocimiento integral de estos procesos es poco conocido y aunque muchos autores han podido establecer

ciertas correlaciones con aspectos ambientales, poco se ha hecho para valorar en conjunto a todos los factores.

Sampson y Glock (1942) mencionan en una crítica a algunos de los trabajos hechos sobre el crecimiento, que la manifestación de habi- lidades inherentes de los procesos de crecimiento, está regida por el medio. Koriba (1958) concuerda también con esto, según expresó en su trabajo realizado en Singapur sobre la periodicidad del crecimiento en árboles tropicales, donde afirmó que son las influencias ambientales las que determinan la expresión de las potencialidades genéticas del proceso de crecimiento.

No todas las respuestas de crecimiento son ocasionadas por los mismos factores según afirmaron Sampson y Glock (1942), quienes añadie- ron también que no es posible afirmar que sea un solo factor el que de- termina los procesos de crecimiento. Estos autores recomendaron estudiar este proceso en relación con el mayor número de aspectos y variables posibles, ya sean de carácter fisiológico o ambientales.

En las especies en que la actividad de crecimiento se efectúa periódicamente, se ha tratado de relacionar el proceso con la estacio- nalidad de las variaciones climáticas, pensando que pudiera ser lo que regule el crecimiento. Pero Koriba (1958), expresó que el crecimiento, sea un proceso periódico o no, es siempre de carácter inherente en el que mecanismos internos e influencias externas actúan conjuntamente.

Kozlowski (1963), afirmó que el crecimiento de un árbol es un proceso complejo que involucra la respuesta de los meristemas a estí- mulos intrínsecos y extrínsecos no uniformes ni en tiempo, ni en espa- cio.

Según Gaetner (1964) las etapas sucesivas de crecimiento están reguladas por procesos fisiológicos propios de cada especie, mas no se puede negar la influencia que tiene el medio sobre estos procesos, lo cual se evidencia claramente al observar la gran concordancia existente entre el crecimiento y sus variaciones con respecto a los cambios de los factores climáticos o ambientales.

La mayoría de los trabajos sobre este tema, se ha efectuado únicamente estableciendo o tratando de cuantificar la relación entre los valores climáticos y los valores de crecimiento. Un ejemplo es el trabajo de Phipps (1961), quien hizo un estudio de datos dendrométricos en un bosque caducifolio de Ohio, Estados Unidos de Norte América. El autor reconoció que el inicio y la rapidez de crecimiento se ven aparentemente determinadas por la humedad, la temperatura y el alimento disponible principalmente; pero de la evaluación de estos factores no siempre se obtienen correlaciones positivas.

Para una zona tropical como la de la División Forestal de Dehra Dun, en la India, Chowdhury, (1939; 1940a; 1940b) trabajó sobre la formación de anillos de crecimiento, sin establecer una dependencia clara de la posible influencia de las lluvias sobre el inicio del crecimiento.

Kozlowski (1963), afirmó que las variaciones en los valores de crecimiento se deben a fluctuaciones ambientales; añadió que esta dependencia es fuertemente variable y puede diferir aún dentro de una misma estación de crecimiento, ya que en ocasiones se tiene un alto grado de correlación entre el inicio del crecimiento y los valores de la temperatura; pero hacia el final del proceso, la influencia de la temperatura disminuye grandemente.

Por otro lado, es conveniente tener en cuenta que las distintas porciones de un árbol crecen de diferente modo, tanto en magnitud como en tiempo. Sampson y Glock (1942), añadieron que es necesario aclarar que el crecimiento puede ser considerado, diametral o longitudinalmente de diferente manera y a diversos niveles. Estos autores afirman también que debido a estas diferencias, se puede decir que hay cinco formas principales de evaluar al crecimiento:

- 1) Crecimiento volumétrico
- 2) Crecimiento longitudinal del tallo
- 3) Cambios en el peso seco o fresco
- 4) Cambios en el número de hojas
- 5) Desarrollo de flores y frutos

Ya que según los autores, todos estos procesos son manifestaciones del crecimiento sobre las que, el ambiente actúa como factor determinante.

Kozłowski (1963), expresó que también es posible evaluar el crecimiento por los cambios anatómicos que sufre la estructura del patrón de crecimiento, lo que se efectúa por la delimitación de las capas sucesivas de xilema formadas en cada estación.

El mismo autor consideró también que es posible estimar al proceso del crecimiento; con respecto al tiempo, que puede ser de varios años o de un sólo día y que estará dado por la duración del estudio, así como por la periodicidad con que se registre. Así, la representación gráfica de datos de crecimiento evaluados periódicamente, es un método que permite la correlación de este proceso en el tiempo. Loján (1968), aclaró que esta comparación constituye una gráfica signoidea, la que al

gunos autores han considerado como típica de especies que presentan periodicidad en su crecimiento; esta curva está en función de lo que cada árbol crece por unidad de tiempo, unidad que será determinada por la frecuencia con la que se efectúen los registros o evaluaciones del crecimiento. La pendiente de esta curva, varía de acuerdo con la edad del árbol y presenta, según el autor, un valor característico para cada especie. En lo que respecta a la longitud de la curva, está dada por la longitud del período de crecimiento, lo que a su vez depende de que sean especies nativas o introducidas, así como de la procedencia de estas últimas.

Para la mayoría de los autores, el clima, el ambiente en general, la distribución original y la fisiología de las especies, son los factores que regulan el crecimiento. Sin embargo, hay otros factores de una importancia menos conspicua, que también parecen controlar este proceso, como son: la competencia, la edad, la procedencia, etc. Sampson y Glock (1942), expresaron que es necesario tomar en cuenta efectos tales como el ataque por microorganismos patógenos, cuyo daño podría afectar al proceso de crecimiento, ya que perjudicaría al árbol de un modo general, afectando la fisiología de todos los procesos vitales. Los insectos desfoliadores causarían anomalías en los anillos de crecimiento, provocando el mismo efecto que el que ocasionan las alteraciones de los factores climáticos.

Phipps (1961), expresó que la edad y la competencia son aspectos que influyen en las variaciones del crecimiento y que este efecto puede ser mayor que el determinado por factores hereditarios.

Finalmente Lojén (1968), indicó que de modo general la intensi-

dad del crecimiento se basa en tres aspectos principales:

- 1) El área foliar
- 2) La capacidad asimiladora de cada individuo
- 3) La duración del período de crecimiento

El autor consideró que el clima, la procedencia de las especies introducidas, la fisiología y los factores ambientales en general quedan reflejados afectando la duración del período de crecimiento, el cual podrá ser mayor o menor, pero cuya tendencia es típica para cada especie.

La importancia de este tipo de conocimientos ha sido recalcada por algunos autores como:

Chowdhury (1939), quien expresó que los trabajos realizados para el estudio de estratos de crecimiento, son de gran utilidad, ya que son una buena fuente de información para el conocimiento del crecimiento volumétrico anual de cada árbol, de lo cual dependerá fundamentalmente la estabilidad de las rotaciones forestales.

Por otra parte, Loján (1968) afirmó que las prácticas de silvicultura tales como las podas, los aclareos, la aplicación de fertilizantes, la reforestación, etc., se verían mucho más favorecidas y por lo tanto serían más efectivas, si se realizaran tomando en consideración la fenología del crecimiento; ya que se ha observado que las plantas durante el período activo consumen mayor cantidad de fertilizante. Añadió además que el crecimiento radial se considera como un buen indicador de la actividad foliar; por lo tanto, sería posible, con esta información, determinar cuál es la mejor época para abonar. El autor añadió que la mejor temporada para establecer plantaciones es la anterior al inicio del crecimiento radial y que la presencia de malas hierbas no establece competencia con árboles que se encuentren en período de reposo.

Finalmente, desde un punto de vista más básico, es importante considerar lo que Chowdhury, (1964) expresó acerca de que, en comparación con la enorme diversidad de especies tropicales, realmente son muy pocas las especies estudiadas y que prácticamente no se conoce nada de su fenología.

Lo anterior justifica la importancia de este tipo de trabajos y evidencia la gran necesidad que se tiene de ellos.

B) Criterios anatómicos para el estudio de la actividad cambial

La anatomía y la fisiología del cambium en árboles de zonas templadas, son aspectos bastante estudiados, disponiéndose de abundante información al respecto. En contraste, no se puede afirmar lo mismo para los árboles de regiones tropicales, sobre los cuales es necesario una mayor cantidad de estudios e investigaciones.

Para la zona templada, Phipps (1961) estableció que la formación de las células de floema en la última parte de un período de crecimiento, así como su grado de desarrollo y diferenciación, dependen de las condiciones prevaletientes durante el verano del año anterior; añadiendo sin embargo, que una parte de estas células maduran en la estación precedente al establecimiento de la latencia, en tanto que otras lo hacen hasta el año siguiente, lo que según este autor, coincide, a su vez, con los dos máximos de acumulación de almidón, pensando que este compuesto podría influir en la maduración del floema.

Aprovechando información similar, Chowdhury, (1939) hizo un trabajo sobre la formación de anillos de crecimiento en árboles de la India, tratando de determinar la actividad cambial y utilizando como índice la presencia o ausencia de almidón en las células iniciales del cambium.

Sin embargo, encontró que esto, en ocasiones, puede ser confuso y optó por aprovechar, como un mejor criterio, las características anatómicas que la zona cambial presenta en cada etapa sucesiva de una estación de crecimiento. Observó que durante el período de latencia, el cambium consta de una sola hilera de células y está situado entre el xilema y el floema, a diferencia del período de actividad, cuando tiene lugar la producción de células madres que se irán dividiendo y diferenciando hacia los diversos tipos de células que serán los que normalmente podrán encontrarse en la madera. Según este autor, al inicio de la estación de crecimiento, es sumamente difícil la delimitación del estrato cambial uniseriado, ya que las células madres recién derivadas, tienen forma y tamaño semejantes, condición de uniformidad que enmascara a la hilera de células cambiales. En la época de gran actividad, las células de esta zona presentan las caras radiales de la pared celular, más gruesas que las tangenciales, hasta que finalmente, cuando la estación de crecimiento se acerca a su última etapa, el número de células es más fácil de identificar ya que, además, se van acentuando diferencias zonales en la región cambial.

Son varios los trabajos en los que Chowdhury, 1939; 1940a; 1940b, aprovechó este tipo de información para establecer cuándo el cambium y la zona que le rodea se encuentran en estado latente o activo, considerando la posición, forma y tamaño de las células.

También encontró este mismo autor que, en general, cuando las células de parénquima terminal se encuentran en una sola hilera, tienden a presentar una estructura semejante a la de las células madres de xilema que se encuentran en posiciones adyacentes, lo cual conduce a confusio-

nes, dificultad que este autor venció, utilizando una técnica a base de floroglucina, recomendando que la observación de este parénquima se facilita durante la etapa final del período de latencia, cuando las células madres están ya bien diferenciadas.

A causa de la gran variación estructural de los anillos de crecimiento, su delimitación constituye un problema tanto en zonas templadas como en tropicales.

Mariaux (1969) pone de manifiesto esta variación al tratar de entender la periodicidad de los estratos de crecimiento en Terminalia superba, especie tropical en la que hay diferencias en el desarrollo del parénquima aun de un anillo a otro.

En ocasiones, un examen a simple vista, delata la presencia de zonas claras y oscuras en la madera, que no son determinadas por diferencias en grosor tangencial de la pared celular, ni de los diámetros radiales ni del número de células para una determinada distancia radial; sin embargo, con ayuda de rayos X, se reforzó la primera observación, llegándose a la conclusión de que, tales variaciones zonales se deben a diferencias en la composición química (Mariaux, 1970).

Por lo anteriormente expresado, se puede pensar que la delimitación de los anillos de crecimiento, en árboles de zonas tropicales, está sujeta a un gran número de variaciones, las que no sólo podrán ser anatómicas, sino que también podrán deberse a la composición química.

Chowdhury (1964), en la India, hizo una tentativa de estudio, sobre la utilización de datos anatómicos de los anillos de crecimiento como una herramienta para la taxonomía. Encontró que cerca del 25% de

los árboles tropicales muestran anillos de crecimiento diferenciables. También estimando que son esencialmente cuatro las estructuras anatómicas que hacen posible la delimitación de cada anillo de crecimiento: 1°.- La porosidad, si es difusa o anular, 2°.- La frecuencia de vasos en la madera temprana y en la madera tardía. 3°.- El grosor de las paredes en las fibras de la madera temprana o tardía y 4°.- Las características del parénquima marginal.

De estas características, es importante señalar, que de los árboles tropicales con anillos de crecimiento, el 1% muestra una estructura de verdadera porosidad anular; añadió el autor que de los géneros que en zonas templadas presentan porosidad anular típica, en zonas tropicales no necesariamente la presentan.

Chowdhury, (1940b) estableció que la mayoría de las especies con porosidad anular se distribuyen en zonas templadas, hecho que primeramente conduce a pensar en que el rigor de estas regiones pudiera ser causante de la formación de tal tipo de porosidad, como una respuesta a este clima; pero en realidad esto le parece poco probable, ya que hay especies con este tipo de porosidad en regiones tropicales. Sin embargo, este mismo autor menciona que algunos individuos con una porosidad determinada, pueden presentar otro tipo de porosidad cuando se desarrollan en regiones diferentes, sabiéndose que algunas especies con porosidad normalmente difusa, presentan porosidad anular cuando crecen en zonas alpinas.

Tratando de entender cuáles pudieran ser los factores que rigen o influyen en el tipo de porosidad, Chowdhury, (1964) encontró que son varios los investigadores que han querido relacionar esto con factores ambientales o con hábitos de foliación, pero en su opinión, este aspecto es

tá poco estudiado, aceptando que aunque el ambiente tiene una influencia considerable en los diversos procesos biológicos, el efecto en éstos no será de igual magnitud para las diversas especies, individuos o poblaciones. Asimismo, las respuestas hacia condiciones adversas durante el período de crecimiento, no serán las mismas. Tal es el caso de Cedrela toona, cuya reacción a factores desfavorables consiste en la producción de células de parénquima concéntrico en bandas en la etapa media del período de crecimiento.

A fin de ejemplificar más las variaciones en lo que respecta a la porosidad, es conveniente añadir que aun en las diferentes especies de un mismo género, podrán encontrarse diferencias. Algunas especies presentan porosidad anular verdadera; otras pueden ser de porosidad semianular y unas cuantas tienen porosidad difusa. Ejemplo: en el género Tectona, la especie T. grandis es de porosidad anular y T. hamiltonia es de porosidad semianular a anular. También en el género Lagestroemia, L. flos-reginae y L. parvifolia son de porosidad anular y L. lanceolata es semianular o difusa y así existen más ejemplos, (Chowdhury, 1964).

Hay otros tipos de variaciones anatómicas observables; como lo es a nivel el parénquima, las fibras, los vasos, etc. Por lo que respecta al parénquima, que según Chowdhury, (1964) es otra de las estructuras cuya referencia hace posible la delimitación de los estratos de crecimiento en árboles de zonas tropicales, el autor mencionó que algunos géneros tienen la tendencia a producir parénquima inicial por actividad de crecimiento radial año con año. Como ejemplo de este comportamiento se pueden mencionar los géneros: Terminalia, Dalbergia, Albizzia, Swietenia y Santalum en la India, así como Entandrophragma en Africa.

Cuando existe, el parénquima inicial generalmente muestra muy poca variación, sobre todo en lo que al número de hileras celulares respecta, o también, en ocasiones, en lugar de estas células hay fibras de paredes delgadas. Asimismo, algunas especies muestran formación de bandas de parénquima terminal antes de que el período de actividad de crecimiento se detenga. Este elemento presenta pocas variaciones, ya que las bandas pueden contener de una a doce células de grosor en un mismo individuo; pero, además no se tiene ningún otro tipo de diversificación, y tal producción parece ser un hecho constante para ciertas especies. (Chowdhury, 1940a).

A pesar de que un gran número de familias muestran tendencia hacia la formación de parénquima inicial como un hecho constante, Chowdhury, (1964) sólo pudo determinar en su trabajo a la familia Magnoliaceae y a sus géneros con tal característica, comprobando que en ejemplares fósiles del Cretácico, es posible observar también tal formación. La comprensión de este aspecto es importante filogenéticamente, así como una ayuda en el conocimiento de la evolución del xilema secundario.

En lo referente al grosor de las fibras, Chowdhury, (1964), añadió que son muchas las especies tropicales que presentan fibras de paredes gruesas, aplanadas radialmente en la madera tardía, contrastando con las fibras de paredes delgadas aplanadas tangencialmente en la porción temprana de un anillo de crecimiento. Este aspecto es importante, considerando que son pocas las maderas de climas templados que presentan esta estructura anatómica. Sin embargo, la utilización del grosor de las fibras como un elemento base para la distinción de anillos de crecimiento, es en muchas ocasiones muy limitada.

Mariaux, (1969), trabajando con Terminalia superba, encontró que hay formación de madera tardía en el inicio o primer momento del crecimiento, en contraste con la madera temprana producida en la parte final de un anillo de crecimiento, anomalía que es importante considerar, como una muestra del alcance que las variaciones anatómicas pueden tener durante el crecimiento.

Q) Factores que influyen en el crecimiento cambial

C.a) Humedad.

Phipps (1961), señaló que en Fagus, así como en otros géneros, es posible correlacionar curvas de crecimiento con el régimen de lluvias; relación que es clara en zonas donde la humedad del suelo es escasa. Sin embargo, el mismo autor analizó datos dendrométricos obtenidos de árboles caducifolios en una zona templada de Los Estados Unidos de América, y observó que durante la primera etapa de una estación de crecimiento, la máxima temperatura diaria tiene mayor influencia sobre los valores de crecimiento que la que parece tener la humedad del suelo, pero añadió que en la etapa final de cada período de crecimiento, esta relación se invierte y entonces los valores de humedad parecen ser más determinantes. Estas observaciones están en contradicción con las que se publicaron en artículos más antiguos, según expresó este autor; pero él consideró que la razón de esta discrepancia, descansa en el hecho de que estos estudios se hacían considerando muy pocas variables, es decir, trabajando con un sólo factor, pasando por alto la gran interrelación con otros.

Por otra parte, los datos de precipitación, por sí solos, son de muy poca validez en este tipo de estudios. Gaetner (1964), estimó

que es mejor considerar los datos de humedad edáfica ya que de este modo se toman en cuenta las pérdidas de agua por filtración o evaporación, pérdidas que evitan que el agua de lluvia se aproveche en un cien por ciento por las plantas, y las características físicas del suelo así como la distribución anual de las lluvias, determinan también la magnitud de evapotranspiración.

Gaetner (1964) indicó también que la humedad del suelo varía de manera semejante a los cambios en el potencial de evapotranspiración durante el año, lo cual es importante para este autor, quien mencionó, además, que en Chalk River, Canadá, la lluvia total anual es siempre mayor que el potencial de evapotranspiración, salvo en ciertos períodos de sequía en los que la evapotranspiración aumenta; el autor indica que este aumento en la evapotranspiración produce una disminución en la magnitud del crecimiento, aun en árboles que normalmente tienen un buen suministro de agua.

(Chowdhury, 1940b) indicó que el crecimiento de los árboles en algunas regiones tropicales, empieza durante los últimos meses de sequía, poco tiempo antes del inicio de las lluvias, manteniéndose durante todos los meses húmedos. Esto está de acuerdo con las observaciones de Daubenmire (1972) en el bosque tropical subcaducifolio del Noroeste de Costa Rica.

Catinot (1970), estudiando el crecimiento de los árboles en el bosque tropical de Africa Central y Occidental, consideró difícil que las lluvias pudieran ser el factor determinante del crecimiento, ya que en estas zonas la precipitación es muy poco variable. Sin embargo, aceptó que el desarrollo de las yemas y de los tejidos se ve favorecido

por la humedad abundante cuando los valores de transpiración disminuyen y se tiene una temperatura adecuada.

Algunas especies parecen requerir del periodo de lluvias para su crecimiento, en tanto que otras pueden crecer durante la estación de sequía. Catinot (1970), observó que hay especies que detienen su crecimiento en plena estación de lluvias, de tal manera que éste se realiza en gran parte durante el periodo de sequía; este es el caso de Terminalia superba en el Camerún; además, hay otras especies cuyo crecimiento to se produce totalmente durante la sequía, como Acacia albida. También Mariaux (1970), afirmó que algunas especies no detienen su crecimiento durante la época de sequía más fuerte como sería de esperarse; tal es el caso del Okumé (Aucoumea klaineana) que presenta solamente una disminución de su crecimiento durante esta etapa.

Chowdhury (1940,b) había afirmado ya que no todas las especies detienen su crecimiento cuando la estación de sequía se establece, por lo que el autor no consideró razonable establecer una dependencia total del crecimiento con el régimen de lluvias. Sin embargo, hay muchas especies que crecen únicamente durante los meses más húmedos; en lo que también Daubennire y Deters (1972) están de acuerdo.

Mariaux, 1970 afirmó que algunas especies no detienen totalmente su crecimiento durante la época de sequía más fuerte como sería de esperarse; tal es el caso del "Okumé" que presenta solamente una disminución de su crecimiento durante esta etapa.

Por otra parte, Chowdhury (1940, a) menciona que en las especies de porosidad anular, el crecimiento empieza después de que el pe-

período de lluvias ha comenzado; lo cual es contrastante con las especies de porosidad difusa, cuyo crecimiento se inicia al fin del período de sequía. Esto hace pensar que el proceso de crecimiento no es similar en todas las especies, y aunque hay casos en los que se establece una clara relación con el régimen de lluvias, hay otros en que el crecimiento parece ser independiente.

Es interesante hacer notar que para algunos autores el factor lluvia es determinante, en tanto que para otros esto no ha sido evidente. Catinot (1970) afirmó que tal variación de criterios, depende de la localidad en que se valore el crecimiento, ya que en regiones con lluvia durante todo el año, este efecto parece no ser decisivamente influyente. Por otra parte, el autor acepta la dificultad de cuantificar la influencia que el régimen de lluvias tiene sobre el crecimiento, por lo que aconsejó pensar en términos de que la lluvia es sólo uno de los varios factores que afectan el balance hídrico, el que además, actuando en unión de otros factores, tales como características del suelo, humedad atmosférica, etc., influirán de manera compleja sobre el proceso de crecimiento.

C.b) Temperatura.

La posible influencia de la temperatura como determinante del crecimiento cambial, ha sido algo que ha preocupado a muchos investigadores, quienes han tratado de determinar si tal influencia existe y si es así, cuál es su magnitud. Con respecto a este factor, es necesario recordar que cada especie posee tolerancias particulares de las cuales dependerán sus respuestas. Gaetner (1964), expresó que en zonas templadas cada especie tiene un valor límite superior e inferior para este factor.

Los efectos de la temperatura pueden ejercerse a nivel celular y a nivel de órganos de un árbol como: raíces, tallos, ramas, hojas, etc., y la respuesta a este estímulo dependerá también de la época de crecimiento en que se presenta.

Morel (1960) observó que el valor de las corrientes citoplasmáticas en las células, varía durante el año de forma tal, que es posible correlacionarlo con los valores de crecimiento. Por otra parte, indicó que la adición de auxinas a la solución donde se cultiva tejido cambial, modifica las corrientes protoplasmáticas, lo que para el autor sirvió de base para suponer que, en condiciones naturales, hay periodos en los que las células contienen dosis óptimas de estas hormonas. También observó que los cambios de temperatura proporcionan variaciones semejantes a las producidas por la adición de auxinas, ya que a 0°C la corriente citoplasmática es débil y va aumentando conforme la temperatura es mayor, siguiéndose una tendencia lineal desde los 5°C hasta los 34°C.

Por lo que respecta a la influencia de la temperatura del suelo, ésta se ejercerá directamente sobre las raíces, lo que afectará de modo secundario a otros procesos vitales, en otras porciones de la planta; desde luego esto dependerá de la profundidad.

Para Quercus alba L., Phipps (1961), indicó que la temperatura ambiente alcanza valores muy bajos, actúa como un factor limitante para el crecimiento de esta especie. Sin embargo, no estableció cuál es la amplitud de temperaturas limitantes.

Gaetner (1964), expresó que la temperatura del aire parece influir también en el crecimiento, ya que si ésta desciende demasiado,

pueda producir anomalías en este proceso, lo cual se puede detectar al observar la formación de anillos, el autor ejemplificó el caso con Crataegus, en el que se vio que si la temperatura disminuye a 4°C se producen numerosos anillos de crecimiento, conocidos como anillos de invierno.

La influencia de las variaciones de la temperatura dependerá también de la época del año en que se produzcan. Daubermire y Deters (1947), afirmaron que una disminución de la temperatura establecida en la etapa media de la estación de crecimiento, provoca un descenso en los valores de crecimiento, así como fuertes encogimientos diamétricos; como consecuencia de tal observación, los autores afirmaron que la actividad cambial puede ser afectada por temperaturas bajas, pero además, este factor ocasiona cambios principalmente higroscópicos que provocan encogimientos radiales.

Gaetner (1964) afirma que en las zonas templadas, si la temperatura media del aire es inferior a los 10°C durante los meses más cálidos, el crecimiento longitudinal se verá afectado. Respecto al crecimiento radial, este puede ser inhibido durante el período activo por un enfriamiento constante a 2°C, lo que se ha observado en Fraxinus excelsior y Acer pseudoplatanus. El autor señaló también que en Pinus sylvestris y Picea abies, fue posible observar lo contrario, pues la temperatura, durante la estación de crecimiento, favorece o perjudica al crecimiento radial, pero no se puede afirmar lo mismo para el crecimiento longitudinal, pues éste se verá más bien afectado por la temperatura de la estación anterior.

No solamente las bajas temperaturas afectan al crecimiento, sino

que también es necesario considerar el efecto que elevaciones en los valores de este factor podrán ejercer sobre el proceso de crecimiento.

Phipps (1961), en un estudio realizado en Ohio, encontró cierta relación entre las temperaturas altas y los bajos valores de crecimiento, y pensó que tal correspondencia pudiera deberse a una elevación en la transpiración, así como a un descenso en la humedad ambiental.

Gaetner (1964) afirmó que el desarrollo de las yemas terminales en especies de clima templado no se produce a menos que se establezca una temperatura superior a 10°C, lo que es importante, ya que este proceso involucra a la síntesis de hormonas estimulantes del crecimiento. Para enfatizar aun más la importancia de este factor, en el mismo trabajo se indica que experimentalmente el cambium, en cultivo de tejidos, muestra una disminución notable en su actividad cuando se somete a temperaturas altas. Sin embargo, el autor no especifica el valor de estas temperaturas elevadas.

Morel (1960) consideró que es necesario pensar que cada especie necesita de una temperatura óptima por debajo de la cual el crecimiento se detiene, ya que las velocidades de las corrientes citoplasmáticas descienden a tal punto que no podrán recobrar su velocidad inicial; por el contrario, la exposición a temperaturas muy elevadas destruirá el tejido. Sin embargo, hay investigaciones en las que no se pudo establecer una relación entre los valores de temperatura y los de crecimiento.

Phipps (1961), dice que en algunos trabajos se establecen variaciones inversas del crecimiento, con respecto a los valores de tem

peratura; pero el autor consideró que esto pueda deberse a variaciones locales, así como a su interrelación con otros factores, lo cual varía de una zona a otra, siendo por esto imposible inferir tendencias generales.

En la India, (Chowdhury, 1940a) en un estudio sobre la formación de anillos de crecimiento, notó que la influencia de la temperatura no siempre se establece de manera clara ya que, aun considerando diferentes regiones dentro de la zona tropical, no es posible observar un cambio de temperatura al cual se pueda atribuir influencia sobre el crecimiento añadiendo que este proceso podrá detenerse a pesar de que los valores de temperatura y humedad sean favorables, por lo que el autor infirió la existencia de un posible control autónomo del crecimiento. Esto puede ser buena hipótesis para algunas condiciones y para algunas especies.

R. Catinot (1970), hizo un trabajo sobre la fisiología de los ritmos anuales de crecimiento en los árboles del bosque tropical africano. Expresó que así como hay disminución del crecimiento en especies de zonas templadas cuando las temperaturas descienden por debajo de 17°C , es posible pensar también en la existencia de una temperatura limitante para las especies de regiones tropicales, en donde, si las temperaturas medias máximas o mínimas llegan a alcanzar valores muy elevados o demasiado bajos, podrían constituir un factor de influencia en la actividad cambial.

El mismo autor enfatizó la interrelación que existe entre la temperatura y otros factores climáticos, ya que si los valores de temperatura aumentan, los valores de transpiración también aumentan a pesar de la

regulación estomática, pudiendo llegar a un punto en el que necesariamente provocará una detención o una disminución en el crecimiento.

Lo anterior es importante, ya que confirma una vez más, que los cambios en la temperatura, están a su vez correlacionados con otros factores, de manera que es difícil determinar hasta qué punto sea el efecto directo de la temperatura, el que actúe sobre la actividad cambial, y hasta qué punto, sea su efecto sobre otros factores los que al variar afecten de manera más directa al crecimiento cambial, de tal modo que pueda considerarse como secundario al factor temperatura.

C.c) Compuestos químicos

La ausencia o presencia y la cantidad de nutrimentos, provoca diversas respuestas en los vegetales, dentro de las cuales probablemente el crecimiento pueda verse influenciado. Sobre este aspecto es poco lo que se ha hecho para establecer las consecuencias que las diferencias en composición química y características físicas del suelo pudieran tener sobre el crecimiento de árboles.

Jacquot (1950), pudo comprobar que la presencia de ciertas vitaminas, específicamente aneurina, ácido pantoténico y biotina, son indispensables en la proliferación del tejido cambial y demostró que, la proporción de estas sustancias aumenta, conforme aumenta el desarrollo de los brotes en las ramas, por lo que el autor consideró que posiblemente, la concentración de estas sustancias sea necesario para la actividad meristemática. Experimentalmente, la adición de estas vitaminas al medio de cultivo donde se desarrolla tejido cambial, parece tener poca influencia sobre la proliferación celular; de esto el autor dedujo que tanto la

albura como el duramen contienen reservas de estas sustancias de manera natural, aun durante el invierno, asegurando de este modo una actividad celular cercanamente óptima cuando menos mientras tiene lugar el desarrollo de las yemas, donde son sintetizadas.

Algunas especies de árboles son muy sensibles a excesos o deficiencias en nutrimentos, en tanto que otras presentan ciertas tolerancias; de acuerdo con lo cual, las respuestas serán diferentes. A este respecto Gaetner (1964) menciona que es posible encontrar alteraciones en el periodo de crecimiento causadas por exceso o deficiencias de nutrimentos.

Kozlowski (1963) expresó que la influencia de la cantidad de alimento disponible está relacionada con la eficiencia con que la luz transforma los nutrientes en energía química aprovechable; proceso muy importante del cual dependen gran cantidad de procesos.

Gaetner (1964), afirmó que la nutrición está muy relacionada con la luz, que es el factor controlador de la efectividad fotosintética, la que si alcanza valores elevados, provocará una acumulación de oxígeno que no podrá ser utilizado y que aunado a deficiencias en nitrógeno, conducirá a una acumulación de carbohidratos, que según el autor, provocará anomalías en el crecimiento, ya sea aumentándolo o disminuyéndolo; estas anomalías podrán originarse por exceso o por deficiencia de nutrimentos.

El mismo autor, expresó que experimentalmente es posible apreciar un aumento en el crecimiento de las ramas, si se añade una solución de quelato de zinc, hidróxido de potasio, fosfatos, sulfato de zinc y quelatos de magnesio o fierro, distribuida por rocío. Aunque las defi-

ciencias en fósforo o potasio son factores determinantes en la distribución de las especies, el autor comenta además que las deficiencias en estos elementos afectan grandemente al crecimiento temprano.

También los elementos gaseosos de la atmósfera influyen, de acuerdo con su diferente concentración sobre el crecimiento. El mismo Gaetner (1964), indica que algunos autores han podido observar incrementos en el crecimiento durante los días con niebla, lo cual se ha atribuido a un aumento de CO_2 más que al aumento de humedad por la neblina. Anteriormente se sabía que la concentración de CO_2 es un factor determinante en la distribución de las especies; sin embargo, en este trabajo se acepta la posibilidad de que sea un factor determinante de los procesos fenológicos, sobre lo cual serán necesarios más estudios. El mismo autor indica que si este compuesto se encuentra en proporciones superiores al 25%, puede producir disminuciones en el crecimiento, y que lo mismo puede ocurrir si hay deficiencias en O_2 .

Con relación a la influencia de los compuestos químicos sobre el crecimiento, el clima es de gran importancia, ya que influye en la formación de compuestos en el suelo para que estén o no en forma aprovechable para la planta y actúa como catalizador en las reacciones químicas para la formación de compuestos aprovechables.

Hay especies tolerantes a las variaciones en concentración o a la ausencia de ciertos elementos en el medio y de éstos los que, para algunas son indispensables, para otras no lo son; de tal manera, que es necesario establecer los requerimientos de cada especie, y cuál es su susceptibilidad.

C.d) Hormonas

Ha sido ampliamente discutido el hecho de que el incremento de xilema esté relacionado con la actividad de síntesis hormonal. Sin embargo, Sampson y Glock (1942) consideraron que es un proceso del que se tiene aún poca información.

Morel (1960) afirmó que la dependencia de la actividad cambial de sustancias difusibles producidas en las yemas, es fácilmente demostrable, si se practica una incisión anular o se quitan las yemas, con lo que la actividad del cambium se detiene. Para este autor, esto se sabe desde los primeros trabajos clásicos de fisiología vegetal, que condujeron a la formulación de la hipótesis sobre la posible existencia de una o varias sustancias capaces de difundirse a través de ramas y tallos, lo que más tarde quedó totalmente comprobado al poder aislar el ácido indolacético (AIA); con lo que teniendo la sustancia aislada se pudo experimentar con diferentes dosis y establecer de manera más concreta, el papel que esta sustancia desempeña en la fisiología del desarrollo; en particular cristales de esta sustancia en el cambium de Populus o de Salix inducen la formación de una capa de madera de más de 1 mm de espesor.

También Catinot (1970) en su trabajo realizado sobre la posible explicación fisiológica de los ritmos anuales de crecimiento en algunos árboles del bosque tropical africano, expresó que la actividad cambial y su interrupción, parecen estar regidas principalmente por sustancias (entre ellas el AIA) provenientes de las yemas apicales.

Koriba (1958) en Singapur estudió la periodicidad del crecimiento en árboles tropicales con relación al tipo de ramificación, caída de

las hojas y formación de yemas, y estableció que la periodicidad del crecimiento se rige por la actividad hormonal, así como por influencias ambientales. Añadió también, que la producción de algunas hormonas está determinada como un carácter inherente, casi invariable, en tanto que la síntesis de otras se rige por condiciones externas; así, el autor cree posible explicar el hecho de que algunas funciones se produzcan independientemente de los factores climáticos o ambientales, aunque éstos no presenten valores favorables.

La influencia de las hormonas sobre los procesos periódicos, parece estar aceptada por la mayoría de los autores. Sin embargo, el valor de esta influencia parece variar, siendo muy aparente en algunos casos, en tanto que en otros es mucho menos evidente. Esta variación conduce a que sea necesario establecer, previamente y en cada caso, las características fisiológicas de las especies, con el mayor número de experimentos y observaciones.

Philipson, et al. (1971), recopilaron los trabajos realizados sobre el cambium vascular, afirmando lo siguiente:

- 1) Para especies de porosidad difusa, los niveles hormonales disminuyen cuando el período de crecimiento longitudinal termina, momento al que se tiene ya una total formación de tejido xilemático.
- 2) En especies de porosidad anular, la formación de xilema continúa después de que ha terminado el crecimiento longitudinal.
- 3) El movimiento de auxinas a través del árbol es a velocidad comparable a la de la propagación de la actividad cambial, lo cual ocurre tanto en especies de porosidad anular, en las que es más rápida, como en

las de porosidad difusa en las que es más lenta.

- 4) Se ha comprobado experimentalmente que, si el cambium está en estado latente, su actividad se inducirá por la aplicación de auxinas.
- 5) Tanto para especies de coníferas como de dicotiledóneas se tiene lo siguiente:
 - a) el ácido indolacético parece inducir principalmente la diferenciación de las células derivadas del cambium.
 - b) las giberelinas estimulan la actividad del cambium localmente, en aquellos sitios donde la velocidad de su actividad es baja.

Sin embargo, Morey y Cronshaw (1966), señalaron que las giberelinas no tienen ningún efecto sobre el desarrollo del xilema por sí solas, pero que en coníferas y dicotiledóneas herbáceas, aceleran la diferenciación de las células derivadas.

Phillipson, et al. (1971), hacen notar que no solamente son importantes los niveles hormonales, sino que también el balance entre las hormonas juega un papel importante. Los mismos autores expresaron:

- 1) El AIA estimula la actividad divisoria de las células del cambium, así como también influye sobre la diferenciación de las derivadas hacia células maduras de xilema.
- 2) Las giberelinas (GA) inducen también las divisiones celulares, pero parece ser que principalmente influyen en la diferenciación de las células derivadas que evolucionarán más tarde en células de floema, ya que con la sola aplicación de estas sustancias el xilema derivado permanece sin diferenciarse.
- 3) La formación de xilema es óptima a elevadas concentraciones de AIA,

combinando esta adición con bajas concentraciones de GA: 500 p.p.m. AIA/100 p.p.m. GA.

- 4) La máxima producción de floema se presenta a bajos niveles de AIA y altos niveles de GA: 100 p.p.m. AIA/500 p.p.m. GA.
- 5) Con concentraciones altas de AIA es posible observar un incremento en el diámetro de los vasos.
- 6) Con concentraciones bajas de AIA los tejidos formados se asemejan a los de la madera tardía que se produce cuando termina la elongación de los vástagos, momento en que los niveles de AIA disminuyen.
- 7) Cuando hay niveles elevados de AIA, el diámetro radial de los elementos xilemáticos es mayor, pareciéndose a la madera temprana producida durante el período de elongación activa, cuando naturalmente hay un contenido alto de AIA.

Según estos autores, las diferencias existentes entre la madera temprana y la tardía en especies de porosidad anular, podrían explicarse con base en diferencias estacionales en las cantidades de auxinas que llegan al cambium.

Realizando diversos experimentos, es posible afirmar que no puede haber una sola teoría acerca de la influencia de las hormonas sobre la expansión radial de las células derivadas del cambium para especies de angiospermas y gimnospermas.

Sin embargo, gracias a los resultados de diversos experimentos, ha sido posible obtener información al respecto; esos experimentos, en los que como variables intervenían diferentes concentraciones de hormonas junto con variantes en el potencial hídrico, dieron los siguientes resultados:

- 1) El efecto de GA por regla general es débil a menos de que exista un alto potencial hídrico y presencia de AIA.
- 2) Concentraciones elevadas de GA (100 mg. l⁻¹) estuvieron asociadas con la formación de un gran número de células.
- 3) Las más altas concentraciones de AIA (100 mg. l⁻¹) disminuyen las divisiones celulares.
- 4) A cualquier concentración de las hormonas, se observó una disminución en la cantidad de tejido formado, cuando se presentaba una reducción del potencial acuoso.
- 5) Las auxinas, la presencia de carbohidratos y el potencial acuoso, son variables críticas en la producción y diferenciación de tejidos a partir de la actividad cambial.

La influencia que ejerce el medio ambiente sobre la actividad hormonal, es un aspecto sobre el que aún no se está en posibilidad de afirmar nada.

C.e) Factores climáticos y edáficos

Daubenmire y Deters (1947) efectuaron un estudio comparativo entre el crecimiento de especies caducifolias y perennifolias, en el cual expresaron no poder establecer una relación entre la distribución altitudinal y el crecimiento diametral, lo cual, como los mismos autores indicaron, está en contradicción con las afirmaciones de otros investigadores, quienes sí han podido encontrar correlación entre ambos aspectos.

Cambios en el tipo de suelo y en los valores climáticos de una zona, proporcionan las variaciones microambientales a las cuales algu-

nas especies son altamente sensibles y por las cuales su fisiología y su distribución están influidas. Sin embargo, hay especies que soportan grandes variaciones de los factores edáficos, climáticos o ambientales en general.

Turner (1963), estudió el crecimiento de algunas especies del Desierto de Sonora, en donde encontró que los árboles que crecen en porciones elevadas experimentan un crecimiento menor que el que presentan las especies de sitios con menor elevación; el autor pensó que existen diferencias en las tolerancias de estos dos grupos de especies, determinadas genéticamente, ya que las que se desarrollan en tierras bajas tienen la capacidad de utilizar tanto a la lluvia del verano como la del invierno, lo que no ocurre con las especies de las partes más elevadas.

Las diferencias ambientales que pueden presentarse dentro de una misma zona, podrán afectar a la fisiología de las plantas, la cual presentará variaciones aun a distancias pequeñas; sin embargo, esto estará también en función de su capacidad genética para soportar estos cambios; es decir, algunas especies son muy sensibles a cambios pequeños en los factores ambientales, a los que otras especies son más resistentes.

C.f) Fotoperíodo.

Jacquot (1950), asienta que algunos autores han propuesto que el efecto del fotoperíodo pudiera influir directamente en la actividad cambial. Sin embargo, el mismo autor expresó que resulta difícil aceptar un efecto directo, ya que el cambium es un tejido que se encuentra cubierto por una espesa capa opaca de corcho, lo que no permite pensar en que la acción de los cambios de luz pudieran ser captados por es

ta tejido. Por esto, es muy probable que sea más bien el cambio de temperatura el estímulo desencadenante de la actividad del cambium, además de la influencia proveniente de tejidos asimiladores o meristemáticos.

Es poco lo que se ha investigado sobre la influencia del fotoperíodo en la actividad del cambium; sin embargo, la relación de su estímulo sobre la floración y sobre la actividad foliar, es bien conocido. La influencia de la luz sobre la actividad fotosintética es definitiva y este proceso a su vez rige toda la fisiología de las plantas, de tal modo que este factor afecta también al crecimiento.

Phipps (1961) expresó que el crecimiento de primavera o temprano, se inicia aprovechando las reservas fotosintéticas, ya que tiene lugar antes del desarrollo de las hojas; no así, el crecimiento tardío o de verano, que se produce durante la etapa de alta actividad fotosintética, lo que hace pensar que este crecimiento depende grandemente de las condiciones ambientales.

También para zonas templadas, Kozłowski (1963) estableció que la eficiencia fotosintética es un factor considerable en relación con el crecimiento, ya que son los carbohidratos el medio de transporte de las hormonas; así, un bajo nivel fotosintético, como el que se presenta en especies suprimidas por la competencia, afecta la disponibilidad de auxinas y con ello al proceso de crecimiento.

Alvim (1964), estudió al crecimiento y otros procesos periódicos en climas tropicales y encontró que el período de alta actividad cambial se produce durante la etapa de gran actividad de fotosíntesis, e indicó que esto es un hecho aceptado por varios autores.

Catinot (1970) trató de explicar la fisiología de los ritmos

anuales de crecimiento en árboles del bosque tropical africano. En este trabajo el autor expresó que, si se acepta el hecho de que el motor de la actividad cambial es la fotosíntesis, y que a su vez ésta depende de la energía proveniente de los rayos solares, ambos aspectos podrán ser factores que influyen en gran medida. El autor añadió que también existe una cierta relación entre la fisiología del cambium y las variaciones de energía solar recibida por la planta.

C.g) La competencia y su influencia en el crecimiento se ha evidenciado en algunos trabajos: Sampson y Glock (1942) indican que el tipo de follaje o de copa en los árboles es un aspecto importante de considerar, sea que se trate de especies dominantes o no dominantes, ya que es posible observar diferencias en la anchura de los anillos de crecimiento para uno y otro caso.

Kozlowski (1963), estudió las características del crecimiento de árboles forestales de una zona templada y expresó que las especies dominantes crecen primero más rápido y durante un tiempo más prolongado que las especies no dominantes, las que tardan más en iniciar su crecimiento, además de que este no es uniforme, ya que es mayor en las porciones superiores del tallo cercanas a las copas, nivel donde se encuentra la mayor superficie fotosintética (y se supone existe una disponibilidad de metabolitos mayor); por último, el período de crecimiento de especies suprimidas que en comparación con las anteriores presentan un retraso más evidente en el inicio de su estación de crecimiento y también tienen un crecimiento mayor en las porciones superiores, cercanas a las copas.

Las variaciones en el crecimiento de árboles sujetos a competen-

cia, estarán en relación con el grado de esta competencia. Las especies evidentemente suprimidas no sólo son de crecimiento lento, sino que además éste podrá producirse anormalmente y durante un tiempo menor.

Mariaux (1970) hizo un trabajo sobre la formación de anillos de crecimiento en la madera de Aucoumea klaineana, en el cual indicó que en árboles sujetos a competencia, el crecimiento es débil y puede verse reducido el número de elementos que normalmente constituyen o forman un estrato de crecimiento.

C.h) Floración

Entre los trabajos realizados sobre el crecimiento en grosor algunos autores han expresado su posible relación con otros procesos fisiológicos como la floración, formación y caída de las hojas, etc. La mayoría de estas investigaciones ha consistido en realizar correlaciones entre ambos tipos de procesos habiendo poca información sobre el significado fisiológico que pudiera existir entre ambos.

En lo que respecta a la floración a pesar de ser un proceso bastante estudiado, no se sabe cuál es la traducción que su producción tiene sobre la actividad del cambium. Sin embargo, entendiendo un poco cuáles son los factores que controlan la floración y cómo es este proceso ayude a tener idea de su posible relación con el crecimiento secundario.

Aunque es posible decir que la floración es un proceso bastante estudiado, también se puede añadir que son pocas las investigaciones que se han efectuado para determinar su relación con otros procesos fisiológicos.

Así, Koriba (1958) expresó que de modo general se puede afirmar que, para regiones templadas y húmedas, el desarrollo de yemas florales

parece estar regido por cambios estacionales en la temperatura y que la influencia de los periodos de sequía se ejerce solamente en la abundancia o escases de flores.

Posteriormente, Gaetner (1964) indicó que en zonas templadas, el desarrollo de las inflorescencias parece estar determinado por la temperatura principalmente.

Fournier y Salas (1966) consideraron que la mayoría de las investigaciones realizadas en regiones templadas, han puesto de manifiesto que el ritmo de la floración está determinado por el fotoperíodo, lo que es fácilmente observable en los pinos, duraznos, manzanos y otras especies. Pero los autores expresaron que el fotoperíodo como factor determinante parece ejercer una mayor influencia sobre el crecimiento vegetativo, que sobre la floración, ya que en el primero las variaciones en los niveles de carbohidratos, así como en la síntesis de hormonas, actúan en mayor medida.

Así, no existe uniformidad absoluta entre los autores para afirmar si es la temperatura o el fotoperíodo lo que como factor gatillo desencadena la floración; la mayoría de los criterios están de acuerdo en aceptar al fotoperíodo como factor controlador de la floración, para especies de zona templada.

Para otro tipo de condiciones como las del desierto de Sonora, Turner R. (1963) indicó que no es posible establecer una relación directa entre la floración y la periodicidad de las lluvias.

Por lo que respecta a la floración en regiones tropicales, Koriba (1958) expresó que la formación de las yemas florales está regida

por factores climáticos que junto con factores bióticos, influyen. El autor añadió que si el efecto del clima no es lo suficientemente marcado, la respuesta es una floración no uniforme, lo cual no será apreciable sino hasta estaciones futuras. También expresó que en las regiones tropicales donde la temperatura es un factor poco variable y donde no se establece una variación típica de fotoperíodos, podría aceptarse que la duración de la época de sequía, un cierto termoperíodo ocasionado por ligeros descensos en la temperatura a causa de las lluvias, o quizá un aumento en los valores de insolación, pudieran ser los factores inductores de la floración. Es necesario considerar, además, que algunas plantas son muy sensibles a cambios climáticos a pesar de que la variación de los valores sea muy pequeña. Posteriormente, Fournier y Salas (1966), expresaron estar de acuerdo en esto.

Es una tendencia bastante uniforme la producción de la floración durante la época de sequía. Alvim (1964), observó que el cafeto precisa de un período de sequía seguido por una época de lluvias para su floración. Este autor añadió que experimentalmente, cuando se somete a la planta a riego continuo, no se produce floración; de donde, se infiere la importancia del efecto estimulador de los períodos de sequía.

Fournier y Salas (1966) efectuaron algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón, Costa Rica, y expresaron que la floración se produce durante los meses de sequía.

Estudiando los procesos fenológicos en el bosque tropical subcaducifolio del noroeste de Costa Rica, Daubenmire (1972) observó que

existe una fuerte relación entre los dos máximos valores de sequía y los dos periodos de floración. A este respecto, Fournier y Salas (1966) indicaron que parece ilógico pensar en que tal fenómeno tenga lugar en época tan desfavorable, pero añadieron que no hay que olvidar que esto es el resultado de un largo proceso de adaptación. Los autores añadieron que un gran número de especies florecen y fructifican durante la época de escasa humedad, asegurando de este modo el éxito de la germinación con la llegada de las lluvias, y que las plántulas dispongan de toda la estación lluviosa para su desarrollo y también que al establecerse un nuevo periodo de sequía, posean ya una mayor resistencia. Los autores observaron que en el bosque tropical lluvioso de Costa Rica, la baja precipitación y los elevados valores de radiación solar, son dos factores que rigen la floración.

Finalmente, es importante considerar lo expresado también por Fournier y Salas (1966) acerca de la conveniencia de tener en cuenta que las variaciones climáticas, por pequeñas que parezcan ser, afectan decisivamente a los procesos fenológicos de las especies y el hecho de que son varias las posibles combinaciones de factores ambientales que parecen determinar o influir en la floración, durante el periodo de sequía, época en la que de modo general los árboles están sin hojas (especies caducifolias).

Observando que hay simultaneidad en la producción de ciertos procesos fisiológicos, algunos autores han tratado de encontrar y valorar cuáles son las relaciones que existen entre la floración y otros procesos vitales.

Alvim (1964), tratando de explicar las causas que rigen la caída de las hojas, expresó que la floración se produce cuando los árboles

están desnudos, es decir, durante el período de sequía. El autor sugirió que la producción de una competencia por carbohidratos y por hormonas entre las hojas y la floración, pudiera determinar la caída de las hojas.

Daubenmire (1972), de acuerdo con lo anterior, expresó que en los bosques tropicales deciduos caducifolios y subcaducifolios en los que la polinización es típicamente entomófila, el hecho de que la floración se produzca durante el período de desnudez, ayuda a la visibilidad de los insectos hacia las flores; sin embargo, para selvas tropicales lluviosas no se puede decir lo mismo, aunque el autor no expresó cuáles son los tipos de polinización más frecuentes en selvas húmedas o en otros sitios, a fin de aceptar la validez de este tipo de afirmaciones.

Al estudiar el proceso de la floración, se observa que existe una gran variación de comportamiento que dificulta hacer inferencias generales; ante esto, Koriba (1958) estudiando los procesos fenológicos de árboles tropicales hizo una clasificación de las plantas en base a su comportamiento de floración. Posteriormente, Alvim (1964) presentó también una clasificación muy semejante. A continuación se presenta la agrupación propuesta por Koriba:

1° Floración continua

Especies en las que este proceso se produce como una actividad continua, que según el autor parece estar controlada inherentemente.

2° Floración estacional

Especies cuya floración se produce una o más veces durante el año en una estación definida, la cual se produce ^{en} cada año. El au

2° Floración estacional
(continuación)

tor consideró que este caso parece estar influenciado por factores ambientales, pero que no podría negarse un control inherente.

Especies cuya floración se produce a un mismo tiempo (simultáneamente) para todos los individuos de esas especies en una determinada zona. En este caso no es posible determinar un calendario de floración, ya que parece producirse como respuesta a un estímulo que afecta a toda la especie de una área determinada.

3° Floración contemporánea

El mismo autor expresó que no se sabe cuál pudiera ser el factor desencadenante, pero que es indudable la existencia de un factor inherente. En este tipo de especies, las yemas florales no abren, sino que permanecen en descanso hasta que un estímulo repentino dado por cambios ambientales se establece de modo tal que todos los individuos de la especie florecen simultáneamente.

4° Floración no estacional

Especies en las que la floración no se presenta en fecha precisa y va-

4° Floración no estacional
(continuación)

ría aun de una rama a otra del mismo árbol. El autor consideró que en este caso, la floración puede estar regida en un 100% por factores fisiológicos internos.

Lo anterior, según el mismo autor, está relacionado con el tipo de crecimiento de los vástagos y la floración en ciertas especies parece producirse como una consecuencia del desarrollo de ellos, lo cual es aceptable en especies con inflorescencias terminales, pero no es válido para los casos en los que la floración tiene lugar en ramas o troncos de varios años y no sobre vástagos en crecimiento. De acuerdo con estas observaciones, el autor propuso otro agrupamiento:

1° Árboles con vástagos de crecimiento constante.

Pueden ser especies con floración constante o con floración contemporánea.

2° Árboles con vástagos de crecimiento estacional

Pueden ser especies de floración no estacional o de floración estacional.

3° Árboles con vástagos de crecimiento intermitente (crecimiento de los vástagos con fluctuaciones en la longitud internodal y en el tamaño de las hojas).

Algunas especies pueden presentar floración estacional y otras pueden presentar floración no estacional.

De acuerdo con lo anterior, Koriba (1958), consideró que hay diversos tipos de comportamiento en la floración. En algunos casos los factores inherentes parecen ser importantes, ya que la floración parece depender de otros procesos fisiológicos, en tanto que en otros parece ser el clima el factor de mayor influencia.

Es importante tener siempre en cuenta lo que Fournier y Salas (1966) expresaron acerca de que las plantas con un determinado hábito de floración, se comportan de diferente modo cuando se desarrollan en otras latitudes, habiendo casos en los que el comportamiento no varía aunque se encuentren en lugares diferentes del de su origen.

Finalmente, queda por decir que las variaciones ambientales afectarán a un determinado proceso fisiológico, siempre dentro límites determinados genéticamente, es decir, que tales variaciones se presenten con valores soportables para las plantas.

C.i) Foliación y defoliación

En lo que respecta a la foliación y defoliación, también constituyen procesos que a pesar de estar bastante estudiados de manera aislada, se conoce poco cuál es su relación con la actividad del cambium.

La formación y caída de las hojas tienen lugar en algunas épocas del año durante las cuales posiblemente se produzcan influencias ambientales características, pero el conocimiento de estos efectos es un aspecto muy complejo, sobre el que hay gran diversidad de criterios.

Tratando de determinar cuáles pudieran ser los factores influyentes en la caída de hojas, Daubenmire y Deters (1947) hicieron un

trabajo en una zona templada, en el que trataron de observar si la distribución altitudinal pudiera ser un factor que afecta la producción y caída de las hojas. Sin embargo, expresaron su imposibilidad de establecer y valorar alguna relación que pudiera proporcionar alguna dependencia con este factor.

Chowdhury, (1940a) expresó que la mayoría de los investigadores que han estudiado este tema, concuerdan que en zonas templadas la caída de las hojas se produce durante el período seco del año. Según el autor esto podría explicarse en base al balance interno de agua, ya que al iniciarse el período de sequía se incrementa la transpiración, llegando a un punto tal que un aumento posterior en los valores de este proceso ocasiona una crisis fisiológica, produciéndose la caída de hojas para regular el balance interno. Esto no es fácilmente apreciable en zonas tropicales lluviosas habiendo casos como el de Tectona grandis en la India, en la que la caída de hojas no coincide con el inicio de la estación de sequía. De todas formas Chowdhury (1940a) expresó que de manera general, se puede decir que la etapa de desnudez, es un evento que tiene lugar posteriormente a un período continuo de sequía, a lo que también hay excepciones, como el caso de Swietenia macrophylla especie de origen americano que, en la India, se comporta como caducifolia, y cuya caída de hojas se produce en un período muy corto, lo que no sucede durante la época de sequía, ni aún en el mes más seco.

Por otra parte, Mariaux (1970), trabajó en Africa sobre la periodicidad de la formación de los anillos de crecimiento en la madera del "Okume" (Oukoumea klaineana) y observó que hay especies que no cambian sus hojas de modo evidente y masivo, sino que por el contrario,

presentan caídas parciales, lo cual sucede durante el período de sequía, coincidiendo además con la época de la fructificación.

Daubennire (1972) expresó que al respecto él considera que la formación de hojas necesita de un período inductor de sequía.

Por la diversidad de opiniones, es conveniente considerar que existen diferentes casos:

- 1) Especies en las que la caída de hojas tiene lugar durante el período de sequía.
- 2) Especies en las que la caída de hojas se produce cuando el período de sequía está avanzado.
- 3) Especies cuyas hojas caen recién terminado el período de lluvias, cuando no se ha establecido aún un período de sequía.
- 4) Especies en las que la caída de hojas se produce en un período corto que no es el de mayor sequía y que ni siquiera puede considerarse dentro de la época de sequía.

Dentro de esta diversidad, está además la variación en la caída de las hojas, que puede ser de manera evidente en algunos casos, y en otros puede ser parcial, por grupos.

Tratando de entender cuál pudiera ser la influencia de la temperatura en la formación de las hojas, Chowdhury, 1940, expresó que en algunas publicaciones se ha indicado que cuando la temperatura del aire aumenta durante el período de sequía, es el momento en el cual se interrumpe la latencia y se ve favorecido el brote de hojas.

Sin embargo, Alvim (1964) mencionó que en algunos trabajos se ha

afirmado que la temperatura media diaria y sus variaciones, son las que influyen en la producción de hojas, pero añadió que algunos otros investigadores consideran que la temperatura máxima y el número de horas de insolación, son los factores de mayor influencia en este proceso. El autor mencionó que observando la producción de hojas en el cacao (que se realiza con posterioridad a los meses más cálidos) se puede pensar en la existencia de un termoperiodismo como el factor regulador de los ciclos de formación y caída de las hojas.

Por lo que respecta a la variación de la longitud de los días como un factor determinante de la formación y la caída de las hojas, Gaetner (1964) indicó que para zonas templadas parece ser que una disminución en la longitud de los días es lo que desencadena la caída de las hojas. Esto es un hecho aceptado por varios autores.

Sin embargo, para zonas tropicales en las que se pudiera pensar que este tipo de influencia fuera de poco valor, hay diferencias de opinión. Alvim (1964), sostiene la base de que las plantas tropicales responden también a un fotoperíodo de manera muy semejante a como lo hacen las plantas de regiones templadas, de tal modo que el proceso de producción y caída de las hojas pudiera estar regido por cambios en la longitud de los días; así, la relación que otros autores han hecho de este proceso con la temperatura es más bien secundaria. El mismo autor indicó también que hay uniformidad de criterios en afirmar que la caída de las hojas se produce durante los días cortos, aun para las regiones en las que no parece haber una clara diferencia en la longitud de los períodos de insolación y añadió que quizás un mecanismo rojo-rojo-lejano, pudiera influir en la regulación del proceso de

formación y caída de hojas en zonas tropicales del mismo modo que en regiones templadas. En cambio Catinot (1970), sostiene que las regiones tropicales presentan una variación muy pequeña entre días cortos y días largos, de tal modo que el fotoperíodo puede considerarse de menor control sobre la producción de procesos fenológicos.

La gran variación de comportamientos en lo que a formación y caída de las hojas se refiere, lo que pone de manifiesto que este proceso es sumamente complejo y que cada especie se comporta de diferente modo. El mismo Alvim (1964), expresó que algunas plantas tropicales no pierden sus hojas durante los días cortos como el caso de Jacaranda mimosifolia, Tabebuia barbata, Chorisia speciosa y otras; sin embargo, hay casos que por el contrario pierden sus hojas cuando los días son más largos, y añadió que para este grupo la floración se produce también en esta época, como un proceso simultáneo.

En este aspecto Koriba (1958), había afirmado ya que de modo general hay una coincidencia entre la floración y la caída de las hojas, ya que en la mayoría de las especies las hojas viejas caen cuando las hojas nuevas no se han formado, permaneciendo desnudas las plantas por un tiempo, durante el cual tiene lugar la floración. Más recientemente están de acuerdo con esto otros autores tales como (Fournier y Salas 1966; Laubemire, 1972).

Finalmente, es importante resaltar que aunque las variaciones de comportamiento en la formación y caída de las hojas son muchas, hay ciertas tendencias generales que es necesario considerar también. Catinot (1970) mencionó que en algunos lugares se ha logrado obtener una producción continua de hojas por medio de variaciones artificiales en

la longitud de los días, habiéndose determinado previamente que es durante los días cortos cuando se produce la caída de las hojas. De esto, el autor infirió que por lo general son los periodos de días con mayor número de horas de insolación los favorables para la producción de hojas.

La formación y caída de las hojas en relación con otros procesos fisiológicos, constituye un tema sobre el cual es poco lo que se sabe, habiendo solamente observaciones; por ejemplo, Koriba (1958) observó que en algunos árboles la formación y caída de las hojas pueden presentarse como procesos simultáneos, pero existen otros casos en los que esto no sucede así, por lo que es posible decir que la formación de nuevas hojas no siempre es una secuencia inmediata a la formación de la capa de abscisión. El autor consideró que estos dos procesos son independientes, y el criterio de siempre-verde o (caducifolio), está dado únicamente por el hecho de que la formación de nuevas hojas tiene lugar antes o después de la caída de las hojas viejas.

Algunos autores, como (Alvin 1964; y Daubenmire 1972), expresaron que la periodicidad de la caída de las hojas está principalmente en función de la periodicidad de su formación, sin embargo, hay criterios que difieren.

De la gran variación en el comportamiento de la caída y formación de hojas surge la necesidad de formular una cierta clasificación de las especies de acuerdo con sus hábitos, a fin de entender mejor este proceso. Existen varias de estas clasificaciones, basadas todas en observaciones de varios autores, de entre los cuales Koriba (1958) propuso una de las más completas.

- Aquellos árboles cuyas copas se encuentran
- 1° Especies
halodecíduas completamente desnudas durante un determinado período, aunque éste sea muy breve.

aquéllas que presentan follaje nuevo y viejo a la vez, así como también algunas ramas desnudas, pero en las que además, esto ocurre de modo irregular, variando a diferentes alturas del árbol.
 - 2° Especies
semidecíduas
 - 3° Especies
vicedecíduas aquéllas en las que la caída de las hojas es muy rápida y difícilmente apreciable, ya que las nuevas hojas empiezan a desarrollarse tiempo antes de la caída de las hojas viejas.

en las que algunas de sus ramas no cambian hojas sino hasta la siguiente estación, razón
 - 4° Especies
siempreverdes por la que el autor afirmó que son intermitentemente siempre - verdes.

Desde luego que esta clasificación, como cualquier otra, presenta variaciones, según la localidad y de las condiciones del año. El autor mismo indicó que el comportamiento de las especies podría ser diferente si varía la localidad donde se desarrollan, tal como el caso de Swietenia macrophylla mencionado también por Chowdhury, (1940b) que es una especie siempre verde en América y caducifolia en la India. Por otra parte, Koriba (1958) consideró también que este tipo de clasificaciones dependen en gran medida del clima y sobre todo de la longitud del

periodo de sequía.

Mariaux (1969) expresó que según la región, algunos árboles pueden presentar defoliaciones parciales como el caso de Terminalia superba, en la que después de estas defoliaciones siempre se produce un período de descanso vegetativo.

Las variaciones en la caída y formación de hojas se establecen no solamente por las características climáticas de las regiones, sino también por los hábitos de foliación. Daubemire y Deters (1947) hicieron un estudio comparativo entre coníferas y dicotiledóneas caducifolias de una zona templada. Durante su investigación, los autores pudieron observar que las hojas nuevas de las coníferas empiezan a desarrollarse cuando ya las hojas nuevas de las dicotiledóneas ya han alcanzado su expansión completa. Los autores observaron también que Larix occidentalis, una conifera caducifolia, desarrolla sus hojas al mismo tiempo que lo hacen las dicotiledóneas caducifolias. Este ejemplo pone de manifiesto la dificultad que existe al tratar de asociar este proceso con cualquier factor que pudiera ser capaz de explicar cómo una especie perteneciente al grupo de las coníferas (típicamente siempre verdes) se comporta como caducifolia.

Debido a que la actividad hormonal está muy relacionada con la formación de la capa de abscisión y con la posterior separación de células a lo largo de ella, teniendo lugar con esto la caída de las hojas, Koriba (1958) consideró que la producción de hormonas que influyen en la formación de esta capa de abscisión, es más intensa en aquellas regiones sujetas a cambios climáticos severos, por lo que expresó que mientras menos severos son estos cambios, los árboles son menos sensibles a

cambios ambientales, y desde luego será más autónoma su producción hormonal; aunque esto parece razonable, es difícil de afirmar y aceptar, sin experimentaciones previas. Además es conveniente pensar que si los cambios ambientales son menos severos, son de menor influencia y por lo tanto los árboles manifiestan menos esta influencia, lo cual no quiere decir que sean menos sensibles.

Así, la afirmación de este autor acerca de la mayor o menor sensibilidad hacia los cambios ambientales, es algo muy discutible, no es posible expresar que las plantas que se desarrollan en zonas donde los factores climáticos presentan variaciones pequeñas sean menos sensibles.

Chowdhury, (1940 b) recordó que Priestley 1933 y sus colegas inglés observaron que en zona templada el crecimiento puede tener lugar aun cuando las yemas foliares no hayan abierto, y parece ser que en las especies de porosidad anular, hay casos en los que la actividad cambial se inicia antes del desarrollo de las yemas y se va haciendo poco a poco más activo conforme las hojas van iniciando su desarrollo. Por otra parte, Turner (1963) realizó un estudio con leguminosas de una zona árida y observó que la producción de hojas es un proceso muy variable, expresó que parece poder asociarse con la presencia o ausencia de ramas fotosintéticas, ya que en árboles con tallos fotosintéticos la producción de hojas se realiza de modo más uniforme y parece seguir al crecimiento radial algunos meses más tarde. Añadió que a este respecto hay excepciones de algunos individuos en los que la formación de hojas tiene lugar antes que se establezca la actividad cambial.

Al respecto, Lojan (1968) expresó en su trabajo sobre las tendencias del crecimiento en algunas especies tropicales de Costa Rica,

que el desarrollo foliar se ve seguido por actividad de crecimiento radial, por lo que éste último es un buen indicador de la actividad foliar.

Catinot (1970), indicó en su trabajo realizado sobre ritmos anuales del crecimiento de los árboles del bosque tropical africano, que la caída de las hojas se produce, principalmente, por el establecimiento de un déficit hídrico, cuando la transpiración aumenta y que la caída de las hojas es anterior al detenimiento del crecimiento, al fin de la estación de lluvias.

Las especies de regiones templadas y las de regiones tropicales se comportan de diferente manera en lo que respecta a sus hábitos de foliación. Chowdhury (1940 ab) observó que el período de desnudez en árboles tropicales siempre es menos largo que en los árboles de regiones templadas.

Según Koriba (1958), en zonas templadas los árboles caducifolios presentan hojas con textura membranosa diferente a la textura coriácea de los árboles siempre verdes; pero, en zonas con clima uniforme es posible apreciar que los dos tipos de textura se presentan indistintamente en árboles caducifolios o siempreverdes sea su hábitat seco o húmedo, no siendo posible diferenciar por el tipo de textura, cuál es el hábito de foliación, por lo que indicó que en las regiones tropicales los árboles serán caducifolios si la capa de abscisión se forma antes de la producción de hojas nuevas, y serán perennifolios si la capa de abscisión se forma cuando ya hay nuevas hojas formadas, sin considerar el tipo de textura, que es muy variable.

El mismo Koriba (1958) afirmó que el hábito caducifolio es un

proceso interno basado en la formación rápida de la capa de abscisión y podrá estar determinado por cambios fisiológicos inducidos por factores ambientales, a los que cada especie responderá según su tolerancia. El autor agregó también que en regiones cálidas y de clima uniforme, la influencia del medio ambiente parece no tener significación, en tanto que para regiones de clima templado o monzónico, es determinante.

El hecho de que el hábito de foliación de algunas especies varíe en relación con la zona donde se desarrollan, da idea de que hay una dependencia de las variaciones de los factores ambientales.

A este respecto, podría pensarse que las especies que aun desarrollándose en lugares diferentes presentan igualdad en sus hábitos de foliación, poseen una amplitud de tolerancia mayor.

Respecto a la diversidad de aspectos desde los cuales se ha tratado de estudiar a la foliación, la información es confusa, pero el número de opiniones que han tratado de explicar este proceso determinado por fotoperíodo y por desequilibrios en el balance hídrico, son abundantes habiendo varios autores que aceptan estos dos factores como de mayor influencia.

C. j) Desarrollo de yemas

Koriba (1958) estudió la periodicidad del crecimiento en árboles tropicales y consideró que la producción de yemas en latencia no es una respuesta directa a cambios ambientales desfavorables, ya que esto ocurre como un proceso rítmico interno posterior al desarrollo de las hojas, en cualquier región, sea cálida, fría, seca, etc., pero añadió que las condiciones climáticas o ecológicas (factores externos) producen efectos indirectos incapaces por sí solos de provocar la formación de ye

mas en las plantas. El autor consideró que este proceso, como cualquier otro, se efectúa por una suma compleja de influencias externas y de caracteres hereditarios; añadió que en las regiones templadas, la formación de yemas de latencia parece a priori estar determinada por cambios ambientales, en tanto que en zonas tropicales este proceso es fundamentalmente autónomo.

Según Koriba (1958) la latencia involucra tres procesos:

- 1° El crecimiento longitudinal.
- 2° La detención del crecimiento en los primordios.
- 3° Los cambios que presentan las estructuras de protección de los primordios.

El autor expresó que estas estructuras se producen como un proceso independiente de la detención del crecimiento en los vástagos; añadió que las características de estas estructuras, así como su ordenamiento alrededor de los puntos de crecimiento, varía de acuerdo con el tipo de crecimiento de los vástagos. Este arreglo definido de estructuras, sean hojas o escamas, rodeando al punto de crecimiento en especies con periodicidad fenológica, no está determinado por el efecto directo de cambios climáticos, ya que es una secuencia de procesos internos que deben atribuirse principalmente a la cantidad y distribución de las hormonas.

Sin embargo, a pesar de las afirmaciones de Koriba (1958) sobre la autonomía de este proceso, Catinot (1970) expresó que una disminución en la temperatura mínima, así como un descenso en la cantidad de agua disponible en el suelo y en el aire, son los factores determinantes de la latencia en las yemas apicales y laterales.

Catinot (1970) afirmó también que el término de la latencia de

las yemas es lo que provoca el desarrollo de las yemas apicales, lo cual es un proceso sumamente importante que involucra la síntesis de hormonas vegetales que actúan en la estimulación de la actividad cambial, la que por su parte, se detiene cuando caen las hojas. Para este autor, el desarrollo de las yemas apicales se efectúa cuando las condiciones ambientales presentan las siguientes características.

- 1° Inicio de las lluvias.
- 2° Abundante humedad ambiental.
- 3° Déficit de saturación disminuyente en la planta.
- 4° Aumento en la temperatura mínima ambiental.

Es un hecho aceptado que durante el desarrollo de las yemas tiene lugar la síntesis de hormonas desencadenantes de los procesos de crecimiento en las plantas; esta afirmación, que en los primeros trabajos de fisiología vegetal fue solamente una hipótesis, quedó comprobada posteriormente gracias a la realización de gran número de investigaciones, así como también se logró el aislamiento de estas hormonas, lo que a su vez hizo posible la experimentación a partir de la cual se ha obtenido el conocimiento que sobre este tema se tiene.

Morel (1960) afirmó que en árboles decapitados, la estimulación que normalmente provoca la presencia de las yemas queda suprimida, pero si la superficie resultante de la decapitación se cubre con un poco de lanolina y ácido indolacético (AIA), el proceso de activación que normalmente actúa sobre el crecimiento diametral, se ve recuperado. Con esto queda una vez más demostrada la influencia que la presencia de las yemas tiene sobre el crecimiento, así como que es en estas estructuras, en donde tiene lugar la síntesis de hormonas de crecimiento.

El desarrollo de las yemas varía también en las diferentes especies; el mismo (Morel, 1960) indicó que en los estudios de Wareing (1951) ya se había expuesto que en las especies de porosidad difusa, hay un considerable retraso entre la apertura de las yemas y la aparición de las primeras divisiones celulares en el cambium, retraso que no se observa en las especies de porosidad anular, en las que una vez iniciada la actividad de las yemas, la actividad cambial se desencadena rápidamente a lo largo de todo el tronco. Sin embargo, el autor observó lo siguiente:

- 1) En especies de porosidad anular. El desarrollo de las yemas parece no tener efecto sobre el crecimiento, ya que eliminando las yemas, la madera producida es en todo semejante a la formada en los individuos testigos provistos de yemas.
- 2) En especies de porosidad difusa. En los individuos que han sido despojados de las yemas, se observó que la actividad cambial y vegetativa en general, quedó totalmente suprimida.

El mismo autor añadió que a pesar de lo observado, en ambos casos son las hormonas sintetizadas en las yemas o puntos de crecimiento, las que entran en juego desempeñando un importante papel en la estimulación del cambium.

Como resultado de sus observaciones, el autor propone lo siguiente:

Especies de porosidad anular. El estímulo de la actividad cambial no parece depender totalmente de las yemas apicales, ya que se continúa aun en los casos en los que se han suprimido las yemas. El autor pensó que esto se debe

a la producción de hormonas a otros niveles, como en las yemas adventicias latentes, cuya actividad se es timula al quedar suprimidas las yemas apicales.

Especies de porosidad difusa. El efecto de hormonas sintetizadas en las yemas adventicias latentes es muy débil, por lo que estas especies dependen completamente del estímulo de las yemas apicales.

C.k) Crecimiento apical

Chowdhurry (1958), expresó que los árboles de la India presentan por lo menos dos períodos de crecimiento en longitud, pero que hay especies que pueden tener hasta cuatro etapas de crecimiento longitudinal durante un solo año, en comparación con árboles europeos o de América del Norte que poseen solamente un período de crecimiento apical definido. El autor añadió, que de cualquier modo, estos crecimientos longitudinales producen tejido primario, sólo que esto tiene lugar en diferentes épocas del año durante las cuales no hay producción de crecimiento diametral, el que, tanto en la India como en cualquier otra parte, se efectúa en un solo período anual. El autor señaló también que es un hecho aceptado el que las auxinas producidas durante el desarrollo de las yemas son el estímulo y control del crecimiento apical y diametral en regiones templadas.

Kozłowski (1963) indicó que hay una cierta intermitencia en el crecimiento longitudinal de muchas especies tropicales, pudiéndose presentar varios inicios de esta actividad durante una sola estación de crecimiento, pero añadió que es posible observar también este tipo de intermitencia en algunos pinos del sudeste de los Estados Unidos de América, lo que constituye una excepción a la afirmación general de que la mayoría de

las especies de zonas templadas poseen un periodo de crecimiento longitudinal bien definido. Así, el crecimiento longitudinal parece estar de algún modo relacionado con el crecimiento diametral, pero son pocos los trabajos que han abordado este aspecto con la precisión necesaria, ya que los estudios hechos sobre crecimiento en longitud se han realizado sin valorar la correlación exacta que pueda existir con el crecimiento diametral o viceversa.

Por otra parte, de manera muy general, se ha dicho que el crecimiento en longitud presenta gran variación tanto de una especie a otra, como en las diferentes porciones de un mismo individuo. Así por ejemplo, Kozlowski (1963) afirmó que el alargamiento del eje primario de un árbol es mayor que el que sufren los ejes secundarios, que hay diferencias en el crecimiento de las demás porciones del tallo y de las ramas, dependiendo de su posición; también, el crecimiento de los vástagos disminuye progresivamente hacia las porciones inferiores de un individuo. El autor consideró que esta variación de alargamiento en las diferentes partes de un mismo árbol, constituye un mecanismo de autocontrol del crecimiento, aunque no explicó exactamente el por qué de su afirmación; pudiera pensarse que mientras hay un crecimiento intenso en ciertas porciones, disminuye en otras; pero esto es solamente con base en las afirmaciones del autor.

Por lo que respecta a cómo se realiza el crecimiento longitudinal, Kozlowski (1963) consideró que en zonas templadas, en las especies cuyo periodo de crecimiento es muy prolongado, probablemente durante la primera etapa, se dispone de material almacenado y hacia la parte final, este proceso se realiza con materia sintetizada en el momento. Lo ante

rior se ha afirmado con base en el hecho del aumento definido en la relación fotosíntesis-respiración durante la porción final del crecimiento. En esto concuerda también Lojan (1968), quien afirmó que en árboles de zonas tropicales, el crecimiento apical de especies caducifolias se realiza a expensas de la fotosíntesis del año anterior.

Kozlowski (1963) observó que durante el período de crecimiento longitudinal es mayor la liberación de CO_2 que por la fotosíntesis. El autor pensó que este incremento respiratorio durante el período en el que las yemas empiezan a abrirse, pone de manifiesto la importancia que tiene el alimento disponible en el proceso, que si se efectúa cuando aun los vástagos no son fotosintéticamente eficientes y señaló además que hay una disminución en el peso seco obtenido al fin del período de crecimiento longitudinal.

De lo anterior se tiene que la fotosíntesis y la disponibilidad de material de reserva, son factores muy importantes para el crecimiento longitudinal; sin embargo, existen otros factores que influyen en el crecimiento apical.

Por otra parte, Kozlowski (1963) indicó que varios investigadores han aceptado que el factor competencia modifica la duración del período de crecimiento, siendo a este nivel donde ejerce su influencia. Pero el autor observó que cualquiera que sea el factor que influye, la magnitud del crecimiento en longitud parece estar determinada por las condiciones reinantes durante la estación en que las yemas se están formando y no por influencias ambientales existentes en el tiempo en el que las yemas abren.

El fotoperíodo ha sido aceptado por algunos autores como influ

yente en el crecimiento apical. Koriba (1958) efectuó un trabajo sobre la periodicidad del crecimiento en los árboles de Singapur. En esta investigación el autor expresó que el fotoperíodo desempeña un papel importante sobre la longitud de los vástagos y aceptó que muy posiblemente esta influencia pueda ejercerse en otros procesos fenológicos, tanto en regiones templadas como en tropicales.

El mismo autor relacionó la longitud del día con el crecimiento longitudinal y estableció tres categorías:

- 1a. Especies cuyo período de crecimiento longitudinal se puede prolongar, siempre y cuando se mantenga un cierto valor umbral de iluminación durante el día.
- 2a. Especies cuyo crecimiento en longitud está determinado por los días en que se establecen los máximos valores de iluminación.
- 3a. Especies cuyo crecimiento en longitud está dado por el crecimiento intercalar de los brotes ya existentes en las yemas; el autor expresó que aun en este caso, el fotoperíodo es importante, ya que influye en el desarrollo y crecimiento de las yemas.

Es importante hacer notar que Kozłowski (1963) expresó que son varios los investigadores que afirmaron, que el proceso de elongación de un vástago, se efectúa durante la noche; el autor mencionó el caso del abeto noruego (Picea abies) especie cuyo máximo crecimiento, tiene lugar durante la noche. Añadió que durante el día hay una disminución y en ocasiones hasta una detención en el crecimiento.

Por otra parte, Chowdhury (1958) afirmó que como regla general, el crecimiento longitudinal precede al crecimiento radial, en un período que en promedio va desde dos semanas hasta tres meses. El autor hizo no

tar, que es necesario considerar que estos dos crecimientos son procesos diferentes, ya que el crecimiento diametral, procede siempre basipetalmente, en tanto que la elongación de los vástagos, progresa acropéticamente.

En resumen, el crecimiento longitudinal es un proceso que se produce de diferente modo en las diversas especies, y hay autores que afirman que puede encontrarse variación aun en las diferentes porciones de un mismo individuo.

Por otra parte, también es posible observar la existencia de ciertos factores ambientales, tales como variaciones climáticas, competencia, etc., así como factores fisiológicos que parecen poder asociarse con este proceso. Las auxinas sintetizadas durante el desarrollo de las yemas, parecen ser un factor determinante tanto del crecimiento longitudinal, como del crecimiento diametral. Desde luego que las variaciones en este proceso son numerosas y los diversos autores han tratado de establecer cuáles son los numerosos factores que influyen en el crecimiento y que no permiten hasta ahora el conocimiento total de este proceso.

D) Inicio é interrupción del crecimiento

D.a) Inicio del crecimiento en árboles de climas templados.

Existe una gran diversidad de criterios acerca de cuáles son los factores que rigen al inicio y fin del crecimiento. Algunos autores han considerado que este proceso bien pudiera estar influenciado por factores climáticos ambientales, en tanto que otros lo asocian con procesos fenológicos.

Se ha expresado que el inicio de la estación de crecimiento es

tá determinada por el clima y por la distribución original de las especies. Daubenmire y Deters (1947) efectuaron en los Estados Unidos de América, un trabajo comparativo entre árboles nativos y especies introducidas, en las que no encontraron diferencias con el inicio de la actividad de crecimiento radial.

Jacquot (1950) afirmó que el inicio y término de la actividad cambial están definidos por la temperatura y por las relaciones químicas existentes entre la capacidad asimiladora de los brotes con respecto al crecimiento cambial; esto fue propuesto por el autor con base en anteriores afirmaciones en las que se establecía como primaria la influencia de la luz; pero consideró que la influencia de la temperatura es la directamente responsable.

Phipps (1961) trabajó con árboles caducifolios de Ohio y expresó que el comienzo del crecimiento radial está en relación, pero no en total dependencia, con otros procesos, tales como la producción de hormonas, cuya síntesis está a su vez determinada por el desarrollo de las yemas; tal relación es factible de comprobarse al observar que el inicio del crecimiento, procede del ápice hacia la base.

D.b) Inicio del crecimiento en árboles de climas tropicales

Chowdhury (1939; 1940 a), trabajó sobre la formación de anillos de crecimiento en árboles de la India y expresó no poder establecer una dependencia clara entre los factores externos que influyen en el inicio y fin de la actividad de crecimiento radial. El autor añadió que esta imposibilidad puede deberse al hecho de que los valores de pluviosidad y temperatura están muy relacionados entre sí, con lo que el efecto aislado de cada uno de ellos es difícilmente apreciable; aun en

este caso, el autor consideró datos recopilados durante tres años a cada inicio y término de la actividad de crecimiento.

El mismo autor efectuó un trabajo posterior Chowdhury (1940;b) en el que trabajó con árboles de amplia distribución en la India, escogiendo tres localidades con acentuadas diferencias en los valores de los factores climáticos, a fin de poder determinar la dinámica del inicio, establecimiento y detención del crecimiento, y obtuvo la siguiente información:

I Humedad

a) Crecimiento diamétrico en estado

de latencia - - - - - Durante los meses más secos

b) Inicio del crecimiento diamétrico - En los últimos meses de sequía o los primeros días de lluvia, dependiendo de cada especie y de la zona que se considere.

c) El crecimiento diamétrico se mantiene - - - - - a través de toda la estación húmeda.

II Temperatura

a) Inicio del crecimiento radial - - - Tuvo lugar cuando se registró la temperatura más elevada.

El autor consideró que tal aumento en la temperatura es necesaria para la apertura de las yemas, proceso del cual depende la síntesis de hormonas estimulantes de la reactivación del cambium.

b) Mantenimiento del crecimiento diamétrico - - - - - Se mantuvo a pesar de la duración

de elevadas temperaturas (favorables) que no fueron un hecho esencial en la conservación de esta actividad, ya que este proceso se continuó de modo independiente después de haberse iniciado.

c) Terminación de la actividad del

crecimiento, diamétrico - - - - No mostró relación alguna con las temperaturas locales.

Lojan (1968) estudió las tendencias del crecimiento en 23 especies forestales del trópico y observó que la temperatura y la disponibilidad de agua en el suelo parecen ser factores determinantes en el inicio del crecimiento, ya que se pudo establecer una clara correlación de sus valores de crecimiento con estos factores climáticos.

Por lo que respecta a otras influencias ambientales, algunos investigadores han considerado a la competencia como importante; sin embargo, Chowdhury (1939) expresó no poder evaluar una relación entre factores de competencia o tipos de suelos a los que se pudiera admitir como evidentemente influyentes sobre el inicio del crecimiento.

Chowdhury (1939) indicó también que Harling observó el hecho de que para árboles de Picea sp. de igual edad, los que están en pendientes orientadas al sur, empiezan a crecer antes que los que se desarrollan en pendientes expuestas al norte y que con respecto a la competencia, las especies que crecen en zonas densamente pobladas, empiezan a crecer días después en comparación con las especies que crecen en zonas menos pobladas; lo cual pudiera explicarse por el establecimiento de una competencia

por algún factor esencial cuya falta influirá en el retraso de la actividad de crecimiento. El autor consideró que este aspecto pudiera ser igualmente operante para árboles tropicales.

D.c) Tipo de porosidad.

La existencia de una cierta relación entre el tipo de porosidad con el inicio y progreso del crecimiento, ha sido discutida por varios autores y aunque de manera general se ha afirmado que las especies con xilema de porosidad anular empiezan su crecimiento antes que las especies de porosidad difusa; Daubemire y Deters (1947) afirmaron que hay casos en los que el fenómeno anterior no se establece claramente, como el caso del Ulmus americana y de Quercus borealis, cuyo xilema de porosidad anular no presenta diferencias en el tiempo y comportamiento de su inicio de crecimiento con respecto a Fagus grandifolia de porosidad difusa y añadió que siendo Juglans nigra una especie de porosidad semianular, se esperaría un inicio intermedio, lo cual no sucede, ya que esta especie inicia su crecimiento en un período muy posterior a aquél en que lo hacen las especies de porosidad difusa.

Phipps (1961) afirmó que en la mayoría de los trabajos realizados para zonas templadas, la tendencia general es que las especies de porosidad anular inicien su crecimiento tiempo antes que las especies de porosidad difusa; pero que sin embargo, para ambos grupos de especies el crecimiento se inicia una a dos semanas después de que las hojas se hayan desarrollado completamente. Señaló también la existencia de un acuerdo entre los investigadores en aceptar que una vez iniciado el proceso del crecimiento, éste sigue un ritmo constante, presentando sólo ligeras fluctuaciones al acercarse a su etapa final.

El inicio del crecimiento es de gran variabilidad aun en una misma comunidad, tanto en diferentes años, como dentro de un mismo año. Phipps (1961) afirmó que para especies de zonas templadas, comienza alrededor de una semana después de que ha tenido lugar la apertura de las yemas, en especies de porosidad anular y que para el caso de especies de porosidad difusa este inicio se produce una semana después el desarrollo de las hojas. El autor trató también de correlacionar el comienzo del crecimiento con otros procesos fenológicos, pero expresó que le fue imposible determinar el valor o grado de tal dependencia.

Kozlowski (1963) afirmó que en las especies de porosidad anular se observó el siguiente comportamiento:

- 1° El crecimiento progresa muy rápidamente.
- 2° El comienzo del crecimiento en las ramas es seguido por el crecimiento en el tronco, que es posterior.
- 3° El desarrollo de las yemas parece ser un proceso necesario, ya que el inicio del crecimiento es visiblemente dependiente de él.
- 4° El crecimiento normalmente empieza después de que las lluvias han alcanzado 200 mm, y si la cantidad de precipitación es menor, el crecimiento es mucho más lento.

Hay gran variabilidad en el comportamiento del crecimiento con respecto al tipo de porosidad; lo que para algunos casos es dependiente, para otros no lo es.

D.d) Foliación.

Chowdhury (1939) expresó que en especies caducifolias el cambium empieza su actividad tiempo después de que las hojas se han desarrollado, cuando las copas están completamente reemplazadas.

El mismo autor, en un trabajo posterior (Chowdhurry, 1940;a) consideró que a un nivel más detallado es posible observar que el rompimiento de la latencia (inicio de la actividad del cambium) puede detectarse desde etapas muy tempranas, aun cuando las copas no están totalmente reemplazadas; con esto, el autor consideró que tanto la formación de hojas, como el rompimiento de la latencia en el cambium se producen con sustancias de reserva formadas durante el año anterior y que posteriormente, cuando las copas se van renovando, el crecimiento radial se continúa a base de material elaborado en ese tiempo.

De modo general, Chowdhurry (1940;a) expresó que la variación en el inicio del crecimiento, fluctúa en un periodo de más o menos 1-3 semanas, tiempo durante el cual, el autor no pudo establecer alguna relación de tal comienzo con factores ambientales.

Finalmente, Lojan (1968), estudiando las tendencias que el crecimiento diametral sigue en árboles tropicales, indicó que el comienzo del crecimiento cambial tiene lugar cuando el follaje se ha desarrollado y que se detiene cuando las hojas envejecen, razón por la que se ha considerado al crecimiento cambial como un buen indicador de la actividad foliar y éste último como indicador del crecimiento secundario. Esto evidencia que tal proceso depende en gran medida, de la actividad fotosintética del momento, diferenciándose del crecimiento longitudinal que depende de las sustancias almacenadas.

E) Cambios diametrales del tronco.

Debido a que muchas de las investigaciones realizadas sobre el crecimiento secundario, se han efectuado por medio de evaluaciones en

encogimientos o expansiones radiales, estos son temas que se deben de considerar.

Daubenmire y Deters (1947) trataron de observar diferencias del encogimiento del tronco, entre especies de diferentes hábitos de foliación, para lo cual hicieron un estudio comparativo entre coníferas siempreverdes y dicotiledóneas caducifolias encontrando que las primeras, muestran una respuesta mayor a cambios climáticos, a lo que responden con un mayor encogimiento, no así las dicotiledóneas caducifolias que parecen tener una respuesta menos conspicua a estos factores. Para los autores, el violento encogimiento del tronco en las coníferas durante el período de sequía, se debe a la conservación de las hojas, lo cual propicia una transpiración excesiva, añadiéndose que la madera de las especies coníferas estudiadas es más suave y presenta una mayor respuesta a cambios de turgencia. Los mismos autores indicaron también el caso de Larix occidentalis (conífera de hábitos caducifolios) que presenta una gran estabilidad radial muy semejante a la de las dicotiledóneas caducifolias, sólo que esta estabilidad no se produce durante el verano, como en las especies dicotiledóneas caducifolias, sino que tiene lugar durante la primavera. En realidad esta especie no se comporta de manera afín ni a las especies caducifolias ni a las coníferas perennifolias, por lo que el autor consideró que esta especie no contribuye a la comprensión de este fenómeno, aunque sí aporta importante información valiosa.

Phipps (1961), en su trabajo sobre análisis dendrométrico realizado en una zona templada, afirmó que los cambios internos del contenido de agua dados por la higroscopicidad de los tallos que presentan un grosor considerable, influyen en las medidas radiales tomadas diariamen

te, más de lo que influyen los factores ambientales sobre la actividad del cambium, de modo que considerando únicamente lo anterior, se podría ver que la mayor absorción de agua durante la época de lluvia, podrá confundirse con la iniciación del crecimiento cambial. El mismo autor observó que durante el periodo de terminación del crecimiento, se establecen fluctuaciones radiales que quizás se deban a rehidrataciones de tejidos por un aumento en la humedad del suelo durante esta época.

A este respecto, Kozlowski (1963) observó que las medidas diametrales externas varían constantemente, pudiéndose decir que nunca permanecen estáticas, ya que aún en unas cuantas horas, los hinchamientos o encogimientos son respuestas a la variación de las condiciones atmosféricas, además de incluir también a las manifestaciones de crecimiento, que en realidad no varían en tiempos tan breves.

No es posible negar que muchas de las variaciones estacionales se encuentren determinadas en mayor o menor grado por cambios hídricos que afectan al diámetro del fuste, lo cual es necesario tener siempre presente. El mismo autor, expresó que algunas especies presentan un encogimiento regular, pero que esto es relativo, ya que está siempre sujeto a variaciones ambientales, de tal modo que es posible afirmar que para aquellas zonas en las que el suelo es húmedo, se presenta lo siguiente:

- 1° Un encogimiento diametral al medio día por un exceso de transpiración y disminución en la absorción.
- 2° Por la noche, cuando la absorción excede a la transpiración, se establece un equilibrio en el déficit de agua y el diámetro aumenta.

El autor añadió que la magnitud de estos cambios dependerá del tipo

de suelo, del clima, así como de varios otros factores.

Finalmente, Daubenmire (1972) expresó que se ha mencionado la existencia de encogimientos en el tronco durante el período de sequía, como si este hecho indicara un fuerte "stress" por humedad; añadió que el valor de este encogimiento puede ser ligero para algunas especies, pero que hay otras en las que es tan grande, que excede al crecimiento neto anual. El autor pudo comprobar además, que los individuos de una misma especie que se desarrollan en tierras altas, presentan una tendencia similar al encogimiento que los individuos de la misma especie que crecen en un hábitat ripario, por lo que el autor consideró que el encogimiento es de naturaleza genética principalmente y se observa poco modificado por cambios en el tipo de hábitat.

Respecto a otras influencias que parecen relacionarse con cambios diametrales, Gaetner (1964) indicó la existencia de una clara relación (proporcionalmente directa) entre los descensos de temperatura y los cambios radiales en los tallos. Añadió que esto se produce en la mayoría de los casos cuando se alcanzan valores inferiores a 3°C, lo cual pudiera explicarse por exósmosis y congelamiento del agua de los espacios intercelulares, provocando la formación de fisuras longitudinales en la madera debidas a diferencias en las propiedades físicas en los planos tangencial-radial) las que no tienen relación con el proceso de crecimiento, ya que estas fisuras se vuelven a cerrar cuando el clima cálido se establece de nuevo y hay hidratación. El autor añadió que como efecto secundario posteriormente estas fisuras pueden constituirse en puntos susceptibles de infección que afectarán a la fisiología total del árbol.

F) Anillos de crecimiento

F.a) Generalidades

Los anillos de crecimiento son manifestaciones del crecimiento total, constituyendo datos duraderos que, como expresaron Sampson y Glock (1942), "han sido considerados índices del crecimiento total de un árbol". Esta es la razón por la que los estudios de los anillos de crecimiento se han desarrollado como un elemento o herramienta de trabajo en las investigaciones sobre el crecimiento diametral.

Alvim (1964) consideró que los anillos de crecimiento son recessos en la actividad del cambium y que estos "descansos" son los que los hacen diferenciables. El autor expresó que numerosos investigadores consideran que el número de anillos de crecimiento es igual al número de incrementos anuales, pero añadió que existen también afirmaciones de que puede haber formación de anillos parciales que representen inicios secundarios o terciarios de crecimiento durante una misma estación.

En realidad las posibles causas de la producción de anomalías en la formación de los anillos de crecimiento, es un hecho ya expresado con anterioridad por otros autores como Sampson y Glock (1942), quienes discutieron que la defoliación, las heladas, efectos de torsión, cambios climáticos, etc., pueden traducirse en disminuciones en las cantidades relativas de madera temprana y tardía, provocando la formación de anillos de anchura anormal.

Posteriormente, Kozłowski (1963), afirmó que en árboles de zonas templadas, otra de las causas que parecen afectar a la anchura de los anillos anormales de madera, es la competencia, que ocasiona variaciones en el grosor de los anillos a diferentes alturas del árbol. El autor indica lo siguiente al respecto:

1) Para especies dominantes. El grosor de los anillos es máximo a la altura donde se encuentra la mayor superficie foliar, disminuyendo hacia porciones inferiores, para volver a engrosarse en porciones cercanas a la base.

2) Para especies no dominantes. Los estratos de crecimiento son siempre más angostos en comparación con el grupo anterior, pero aún en este caso es posible apreciar un mayor grosor en alturas cercanas a la copa.

Kozlowski (1963) indicó también que en árboles jóvenes, el grosor de los anillos de crecimiento aumenta del ápice hacia la base y que conforme la edad aumenta y la competencia se va haciendo mayor, los anillos de grosor máximo se localizan al nivel donde se encuentra la mayor superficie foliar, y que el grosor va disminuyendo hacia porciones basales.

Tschinkel (1966), estudiando los anillos de Cordia alliodora en Costa Rica, expresó que el crecimiento parece ser mayor en las porciones elevadas del tallo cerca a las copas y no a la altura del pecho, donde normalmente se le evalúa. El mismo autor expresó que la formación de anillos en los primeros años de vida de un árbol, es muy confusa y que es hacia la porción externa del tronco (equivalente a años posteriores) donde los anillos son más diferenciables.

Alvim (1964) comenta también, con relación a esto, que en zonas tropicales el cálculo de la edad de los árboles es poco confiable, ya que en numerosos casos los árboles no muestran claridad en la demarcación de

los anillos, habiendo especies en las que los anillos se hacen diferentes hasta que el árbol ha alcanzado una determinada edad, lo que restará exactitud a este tipo de consideraciones. Además, este autor consideró que la producción de varios inicios de formación de hojas, proporcionan también la formación de anillos múltiples que en última instancia afectarán los posibles cálculos sobre la edad.

Posteriormente, Mariaux (1969) manifestó estar de acuerdo en esto; en su trabajo acerca de la periodicidad de la formación de anillos de crecimiento de Limba (Terminalia superba), afirmó que es sumamente difícil la delimitación de los anillos formados primeramente ya que por lo general, están muy pobremente delimitados.

Es posible concluir que existe gran número de variaciones que afectan la formación de los anillos de crecimiento. Además de los ya tratados hay factores que afectan al patrón de distribución de los anillos, el cual podría variar también a diferentes niveles por heridas, hinchazones, presencia de ramas, etc. (Tschinkel, 1966).

A pesar de lo anterior, algunos autores han podido establecer para algunos casos, la formación de anillos verdaderamente anuales, aunque en todos los casos han expresado que esto involucra gran dificultad.

Tschinkel (1966) determinó que casi todos los anillos de crecimiento en Cordia alliodora, son verdaderos anillos anuales pero que este tipo de estudios requieren de sumo cuidado.

F.b) Anillos de crecimiento en árboles tropicales.

Algunos investigadores se han dedicado a estudiar el crecimiento de algunas especies tropicales, para lo cual han determinado ciertas ca-

racterísticas anatómicas que hagan posible la diferenciación de los anillos; también han considerado ciertas características físicas, tales como cambios diametrales. Todo esto lo han tratado de relacionar con variaciones ambientales. La información obtenida podrá ilustrar las tendencias generales del crecimiento en árboles de estas regiones; pero en realidad este tipo de trabajos ha puesto de manifiesto la cantidad de variaciones que existen y hacen de cada caso una individualidad.

Chowdhurry (1939) estudió el crecimiento de algunas especies tropicales en la India y observó casos en los que las marcas de crecimiento son claramente evidenciables con base en las diferencias de la madera temprana y la tardía, como el caso de Pinus longifolia. Pero indicó que en los casos de especies dicotiledóneas en las que la porosidad es anular o semi-anular el parénquima marginal inicial, es de gran ayuda en la individualización de los límites de cada anillo, tal es el caso de Tectona grandis. También señaló el caso de Terminalia tomentosa, especie de porosidad difusa, en la que el parénquima marginal inicial, es un elemento de referencia para la diferenciación de cada anillo de crecimiento, no así el caso de Acacia catechu y Bombax malabaricum, ambas de porosidad difusa, en las que la individualización de cada anillo de crecimiento se determina por el parénquima terminal. El autor menciona un último caso, en el cual la formación de anillos no es anual y las marcas son tan variables que no indican edad, ni tampoco se puede establecer correlaciones del crecimiento con el medio ambiente, como ejemplos de este tipo, cita Eugenia jambolana y Shorea robusta.

El mismo Chowdhurry (1939) observó que algunas especies tienden a formar vasos múltiples en la porción media de cada anillo de crecimiento.

El autor pensó que esto pudiera tener por significado fisiológico que el crecimiento de los árboles de esta zona tiene lugar durante los meses más secos y cálidos y que la escasez de agua es contrarrestada por la formación de vasos múltiples para una conducción más efectiva.

Posteriormente, el mismo Chowdhury (1964), estableció que las estructuras anatómicas responsables de la visibilidad de los anillos de crecimiento son: la porosidad, la diferente frecuencia de vasos en la madera temprana y en la madera tardía y, por último, la presencia de parénquima marginal, sea inicial o terminal.

Por otra parte, Mariaux (1969) estudió la formación de anillos de crecimiento en la madera de Limba (Terminalia superba) y expresó que el elemento anatómico que determina el aspecto de los anillos de crecimiento es el parénquima, así como su asociación con vasos regularmente diseminados, lo cual varía, según se trate del período inicial o final del crecimiento, a pesar de tal asociación esto constituye, según el autor, un buen punto de referencia para la delimitación de los anillos de crecimiento.

El mismo (Mariaux 1970), al estudiar el crecimiento del Okumé (Aucoumea klaineana) en África, encontró ciertas características particulares a las que trató de dar un significado en relación con los datos ambientales que conjuntamente evaluó, y expresó que transversalmente, es posible diferenciar anillos sombreados y claros y consideró que los estratos sombreados corresponden a la estación de sequía, en la que se produce una disminución de la actividad cambial y los estratos claros equivalen a un rápido crecimiento producido durante el período de lluvia abundante. El autor diferencia un anillo oscuro de gran grosor que representa

a la gran estación de sequía, de un anillo también oscuro de menor grosor equivalente a la pequeña estación de sequía. Además, expresó que cualquier variación en el ritmo del crecimiento ocasionado por cambios ambientales, se traducirá en variaciones en el número o anchura de los anillos claros y oscuros. Expresó que, dependiendo de la especie, cada anillo normal presentará ciertas características particulares a partir de las cuales será posible, por comparación, detectar diferencias de este patrón, que constituirán anomalías.

La delimitación de los anillos de crecimiento en árboles de zonas tropicales, es un tema muy complejo, ya que la anatomía de los árboles de esta zona no es tan clara como sucede en los árboles de regiones templadas. Sin embargo, hay especies que no presentan dificultad, ya que, aun en zonas tropicales, no está excluida la posibilidad de que se establezcan modificaciones ambientales que permitan el desarrollo de especies típicamente de regiones templadas, como coníferas; por esto es más conveniente hablar de especies de bosque tropical lluvioso de un modo más estricto, refiriéndose con esto a especies típicamente tropicales.

F.c) Relación edad - crecimiento en especies que no presentan anillos de crecimiento.

En la mayoría de los árboles de zonas tropicales es difícil diferenciar los anillos de crecimiento, lo que dificultará el reconocimiento de su edad, así como entender los factores ambientales que influyen en la formación de dichos anillos.

Con base en lo anterior, (Foggie, 1945; Miller, 1952; Osmaston, 1956; Vincent, 1961), indicaron que debido a la imposibilidad de conocer

la edad de árboles tropicales (dato necesario para muchos estudios botánicos o ecológicos y para la utilización adecuada de especies forestales) y poder valorar la magnitud del crecimiento correspondiente a cada edad, se han propuesto diversos métodos para establecer la relación existente entre crecimiento y edad en árboles de selvas tropicales, lo que involucra mediciones de crecimiento de árboles pertenecientes a "áreas muestra", de las que se eliminan los árboles enfermos, o los que morirán, así como aquellos cuya dominancia es muy poco significativa. Los restantes, se dividen en clases de crecimiento (crecimiento inicial, medio o final) y tomando en cuenta el crecimiento promedio de cada especie, tanto al inicio como al fin del período de crecimiento, se grafica este valor en una relación crecimiento - tiempo. Uniendo puntos, se obtiene el crecimiento de cada especie. Dando valores y ajustando la gráfica de origen, podrá obtenerse información relativa al crecimiento con respecto al tiempo. Sin embargo, este método involucra errores sobre todo en lo referente a la graficación.

Por esto, Osmaston (1956) propone una modificación a este sistema, formando clases de crecimiento constituidas por individuos de un determinado tamaño, procurando considerar un número de individuos determinado de éstos en cada clase, lo cual facilita el trabajo, ya que cada clase estará constituida por árboles con igual altura. La media aritmética del crecimiento final e inicial de cada árbol, será básica para la clasificación, evitando errores al graficar.

Existen también algunos trabajos mediante los cuales se ha tratado de determinar la edad de especies carentes de anillos de crecimiento, en los que se propone la transformación de medidas de crecimiento a funciones matemáticas, en las que se conjugan diversas variables; estas

funciones difícilmente podrán expresar la complejidad de un proceso natural como lo es el crecimiento, por lo que el empleo de estos estudios es relativo y dependerá de las necesidades de cada trabajo, ya que si lo que se quiere conocer es al proceso en su totalidad, trabajos de este tipo no brindarán ayuda. (Osmaston, 1956; Pande, 1960; Vincent, 1961; Lojan, 1967,b).

Mathauda (1953) trató de determinar al crecimiento promedio de árboles individuales pertenecientes a "áreas muestra" en las que se presentan diferentes especies en diversas proporciones, el autor también tomó en cuenta el tipo de copas, así como la distribución de las especies (algunas agrupadas, otras aisladas). Observó que el número de individuos en cada clase diamétrica representa series geométricas, siendo posible comprobar que la "ley de Liocart" referente a la distribución de diámetros correspondientes a diferentes edades, es válida para tipos de vegetación como las selvas tropicales, ya que además es aplicable en lo que respecta a la mortalidad normal; es decir, trató de comprobar que el número de clases diamétricas sucesivas presenta una distribución uniforme de diámetros correspondientes a diferentes edades, y que esto representa una serie geométrica, válida para selvas tropicales, lo que facilita el manejo de especies forestales.

Posteriormente, Balodis (1966), expresando la necesidad de saber la edad de los árboles, no sólo para una utilización forestal, sino para estudios sobre características de la madera, que deban realizarse con árboles de edad conocida, propone un método para determinarla, por medio de "coordenadas biológicas", sólo que esto es funcional únicamente para especies que presenten anillos de crecimiento.

La utilidad forestal de este tipo de trabajos es innegable, ya

que la preocupación principal es saber cuánto crece una especie o grupo de especies de cada edad; lo que va muy relacionado con la utilización o la productividad; sin embargo, estos trabajos no despiertan interés por no comprenderse la importancia del proceso del crecimiento ni de los factores que lo modifican o influyen, conocimientos que determinarán la utilización de especies forestales no solamente en la actualidad sino también en el futuro.

G) La periodicidad en los procesos vitales.

En las regiones templadas, la periodicidad en la producción de las hojas, la floración, fructificación o el crecimiento, parecen seguir de modo claro a las variaciones climáticas. Alvim (1964), expresó que algunos autores consideran que los procesos estacionales se producen gracias a ritmos inherentes que actúan de manera independiente de influencias ambientales, lo que es fácil de observar en algunas especies, en las que la producción de un determinado proceso fisiológico, desencadena la producción de otros.

El mismo autor expresó que sin embargo, la mayoría de los investigadores consideran que la periodicidad de producción de los procesos vitales varía únicamente determinada por cambios climáticos, lo cual sería únicamente válido para zonas templadas.

Lojan (1968) estudió las tendencias del crecimiento en algunas especies tropicales y consideró que el clima de una región, así como la procedencia original de las especies, son factores influyentes en la periodicidad del crecimiento. Sin embargo, no encontró diferencia entre la periodicidad de especies introducidas y la de las especies que se encuentran en su hábitat original; no obstante es posible afirmar que la mayoría

de las especies provenientes del hemisferio norte crecen durante los días más largos.

Pudiera pensarse, por otra parte, que no solamente los factores climáticos o el origen de los individuos influyen en la periodicidad de los procesos fenológicos. Turner (1963) efectuó un trabajo en el desierto de Sonora é indicó que la periodicidad en la formación de las hojas parece estar influenciada por el tipo de tallo, bien que éste sea o no foto sintético, ya que en el caso de especies con tallos verdes, que poseen capacidad fotosintética, la producción de hojas parece ser menos variable en comparación con las especies que no poseen tallos verdes, en las que el proceso de formación de hojas es mucho más variable. El mismo autor añadió que en esta región, la floración y la fructificación parecen estar regidas por la influencia del fotoperíodo y que la periodicidad de los cambios radiales en el tronco está relacionada con las variaciones de humedad.

Alvim (1964) menciona que algunas plantas tropicales responden al fotoperíodo de manera semejante como lo hacen las especies de regiones templadas; añadió que en zonas ecuatoriales, los valores máximos de crecimiento se producen en los períodos de iluminación más elevada, durante los equinoccios, proporcionando quizá el mismo efecto que el de los días largos en regiones templadas como promotores del crecimiento, en tanto que los valores bajos de radiación se asocian con períodos de escaso crecimiento.

Lojan, (1967a) expresó que el establecimiento de factores limitantes durante una época, puede ser la causa de producción de procesos periódicos; así, la sequía, la elevación de la temperatura o el establecimiento de cualquier otro factor desfavorable, actuará como limitante de ciertos

procesos fisiológicos, no siendo sino hasta la llegada de condiciones favorables cuando podrán proseguir.

Por otra parte, algunos autores no consideran posible establecer una correlación entre la periodicidad del crecimiento u otros procesos fenológicos, con las lluvias o con cualquier otro factor climático estacional, por lo que Lojan (1968) expresó que en estos procesos influye un gran número de factores que interactúan de modo complejo.

El mismo autor expresó que la periodicidad en las plantas no únicamente se establece en un solo proceso; no se puede afirmar que las plantas siempreverdes no presentan periodicidad, ya que su crecimiento, floración, etc., pueden ser procesos típicamente periódicos.

Koriba (1958) encontró especies intertropicales caducifolias en Singapur, en las que la caída de las hojas se produce de una a tres veces en un sólo año; para especies que se pueden considerar periódicas; y para aquellas que no lo son, la caída de las hojas puede ser en un lapso menor de un año, habiendo casos en los que puede ocurrir en tiempos más prolongados.

Sin embargo, Lojan (1967,a) indicó en relación con esto, que la mayoría de los autores consideran que hay una periodicidad anual en los procesos de crecimiento, formación de hojas, fibración, etc. Por lo que respecta al crecimiento y a la actividad foliar, este autor aceptó como indudable al hecho de que el período de actividad cambial está fuertemente regulado por la etapa de actividad foliar, a pesar de que la iniciación y terminación de ambos procesos no coincida de modo preciso. Consideró además que es la periodicidad en la actividad foliar la que determina la producción de los anillos de crecimiento. Sin embargo, Chowdhury

afirmó que no es un hecho constante el de que todos los árboles tropicales caducifolios presenten anillos de crecimiento, ya que también los perennifolios pueden presentarlos.

Mariaux (1970) indicó que hay casos en los que el cambio de hojas en árboles de zonas tropicales se puede producir de manera anárquica, pero añadió que siempre hay una etapa de descanso vegetativo que se produce a un mismo tiempo y durante una misma estación, haciendo posible la presencia y notoriedad de los anillos de crecimiento, aun en la madera de árboles tropicales.

Por otra parte, Catinot (1970) hizo un trabajo sobre los ritmos anuales de crecimiento en el bosque tropical africano y consideró que cuando la formación de yemas se produce varias veces durante el año, el ritmo de crecimiento es fragmentado, gradual, y poco definido.

La periodicidad con la que se producen algunos procesos puede variar de acuerdo con el lugar donde se desarrollan las especies; Koriba (1958) afirma que con respecto al hábito de foliación Tectona grandis puede comportarse como caducifolia en lugares con estación seca y como perennifolia en lugares sin una estación seca, observando también un comportamiento similar en Swietenia macrophylla (Meliaceae) y Dyera castulata.

Además, parece ser que la periodicidad puede variar también con el tamaño y la edad del árbol, así como con la posición ecológica, según indica Lojan (1968).

La periodicidad en realidad, consta de etapas de actividad de crecimiento seguidas de periodos de descanso, de tal modo que el crecimiento, la floración, formación de hojas, etc., se producen sólo durante algunos meses del año.

En resumen, parece importante hacer notar lo que Chowdhury (1939) afirmó acerca de que son dos los tipos de factores que afectan a la periodicidad del crecimiento.

1° Los factores externos, climáticos o ambientales.

2° Los factores internos determinados genéticamente.

que hacen posible la producción de otros procesos inductores de la síntesis de sustancias promotoras del crecimiento.

H) Otras funciones del cambium.

Morel (1960), publicó un artículo acerca de la fisiología del cambium en especies de angiospermas de clima templado, en donde expresó que el tejido cambial no sólo interviene en el crecimiento diametral, sino que además contribuye a la cicatrización de heridas, formando callosidades. El estudio se efectuó colocando trozos de ramillas sobre medios de cultivo apropiados, con lo que fue posible observar el proceso de la formación de tejidos.

El autor explicó que como regla general, primeramente se produce una gran actividad celular en la región cambial, es decir, hay una rápida formación de tejidos, lo que el autor aprovechó para observar algunas de las tendencias que siguen los mecanismos de crecimiento, y de esto obtuvo la siguiente información:

- a) En condiciones de cultivo, el cambium produce tejido liberiano hacia el exterior, con un escaso grado de diferenciación y hacia el interior se produce un parénquima en el que se encuentran pocos vasos. Así fue posible observar no sólo al cambium, sino también estratos de células poco diferenciadas formadas por él, que contribuyen a la formación del callo.

- b) Determinó que extrayendo una porción de tejido cambial y colocándolo sobre un medio de cultivo, es posible observar un crecimiento anárquico y la callosidad formada en esta primera etapa es de parénquima no diferenciado; posteriormente se observa la formación de una prolongación del cambium original, lo que produce xilema hacia la parte interna y tubos cribosos hacia el exterior del callo. El autor aclaró que para este caso el interior del tallo corresponde al exterior del callo; considerando que la diferenciación de los elementos parenquimáticos está determinada por la naturaleza del tejido preexistente, lo que posteriormente comprobó cultivando fragmentos de parénquima vascular y de parénquima liberiano, observando lo siguiente:
- a) Primeramente, la formación de un callo de tejido indiferenciado semejante en ambos casos.
- b) Posteriormente, en el cultivo de una callosidad de parénquima vascular se forma liber hacia la parte interna del callo y traqueidas en la porción externa del callo.
- c) En el caso del cultivo de parénquima liberiano las traqueidas se producen al interior y los tubos cribosos al exterior.

Para el autor esto pone de manifiesto el importante papel que el tejido preexistente tiene sobre la diferenciación celular.

I) Evaluación y manejo de datos.

El estudio de cualquier proceso fenológico, su evaluación y el conocimiento de sus relaciones con factores ambientales, involucra técnicas detalladas y una gran meticulosidad en el manejo de éstas y de los datos obtenidos de su aplicación, ya que de ello dependerán en gran medida

los resultados.

El crecimiento, como un proceso periódico, ofrece las dificultades ya mencionadas para su evaluación, pero el mayor problema está en saber con exactitud cuáles son los factores o procesos que en él influyen. Hasta ahora, la mayoría de las investigaciones sobre este tema se han efectuado con ayuda de medidas radiales externas, por medio de las cuales numerosos autores han establecido las épocas del inicio o del término del proceso estacional de crecimiento. Pero hasta ahora no lo han hecho con base en variaciones en las características anatómicas de la madera que aunque en algunas especies son poco notables, existen, ya que el crecimiento es un proceso fisiológico anatómico.

Daubemire y Deters (1947) trabajaron en una zona templada de Norte América, obteniendo resultados a partir de mediciones radiales efectuadas en árboles rodeados por anillos graduados y graficando estas medidas. Consideraron el inicio de la actividad de crecimiento, como el punto en el cual se estableció un 10% de incrementos radiales, es decir, una vez que los datos alcanzaban este porcentaje, los autores consideraban que se tenía el inicio de la actividad cambial. Este criterio, además de ser arbitrario como los mismos autores lo expresaron, es impreciso; sin embargo, lo tomaron como un punto de partida con fines prácticos.

Phipps (1961) hizo un análisis de datos dendrométricos obtenidos de árboles caducifolios en los Estados Unidos de América. El autor indicó que es posible considerar el inicio del crecimiento, como el tiempo en el que se haya definido el incremento diametral que se establezca por encima del máximo valor alcanzado en la estación de crecimiento anterior.

Posteriormente, Kozlowski (1963), estudiando las características

de crecimiento de árboles de una zona templada, expresó que es imposible precisar con exactitud el inicio de la actividad cambial considerando sólo los registros dendrométricos, ya que de este modo lo que verdaderamente se detecta, son cambios diametrales que en ocasiones podrán deberse a hidrataciones o deshidrataciones en los tejidos del árbol, lo cual se manifestará como una modificación diametral, es decir, como un cambio radial, lo cual no expresará una actividad cambial real.

Por lo que respecta a la terminación del período de actividad de crecimiento, Phipps (1961) consideró el fin del crecimiento a partir de valores dendrométricos, como el tiempo en el cual se alcanza el máximo valor de crecimiento y se mantiene constante por un período largo, que según el autor es de dos semanas de estabilidad en los valores.

Para condiciones diferentes como las de la India, Chowdhury (1940 a,b) quien trabajó con varias especies, afirmó que la terminación del crecimiento es un evento que se establece de modo uniforme y claro, pero que a pesar de eso es difícil establecer una correlación con los factores o procesos que lo determinan. El autor expresó que para determinar cuáles podrían ser las causas que rigen el inicio o fin del crecimiento, es necesario efectuar un mayor número de trabajos y observaciones.

Por otra parte, es posible decir que existen varias maneras de evaluar el crecimiento. Algunos autores estudian el crecimiento por medio de mediciones radiales, otros lo han hecho por cambios en la anatomía de la zona cambial, etc. Este tipo de evaluaciones se han correlacionado en algunos trabajos con factores ambientales o con otros procesos fisiológicos de las mismas plantas.

Daubennire y Deters (1947), en un estudio comparativo del creci

miento de especies caducifolias y perennifolias, expresaron que el considerar valores de mediciones radiales en porcentaje a partir del incremento total, permite disminuir efectos tales como vigor o competencia. Expresaron que este método es inconveniente si el crecimiento radial total es muy pequeño, ya que resultarían fluctuaciones muy exageradas. De lo anterior se concluye que la utilización de este método dependerá de cómo sea el crecimiento en la especie con la que se trabaje. Para aquellos casos en los que se quiera conocer cómo es el crecimiento de una especie y no se tenga un conocimiento previo, el método anterior es inadecuado, pues supone la existencia de cierta información previa.

Las medidas externas pueden ser una gran ayuda en los trabajos sobre crecimiento, pero es necesario respaldarlas y correlacionarlas con otros aspectos, sean anatómicos o fisiológicos. De acuerdo con esto, Phipps (1961) indicó que en (Quercus alba), al tratar de establecer una relación entre la anchura de los anillos de crecimiento con la cantidad de crecimiento radial, dada por anillos dendrométricos, observó que este último tipo de medidas fue mayor que las del grosor en los anillos de madera tardía; el autor supuso que esto se debe a incrementos en el grosor del floema durante el verano, ya que esta diferencia no se establece en el grosor de la madera temprana. Esto pone de manifiesto que con las medidas radiales no se distingue este tipo de eventos, lo cual podría inducir a error si solamente se tomaran en cuenta los cambios diametrales.

Otro tipo de errores puede ser cometido al considerar medidas diametrales promedio consideradas durante un tiempo corto, como Kozłowski (1963) expresó, ya que consideró que esto pudiera ser válido para propósitos de medición, mas no lo es para estudios de fisiología o aquellos

trabajos en los que se trate de caracterizar a los mecanismos que rigen al crecimiento. Añadió que las medidas diametrales promedio involucran errores, ya que lo que así se mide es el crecimiento cambial, mas un componente de hidratación que en ocasiones puede llegar a ser mayor que el propio crecimiento.

Catinot (1970), trabajó sobre la posible explicación fisiológica de los ritmos anuales de crecimiento en árboles del bosque tropical africano, utilizando los cambios diamétricos obtenidos a partir de anillos dendrométricos; pero además hizo marcas anuales en el cambium por medio de las cuales pudo establecer puntos de partida para seguir al desarrollo de la actividad cambial, de este modo consideró que sus resultados son de mayor valor.

La importancia de lo anteriormente expresado, radica en que es poco lo que realmente se sabe sobre la actividad cambial y cuáles son los factores que la rigen, así como el modo en el que lo hacen. Sampson y Glock (1942) indican que los estudios sobre anillos de crecimiento han sido una buena herramienta para el conocimiento de la actividad cambial, aunque el utilizar los anillos de crecimiento como indicadores del crecimiento y de la edad presenta un grado de dificultad considerable debido a su gran variación, la que puede presentarse aun dentro de un mismo individuo. Los autores mencionan que esto parece estar en relación con el tipo de copa, lo que acarrea un nuevo problema consistente en el criterio para establecer la existencia de una competencia entre los árboles de una misma localidad, ya que la cercanía entre unas copas y otras no es suficiente, pues es necesario entender que la competencia puede establecerse a otros niveles.

Por otra parte, existe también el problema de la presencia de anillos anormales, múltiples, tardíos, incompletos o confusos. Gatnot (1970), propuso obtener siempre tres valores adquiridos por diferentes técnicas, o sea el estudio de anillos en muestras tomadas con taladros, efectuando medidas dendrométricos, estudios anatómicos, etc., introduciendo un buen número de parámetros, a fin de obtener un mayor número de resultados, de los cuales sea posible tener conclusiones más válidas.

Por lo que toca a la relación que existe entre los valores ambientales y el crecimiento, es necesario considerar la manera en que estos factores se evalúan y cuáles son de entre ellos los que están más íntimamente relacionados con este proceso.

Sampson y Glock (1942) expresaron que un aspecto de importancia es que la cantidad de lluvia podrá ser igual para dos regiones, pero sin embargo, su distribución en un año es muy diferente, lo cual determina el establecimiento de condiciones también diferentes. Por otra parte, añaden que un año doblemente húmedo no necesariamente tiene un valor doble de humedad edáfica; esto pone de manifiesto que las relaciones suelo-agua son complejas, ya que del agua que llega al suelo, una parte se perderá por evaporación y otra penetra directamente al suelo infiltrándose, por lo que será sólo una pequeña porción la que quedará directamente a disposición de las raíces. Así, será sólo una pequeña parte del agua de precipitación la que cada suelo, dependiendo de sus características físicas, deje libre para el crecimiento de una planta, en lo que la temperatura desempeñará un importante papel, ya que será el factor determinante de la cantidad de agua evaporada. Por otra parte, la cantidad de agua que un suelo puede retener, variará de acuerdo con sus características. Se

gún los mismos autores, la distribución del agua del suelo dependerá de tres aspectos:

- 1° Las propiedades físicas del suelo
- 2° La topografía
- 3° La distribución de la precipitación durante el año

Los mismos autores, expresaron que la forma en la que el agua precipite (granizo, nieve, etc), podrá ser también diferente y esto proporcionará diversas respuestas de crecimiento.

Phipps (1961) estimó que los aspectos anteriormente expresados son importantes de considerar, ya que él pudo observar que en la zona templada de Ohio, Estados Unidos de América, la humedad del suelo es muy baja durante la primavera y esto parece actuar como factor limitante en el crecimiento, pero esta limitante no se ejerce si el descenso de humedad edáfica se establece durante la etapa final del período de crecimiento, durante el verano y añadió que si en esta época la humedad alcanza valores elevados, la estación de crecimiento se prolonga.

Es posible decir que en general el clima de una región afectará de modo similar a todos los individuos de una especie, pero ya Sampson y Glock (1942) indicaron que el considerar una sola manifestación del crecimiento, no representa una respuesta total, así como el tomar en cuenta un solo factor, pensando que su influencia sobre algún proceso biológico es absoluta, es sumamente peligroso, ya que no hay que olvidar que muchos de los factores ecológicos y climáticos están íntimamente relacionados entre sí y que el crecimiento de una planta implica varios procesos también interrelacionados.

J) Técnicas para evaluar al crecimiento

De los trabajos realizados sobre el crecimiento, se sabe de la existencia de varias técnicas por medio de las cuales se ha podido obtener la información que sobre el tema se tiene.

Algunos autores utilizan varias técnicas para la apreciación del crecimiento, otros se basan únicamente en un tipo de mediciones obteniendo de ellas información. Sampson y Glock (1942) expresaron que de acuerdo con la metodología utilizada, será el tipo de resultados que se obtengan; es decir, que la selección de técnicas deberá estar dada por los objetivos del trabajo.

Generalmente, el estudio de procesos como la floración, fructificación y producción y caída de hojas, se hace por medio de observaciones cualitativas periódicas; de modo que solamente el crecimiento apical o cambial constituye el proceso fenológico que se ha podido evaluar de manera más cuantitativa, sea por mediciones exactas o por determinaciones anatómicas.

La detección del crecimiento cambial por medio de variaciones diamétricas se ha realizado a base de mediciones periódicas registradas por medio de cinchos o anillos metálicos graduados fijos al fuste de los árboles, en los que pueden efectuarse lecturas cada determinado tiempo, tal como lo hicieron Mariaux (1969) en Africa al estudiar la periodicidad de los anillos en la madera del Limba, (Terminalia superba), y Catinot (1970), quien trató de encontrar la explicación fisiológica de los ritmos de crecimiento anual en árboles tropicales africanos.

En algunos trabajos sobre el crecimiento, se han hecho mediciones utilizando cintas métricas sobre el fuste, colocadas a la altura del pecho

como lo hizo Lojan (1967;a) al estudiar la periodicidad del crecimiento en especies forestales en Turrialba, Costa Rica.

Otros investigadores han utilizado dendrómetros para la cuantificación de cambios radiales, como los utilizados por Reinke (1932) y Grossenbacher (1915). Posteriormente, Morales (1970), también estudiaron la periodicidad del crecimiento en árboles del Amazonas utilizando dendrómetros colocados a la altura del pecho. Daubenmire y Rexford (1972) trataron de estudiar la fenología y otras características de árboles subcaducifolios tropicales de Costa Rica, para lo que se valieron de datos dendrométricos.

Existen varias modalidades de dendrómetros, aunque todas están basadas en el mismo principio, consistente en fijar un punto de referencia sobre la superficie del árbol, colocando una pequeña placa de metal cuidando de que su aplicación no lastime demasiado al árbol; rodeando a esta placa se colocan tornillos cuya cabeza sobresale una cierta distancia de la superficie del árbol, formando así un plano fijo, y será sobre las cabezas de estos tornillos en las que se apoyará el marco que sostiene una carátula medidora sensible que posee un perno que quedará en contacto con la placa fija. De este modo, lo que se detectará serán variaciones de distancia entre el perno (de la carátula) y la placa fija sobre el árbol. Los tornillos, por su parte, permitirán que la carátula se coloque siempre en una misma posición. Esto fue publicado por Daubenmire (1945), quien consideró que este dendrómetro es de bajo costo e induce a pocos errores, ya que el material de su fabricación no presenta variaciones considerables en su expansión o contracción por cambios de temperatura, además del hecho comprobado de que su introducción no produ

ce alteraciones detectables macroscópicamente en el crecimiento, aun durante períodos de más de cinco años. La figura No. 1 representa al dendrómetro utilizado por Daubenmire (1945).

Una modificación del anterior es el dendrómetro de Doolittle (1950), que según Alvim (1964) es más sencillo y detecta también variaciones en distancia. fig. No. 2.

El empleo de este tipo de aparatos ha sido considerable; sin embargo, aceptando que el crecimiento es muy variable, tanto a diferentes alturas como en diferentes radios, se piensa que el detectar el crecimiento en un sólo lugar es poco confiable, además del inconveniente de no saber hasta qué punto la colocación de este tipo de aparatos pueda tener influencia en los cambios radiales del sitio donde sean colocados en el árbol.

Por otra parte, la utilización del dendrómetro es poco conveniente cuando se quiere estudiar a la actividad cambial, ya que en realidad este aparato detecta solamente variaciones diametrales, incluyendo cambios higroscópicos además de la producción de crecimiento real.

Existen otros métodos para evaluar al crecimiento, como el empleado por Chowdhury (1940;a) en árboles de la India, quien afirmó que el conocimiento preciso de las variaciones anatómicas, que se pueden presentar en la zona cambial durante cada período de crecimiento o de descanso, permitirá que posteriormente, tomando pequeñas muestras con tala dro, sea posible, por comparación, establecer la etapa de crecimiento en la que la especie en cuestión se encuentre, así, por la obtención de muestras periódicas, se podrá seguir la sucesión del crecimiento, de modo que se conocerá además cuáles son las características anatómicas de

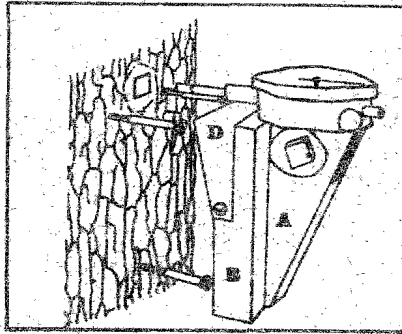


FIG. No 1 Dendrómetro de Daubensaire (1945) en posición previa a insertarse sobre 3 tornillos introducidos en la corteza.

El perno de la carátula medidora hará contacto con una pequeña placa de metal cementada sobre la superficie del árbol.

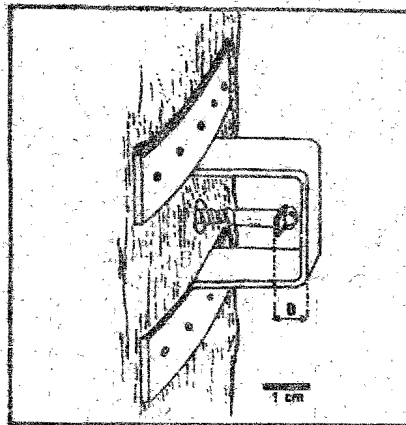


FIG. No 2 Dendrómetro de Byram y Doolittle 1950. in Alvim 1964.

En el que la distancia D se valora periódicamente con un microcalíper.

la época de latencia o de actividad cambial, lo que ayudará también a la comprensión de la fisiología de este proceso y sus relaciones con cambios ambientales.

En otro trabajo, Chowdhury (1940;b) siguiendo el mismo método citado anteriormente, trabajó con especies distribuidas en áreas con diferencias ambientales, climáticas y edáficas principalmente, tratando de valorar el efecto que estos factores tienen sobre la actividad del cambium.

Como otra manera de evaluar al crecimiento, (Mariaux, 1969; 1970; Catinot, 1970) efectuaron heridas rectangulares en una porción del cambium, para producir una pequeña cicatriz, que indicará un límite entre la madera formada antes de la herida y la formada después de ésta; los autores indicaron que si esto se realiza exactamente durante la época de reposo, se tendrá un buen punto de referencia a partir del cual se podrá seguir una secuencia del crecimiento de manera más segura que el estudio de anillos de crecimiento, los que como se sabe son muy confusos y poco confiables durante los primeros años de vida, período en el que no será posible establecer ninguna dependencia de las condiciones climáticas reinantes durante su formación.

Mariaux (1969) expresó que efectuando cortes transversales algunos años después, a la altura en la que fueron practicadas las heridas en el cambium, aportarán una información valiosa que, acompañada de medidas radiales obtenidas periódicamente y de datos ambientales registrados con igual frecuencia, se obtendrán conocimientos valiosos.

Para el análisis de muestras obtenidas con taladros, algunos autores se valen de los rayos X, otros se han ayudado del microscopio o

simplemente de lupas; esto dependerá del tipo de precisión que se desee, de los objetivos que se sugieran alcanzar o de las dificultades que cada especie presente.

II) PROPUESTA DE INVESTIGACION

En base a la bibliografía consultada, se propone un proyecto para el estudio del crecimiento cambial de la especie Cordia elaeagnoides en la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Chamela, Jalisco, de la U.N.A.M. Para este proyecto se plantean, primeramente, los siguientes

1.- Objetivos:

- A) Establecer las correlaciones existentes entre las medidas del diámetro evaluadas externamente y la actividad cambial de la especie mencionada durante un período mínimo de 5 años.
- B) Obtener algunos datos fenológicos, como crecimiento, floración, fructificación, brote y caída de las hojas, y correlacionarlos conjuntamente con los siguientes datos climáticos y edáficos.
 - B.a) Temperatura máxima
 - B.b) Temperatura mínima
 - B.c) Precipitación
 - B.d) Número de horas al día de luz y la intensidad de ésta.
(fotoperíodo)
 - B.e) Distribución anual de los días con mayor número de horas de insolación.
 - B.f) Humedad relativa ambiental
 - B.g) Humedad edáfica
 - B.h) Características físicas y químicas del suelo.

C) Correlacionar los datos obtenidos en los incisos A y B.

2.- Datos de la zona.

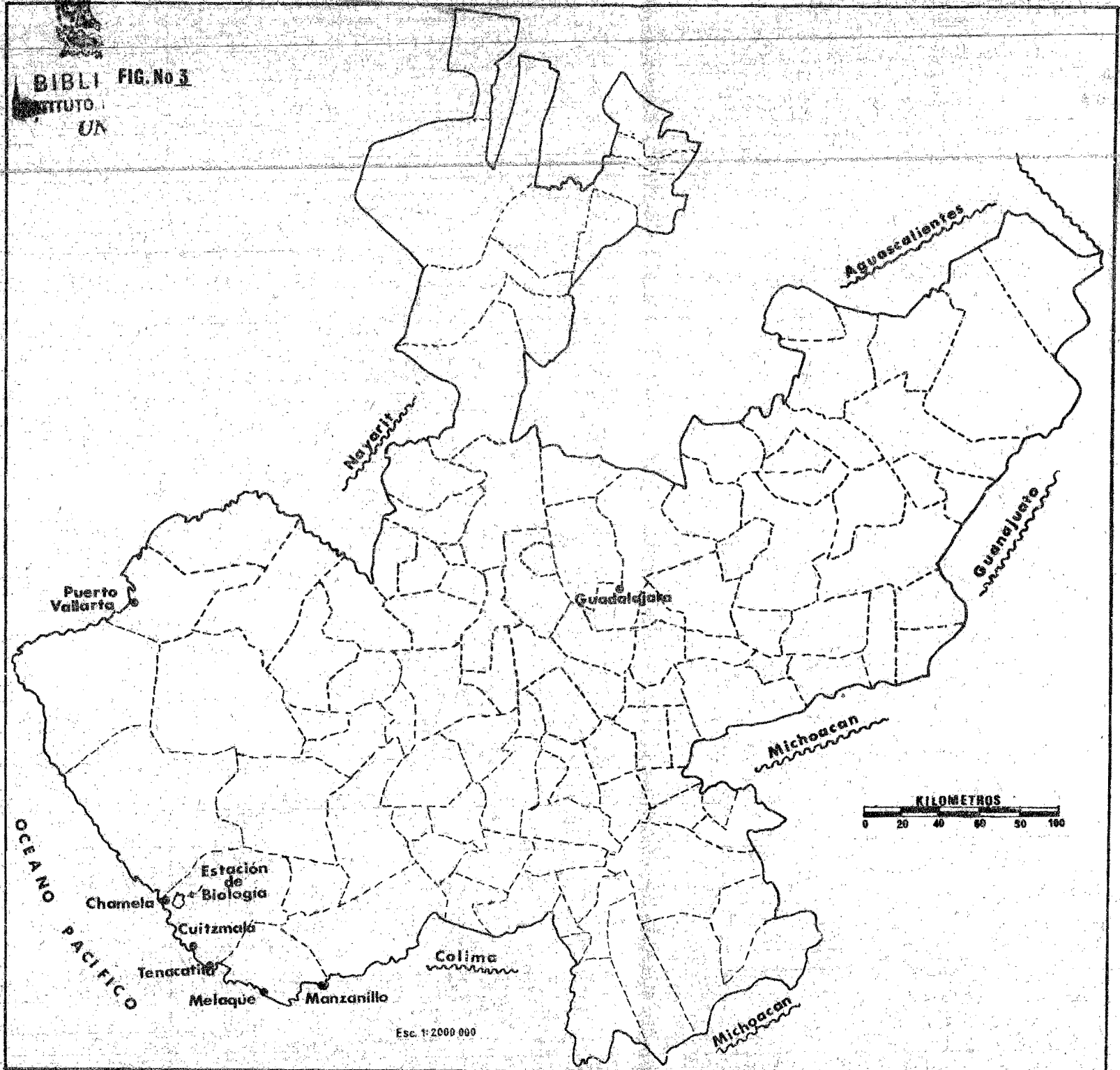
A) Localización.

La zona de estudio (Fig. No.3) se encuentra dentro de la planicie costera occidental del país, que va de la Bahía de Banderas (zona limítrofe Nayarit-Jalisco) hasta la desembocadura del río Tehuantepec en el sur del estado de Oaxaca. Es una estrecha faja de 1400 km. de longitud por 25 km. de anchura promedio; con elevación promedio de 100 m.s.n.m., limitada al oeste por el Océano Pacífico y al este por la Sierra Madre del Sur. (Tamayo, 1949, a).

El sitio de trabajo está próximo a la Bahía de Chamela, Jalisco a $19^{\circ} 39' 38''$ lat. N. y $105^{\circ} 10' 02''$ long. W. Esta Bahía constituye la primera entrada notable del mar hacia el sur, después del Cabo Corrientes, encontrándose definida al norte por la Punta Pérula y Rivas, y hacia el sur por una serie de playas denominadas en orden: "Jaiba", "Mezcales", "Playa Larga de Chamela" y finalmente, en el extremo sur, la punta Chamela que cierra a la Bahía. (Gutiérrez, 1959).

En este sitio se encuentra la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Chamela, Jalisco, perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. Una de las aristas que limitan al terreno tiene las siguientes coordenadas: $19^{\circ} 32' 30''$ lat. N. y $105^{\circ} 38' 39''$ long. W., encontrándose cerca del poblado de Chamela, en donde el Arroyo Chamela desemboca en el mar. El poblado posee 248 habitantes y pertenece al municipio de La Huerta, que a su vez cuenta con 15,950 habitantes en una extensión de 1,749.71 km² y cuyos límites son al norte, el municipio de Purificación, al sur, el Océano Pacífico, al oeste, el municipio de Toma

BIBLI FIG. No 3
INSTITUTO I
UN



OCEANO
PACIFICO

KILOMETROS
0 20 40 60 80 100

Esc. 1:2000 000

tlán y el Océano Pacífico también, al este los municipios de Casimiro Castillo y Cihuatlán (Tamayo, 1949 a; Gutiérrez, 1959).

El terreno de la Estación tiene una superficie cuadrangular de aproximadamente 2x8 km. y se localiza en las estribaciones del cerro Huehuetón. La topografía del terreno es ondulada, variando las altitudes de 20 a 200 m.s.n.m. Entre las lomas existen valles de poca extensión.

Para llegar a la EIED de Chamela, se toma la carretera que va de Barra de Navidad a Puerto Vallarta (carretera federal Núm. 200). La entrada al campamento de la Estación, está marcada en el km. 65 - 3 de la numeración empleada por la Secretaría de Obras Públicas (Pérez, 1974).

B) Hidrología

El estado de Jalisco se caracteriza por ser una zona donde las corrientes superficiales son muy variables, cuyo caudal depende en gran parte de las lluvias de los ciclones, dado que hay una larga temporada de sequía y un elevado índice de evaporación. Sin embargo, el estiaje abarca los meses de noviembre a mayo, en tanto que el período de avenidas queda comprendido entre los meses de junio y octubre. (Gutiérrez, 1959; Dirección de Hidrología S.R.H. 1971; Ramos, 1973).

Los ríos más importantes de esta región con caudal continuo son:

- a) Río Ameça. Con una longitud de 260 km. Nace en el Municipio de Guadalajara y desemboca en la Bahía de Banderas, drenando el Valle de Ameça con un escurrimiento anual de 3,599 millones de metros cúbicos.
- b) Río Cihuatlán. Nace a 2,600 m.s.n.m. cerca del poblado de Minatitlán, Jal.; su recorrido limita los estados de Colima y Jalisco. El área de su cuenca es de 2,105 km² forma lagunas y esteros. A 52 km. de su desemboca-

tlán y el Océano Pacífico también, al este los municipios de Casimiro Castillo y Cihuatlán (Tamayo, 1949 a; Gutiérrez, 1959).

El terreno de la Estación tiene una superficie cuadrangular de aproximadamente 2x8 km. y se localiza en las estribaciones del cerro Huehuetón. La topografía del terreno es ondulada, variando las altitudes de 20 a 200 m.s.n.m. Entre las lomas existen valles de poca extensión.

Para llegar a la EIED de Chamela, se toma la carretera que va de Barra de Navidad a Puerto Vallarta (carretera federal Núm. 200). La entrada al campamento de la Estación, está marcada en el km. 65 - 3 de la numeración empleada por la Secretaría de Obras Públicas (Pérez, 1974).

B) Hidrología

El estado de Jalisco se caracteriza por ser una zona donde las corrientes superficiales son muy variables, cuyo caudal depende en gran parte de las lluvias de los ciclones, dado que hay una larga temporada de sequía y un elevado índice de evaporación. Sin embargo, el estiaje abarca los meses de noviembre a mayo, en tanto que el período de avenidas queda comprendido entre los meses de junio y octubre. (Gutiérrez, 1959; Dirección de Hidrología S.R.H. 1971; Ramos, 1973).

Los ríos más importantes de esta región con caudal continuo son:

- a) Río Ameca. Con una longitud de 260 km. Nace en el Municipio de Guadalajara y desemboca en la Bahía de Banderas, drenando el Valle de Ameca con un escurrimiento anual de 3,599 millones de metros cúbicos.
- b) Río Cihuatlán. Nace a 2,600 m.s.n.m. cerca del poblado de Minatitlán, Jal.; su recorrido limita los estados de Colima y Jalisco. El área de su cuenca es de 2,105 km² forma lagunas y esteros. A 52 km. de su desemboca-

dura, se le une el río Marabasco, que tiene una área drenada de 589 km², originándose al sureste del poblado de Casimiro Castillo.

- c) Río Cuitzmala. Que se origina al NE del poblado Purificación, Jal., a 1,500 m.s.n.m. con un recorrido de 85 km; el área de su cuenca abarca 1,141 km², desemboca al SE de la Punta Farallón.
- d) Río San Nicolás. Se forma por varios tributarios al sur del poblado de Talpa de Allende, Jal., a 2,800 m.s.n.m., desemboca en el Océano Pacífico a 4 km. de la Estación Meteorológica de Higuera Blanca, Jal.
- e) Río Purificación. Se forma cerca del poblado del mismo nombre a una altura de 2,600 m.s.n.m. Recibe varios tributarios y tiene un recorrido de 95 km; el área de su cuenca es de 1,554 km² hasta su desembocadura en el Océano Pacífico. (Dirección de Hidrología, S.R.H. 1971).

El arroyo El Colorado, atraviesa en sentido SE a NW el terreno de la Estación; este arroyo es de corriente temporal durante la época de lluvias y secundarios de corriente temporal que drenan hacia el Colorado o hacia los pequeños valles; constituyéndose así los llamados "bajos" durante la estación lluviosa (Pérez, 1974).

C) Datos geológicos

Ordoñez, (1946); Tamayo, (1949 b); Ramos, (1973), indican que siendo la costa de Jalisco una formación del Paleozoico caracterizada por rocas metamorfoseadas por la intensa actividad tectónica de ese período, el terreno posee en su totalidad solamente rocas ígneas terciarias y cuar

tenarias, entre de las que abundan principalmente las de granito, basalto y riolita. Sin embargo, existen también aluviones depositados por acarreo de los ríos; hay también rocas (metamórficas) de cuarzo, así como formaciones marmorizadas originadas por contacto con rocas ígneas.

Pérez, (1974), señala haber encontrado abundantes riolitas en los terrenos de la Estación:

Desde el punto de vista fisiográfico, la región corresponde a la zona montañosa de la costa sur oeste que se extiende desde San Blas, Nayarit, hasta Acapulco, Gro., y está formada específicamente por esquistos del Paleozoico, intrusiones graníticas y sedimentos calcáreos mesozoicos; estos últimos se encuentran en un estado avanzado de erosión.

La región queda comprendida dentro de la provincia Biótica Balsas-Sudpacífiquense, que incluye a la planicie costera del Pacífico desde la desembocadura del río Santiago, hasta el río Ometepec, insinuándose en la porción central baja del valle del río Balsas. Así, esta provincia, comprende la porción Sur del estado de Nayarit, la parte oriental de Jalisco, estado de Colima, sur de Michoacán y la porción norte y la sur del valle del Balsas en Guerrero. (Ordóñez, 1946; Tamayo, 1949 b).

D) Suelo

No existe un estudio específico de los suelos de la zona de trabajo, razón por la cual toda la información al respecto, se refiere únicamente a los datos generales de los suelos de la planicie costera del Pacífico.

Las causas fundamentales que influyen de modo definitivo en la formación del suelo de esta región, son dos: la temperatura y el agua.

1) Las elevadas temperaturas influyen acelerando los procesos químicos,

con lo que se impide la acumulación de elementos básicos, de los cuales el más importante es el calcio. Este hecho contribuye a la gran proliferación de caolín (arcilla), formada a partir de elementos intemperizados.

- 2) La acción del agua es definitiva, ya que ésta se filtra rápidamente arrastrando consigo los materiales más solubles, dejando en la superficie una considerable cantidad de óxidos de hierro.

Se puede afirmar que los suelos de la Costa del Pacífico son de textura arcillosa, dada por la abundancia de caolines, y de color rojizo proporcionado por la presencia de óxidos de hierro, pudiendo considerárselos como suelos de estepa o de pradera, característicos de regiones con clima del tipo Aw.

Sin embargo, es posible encontrar zonas en las que se presentan suelos ricos en materia orgánica, del tipo Chernozem o tierras negras, propicias para la agricultura; hay también suelos café forestales o suelos amarillos, formados por hidratación de óxidos de hierro en lugares tropicales.

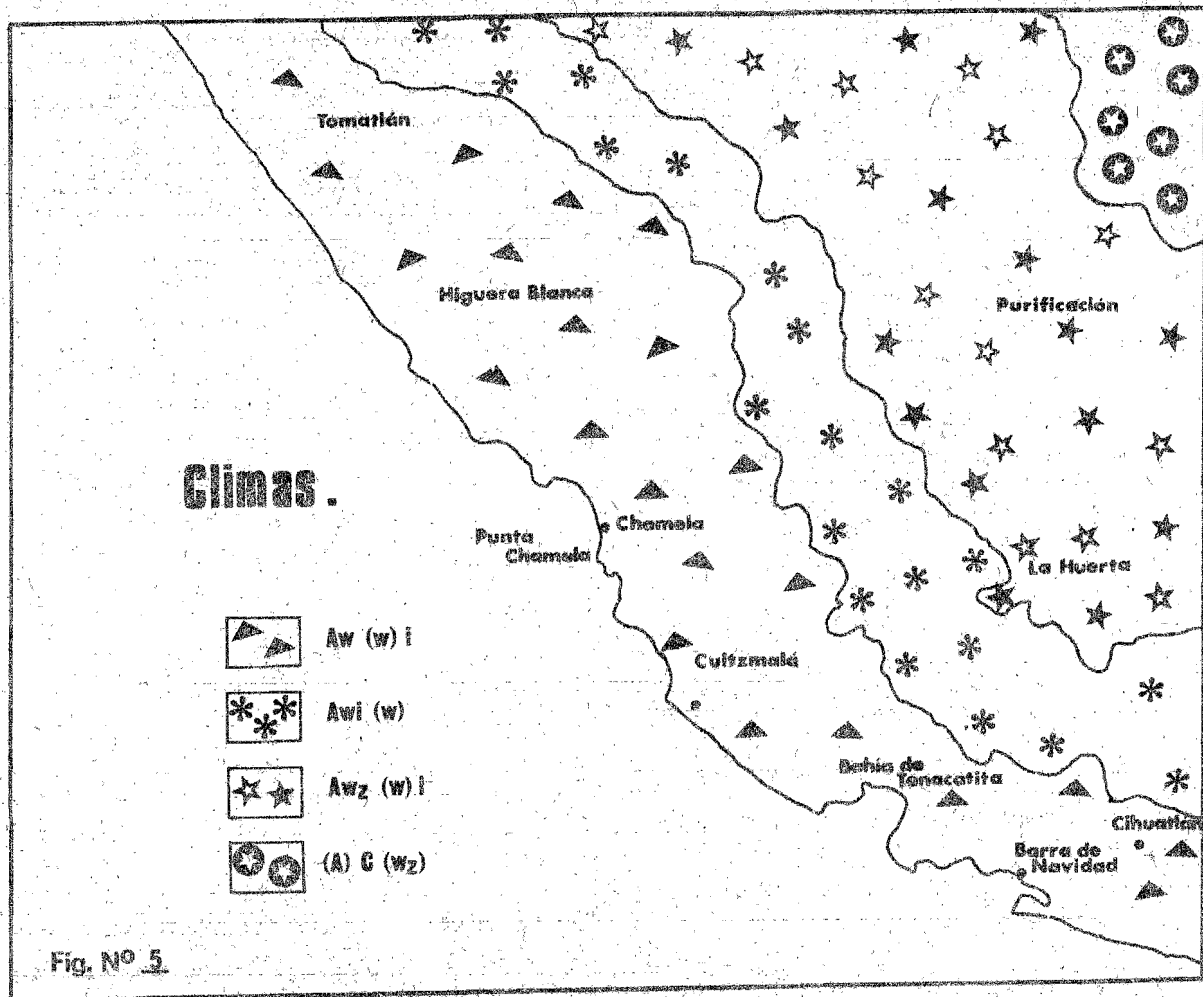
F) Clima

La costa de Jalisco presenta una temperatura media mensual mayor de 18°C y una temperatura media anual nunca menor a 25°C. En lo que respecta a la precipitación, ésta presenta valores bajos, comprendidos entre 750 mm. y 1,000 mm. anuales. La humedad relativa oscila entre 70% y 80%. En su mayoría, la región está incluida bajo la isoyeta de los 750 mm (700 - 800 mm) y bajo la isoterma de los 26°C en promedio anual. La nubosidad anual presenta valores de 120 a 150 días.

La figura Núm. 4 muestra la relación existente entre los datos de

| | Estación Purificación | Estación Cihuatlán | Estación Caltzamal |
|--|--------------------------|-----------------------|-----------------------|
| Precipitación máxima anual promedio de 10 años | 1.757 mm | 981 mm | 711 mm |
| Evaporación anual | 1786 mm | 1770 mm | — |
| Temperatura media anual | 25 °C | 25 °C | 26 °C |

FIG. No 4 Datos pluviométricos de temperatura y de evaporación, en tres diferentes estaciones meteorológicas de la Secretaría de Recursos Hidráulicos.



evaporación, precipitación y temperatura obtenidos de tres estaciones meteorológicas pertenecientes a la Secretaría de Recursos Hidráulicos, que se encuentran cercanas a la zona de estudio. Puede observarse que la precipitación no es muy abundante y que la temperatura media anual presenta valores muy elevados; algo sorprendente es que los valores de evaporación son muy elevados. Y en el caso de la Estación Cihuatlán, son mayores que la propia precipitación, por lo que el origen de la humedad depende de otros aportes.

La situación de estas diferentes estaciones, puede estimarse en la figura Núm. 5 (CETENAL. 1972).

De acuerdo con los datos obtenidos del Mapa Tomatlán 13 Q - V "Islas Revillagigedo", publicado por la Dirección de Planeación de la Comisión de Estudios del Territorio Nacional y del Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México, que incluye al sitio de estudio, puede establecerse que el clima queda definido por las siglas: $Aw_0(w)i$ que significan lo siguiente:

- 1° Clima cálido (temperatura media del mes más frío mayor de 18°C.
- 2° El clima más seco de los subhúmedos con un cociente P/T (precipitación total anual en mm/temperatura media anual) menor de 43.2.
- 3° El régimen de lluvias es de verano y la precipitación de esta época es diez veces mayor que la que cae en el invierno.
- 4° El clima es isotermal; ya que la diferencia entre la temperatura del mes más frío y la del mes más caliente es menor de 5°C., por presentar influencia marítima. Fig. No. 5.

F) Vegetación

Son pocos los trabajos realizados sobre la vegetación de esta

región, pero son aún menos numerosos los trabajos realizados en la estación, y la información que se tiene procede de trabajos informativos elaborados por el jefe de la Estación para ilustración de las funciones de la misma.

Rzedowski y McVaugh (1966), en su trabajo sobre la vegetación de Nueva Galicia, en el cual queda incluida la EIED de Chamela, Jalisco, expresaron que la intensidad de exploración no fue suficiente ni adecuadamente uniforme como para elaborar un mapa de vegetación definitivo. Sin embargo, en el mapa que presentan la zona aparece como "bosque tropical subcaducifolia que parece equivaler a la selva alta o mediana subcaducifolia, de la clasificación de Miranda y Hernández X. (1963).

Posteriormente, Pérez (1970) realizó un estudio botánico en el que efectuó un reconocimiento y colectas preliminares para la elaboración de las "generalidades sobre vegetación", mencionando los siguientes tipos de vegetación:

- 1.- Selva mediana subperennifolia.
- 2.- Selva baja caducifolia.

También indico que en la selva mediana subperennifolia, presente en sitios planos o terrenos de pendiente suave (10 - 20%) con suelos de textura franca y profundos, con roca madre de riolita y de andesita, pueden observarse las siguientes especies como principales:

a) Estrato Arbóreo:

| <u>NOMBRE CIENTIFICO</u> | <u>NOMBRE COMUN</u> |
|------------------------------|---------------------|
| <u>Brosimum alicastrum</u> | "mojote" |
| <u>Thouinidium decandrum</u> | "charapo" |
| <u>Swietenia humilis</u> | "cóbano" |

| | |
|---------------------------------|-----------------------|
| <u>Masticodendron capiri</u> | "capiren o tempisque" |
| <u>Platymiscium lasiocarpum</u> | "granadillo" |
| <u>Astronium graveolens</u> | "culebro" |
| <u>Tabebuia chrysantha</u> | "primavera" |
| <u>Tabebuia rosea</u> | "rosa morada" |
| <u>Vitex hemsleyi</u> | "suelta con suelta" |

b) El estrato de 6 a 15 m está formado principalmente por las siguientes especies:

| | |
|--------------------------------|--------------|
| <u>Caesalpinia sclerocarpa</u> | "ébano" |
| <u>Cocoloba barbadensis</u> | "cahuitl" |
| <u>Cassia atomaria</u> | "vainillo" |
| <u>Cupania glabra</u> | "amolador" |
| <u>Guarea glabra</u> | "verdecillo" |

Las principales especies del estrato herbáceo y arbustivo, así como de plantas trepadoras, son las siguientes:

| | |
|--------------------------------------|-----------------|
| <u>Pseudosmodium perniciosum</u> | "hincha huevos" |
| <u>Ruellia albiflora</u> | "tronador" |
| <u>Jacquinia pungens</u> | "guayacancillo" |
| <u>Heteropteris palmeri</u> | desconocido |
| <u>Tabernaemontana amygdalifolia</u> | "cabrito" |
| <u>Ruprechtia fusca</u> | "caña asada" |
| <u>Curatea mexicana</u> | desconocido |

Entre los componentes de la selva baja caducifolia se pueden mencionar como principales las siguientes especies:

| | |
|--------------------------------------|-----------------|
| <u>Caesalpinia eriostachys</u> | "Iguanero" |
| <u>Psidia carthagensis</u> | "garrapato" |
| <u>Carica mexicana</u> | "bonete" |
| <u>Spondias purpurea</u> | "ciruelo" |
| <u>Crescentia alata</u> | "cuastecomate" |
| <u>Cordia elaeagnoides</u> | "barcino" |
| <u>Ceiba aesculifolia</u> | "pochote" |
| <u>Caesalpinia sclerocarpa</u> | "ébano" |
| <u>Cochlospermum vitifolium</u> | "rosa amarilla" |
| <u>Forchhammeria pallida</u> | "olivo" |
| <u>Pachycereus pecten-aboriginum</u> | "órgano" |

Dentro de las especies de menos de 7 m de altura, pueden mencionarse las siguientes como principales:

| | |
|---------------------------|----------------|
| <u>Luehea candida</u> | "algodoncillo" |
| <u>Capparis verrucosa</u> | desconocido |

También pueden citarse las siguientes especies epifitas principales, de las que sólo se cuenta con el nombre científico:

| |
|-----------------------------|
| <u>Erycinia echinata</u> |
| <u>Tillandsia juncea</u> |
| <u>Tillandsia usneoides</u> |

3.- Características de la especie

Cordia elaeagnoides

Cordia elaeagnoides DC. Después de la monografía original ha sido descrita por varios autores, dentro de los cuales de la información de

Stanley (1924), Pennington y Sarukhán (1968), se obtuvieron los datos siguientes:

La especie mencionada, recibe varios nombres comunes en México, según las diversas localidades: "bocote" o "cueramo" (Michoacán, Guerrero, Jalisco), "grisino" (Chiapas), "ocotillo meco" (Oaxaca).

Cordia elaeagnoides, es un árbol que puede tener una altura de 6 a 20 m. y un diámetro a la altura del pecho de hasta 30 cm. el tronco derecho con gruesas ramas horizontales de tal modo que la copa es dispersa. La corteza externa es fisurada con acanaladuras y costillas escamosas suberificadas de color pardo grisáceo. La corteza interna es de color crema amarillento o pardo, está laminada y tiene sabor amargo. La corteza interna y la corteza externa, miden juntas aproximadamente 13 mm.

Por lo que respecta a la madera, la albura es clara (crema parduzco) con vasos de gran tamaño, porosidad semi-anular, parénquima vascular centrado así como apotraqueal en bandas, rayos conspicuos y madera dura.

Hojas simples dispuestas en espiral, son ovadas a ampliamente elípticas, de 6.5 x 3 a 14 x 6.5 cm. Poseen un margen entero con el ápice acuminado y la base es cortantemente atenuada, de color verde oscuro en el haz y grisáceo en el envés; en lo que respecta a pubescencia el haz posee escasos pelos y en esta misma superficie presenta una nervadura central prominente con pelos largos y erectos, con abundantes puntos glandulosos transparentes. Pecíolos de 2 a 4 cm. de largo pubescentes y de color gris. La caída de las hojas en esta especie tiene lugar durante el período de sequía.

Inflorescencias en panículas terminales o axilares que pueden medir de 10 a 20 cm. de largo; pedicelos pubescentes de color gris que pueden medir de 2 a 5 mm. flores bisexuales con simetría radial (actinomorfas);

cáliz de forma cilíndrica que se encuentra surcado o acanalado con 10 es
trías, posee 4 a 6 dientes ovados que no son de forma regular, siendo
densamente pubescente, corola de forma tabular en su porción inferior y
expandida en su parte superior, con 5 pétalos lobulosos, oblongos, obtu
sos y abiertos, superficie externa glabra, en la base del tubo presenta
escasos pelos. Posee 5 estambres de 1 cm. de largo, exertos y glabros
con filamentos de color amarillo, unidos interiormente sobre bordes pro
minentes del tubo de la corola, anteras de color pardo; ovario súpero
glabro y de forma ovada, con 4 lóculos unilovulares. Estigma glabro dos
veces bifido; los cuatro estigmas están truncados y son papilosos.

La floración tiene lugar de septiembre a diciembre. Los frutos
tienen forma de "nuececilla", en la que persisten todas las partes flo
rales, sólo que los pétalos se convierten en "alas papiráceas" morenas,
cuyo diámetro puede ser hasta de 2.8 cm; cada fruto contiene hasta cua
tro semillas de aproximadamente 3 mm de largo, de forma alargada como pe
queños piñones de color oscuro, la maduración de los frutos se produce
de noviembre a febrero.

La distribución de esta especie en el país se limita a algunos es
tados de la Costa del Pacífico, desde Jalisco hasta Oaxaca y Chiapas, in
cluyendo Colima, Michoacán y Guerrero.

La especie es conspicua en selvas medianas subcaducifolias o ca
ducifolias, y puede ser dominante en las laderas expuestas, así como en
las cimas de lomas de poca elevación; según los autores mencionados, se
desarrolla en suelos someros de origen volcánico metamórfico y calizo,
hasta una altura de 500 m. s. n. m.

Standley (1924) informó que la madera de esta especie se utiliza

en la fabricación de muebles. Sin embargo, Pennington y Sarukhán (1968) expresaron que su madera es utilizada "únicamente" para leña y construcciones rurales ligeras, pero que es "ampliamente" cultivada por sus bellas flores.

4.- Consideraciones al material y método

El trabajar con algunos individuos de Cordia elaeagnoides dentro de una zona tan pequeña, es solamente un punto de partida, un primer intento para conocer algo de cómo es el comportamiento de algunos individuos, teniendo en cuenta que esto no permitirá afirmar que la especie se comporta de tal o cual manera. Es necesario pensar que para hacer inferencias generales, será necesario trabajar con un mayor número de individuos de otras poblaciones. Este estudio, tal como se propone, deberá ser seguido de investigaciones similares en otras zonas, a fin de acercarse al conocimiento de la actividad cambial de esta especie y de los factores o procesos que la influyen.

Para este estudio en particular, hay dos sitios dentro de la Estación con una distancia entre ellos de aproximadamente 3 km., en donde es posible apreciar diferencias ambientales; ya que uno (el sitio No. 1) tiene pendiente de 40 a 60% con suelo somero y rocoso, en tanto que el otro sitio denominado No. 2, es plano y con suelo más profundo. Por otra parte, los individuos de la especie en cuestión, presentan también variaciones para uno y otro sitios, que de manera aproximada pueden representarse en la figura Núm. 6 que fue hecha midiendo la altura, la circunferencia y cobertura de cada individuo del sitio No. 1 y del sitio No. 2; sumando todas las alturas, todas las circunferencias y dividiendo entre el número de individuos de cada sitio, se obtuvieron los datos promedio de la figu

| Mediciones sitio | Altura promedio | Cobertura promedio | Circunferencia promedio 31a | Densidad individuos/m ² |
|------------------------------|-----------------|--------------------|-----------------------------|------------------------------------|
| Terreno inclinado sitio No.1 | 6.8 m | 1.80 m | 35.62 cm | .011 |
| Terreno plano sitio No.2 | 12.7 m | 3.56 m | 51.9 cm | .007 |

FIG. No 6 Variación que presentan los individuos de Cordia allagoides en los dos sitios de trabajo.

ra mencionada, es conveniente añadir que por razones topográficas el si tío No. 1 tiene una área de 10,000 m² y el sitio No. 2 posee 4,200 m².

Los individuos del sitio con terreno inclinado presentan, en promedio altura, cobertura y circunferencia menores, en comparación con el promedio que de estas mismas dimensiones presentan los individuos del si tío No. 2 de terrenos planos.

Para ambos sitios debe haber condiciones ambientales diferentes, que será necesario valorar exactamente, para lo cual se propone efectuar una evaluación de los siguientes aspectos:

A) Determinación de Factores Ambientales.

En ambos sitios, se establecen condiciones diferentes, pero para hacer tal afirmación, será conveniente cuantificar los siguientes aspectos:

1. Valorar factores ambientales como competencia, parasitismo, dispersión, polinización, factores climáticos, etc., en los sitios de tra bajo.
2. Determinar las características físicas y químicas del suelo en ambos sitios.
3. Medir las variaciones de humedad en ambos sitios.

Por la literatura de trabajos publicados se sabe que la cantidad de lluvia puede variar entre dos sitios que se encuentren a distancias no muy considerables, tal como expresó Turner (1963), quien indicó que esto es posible de observar aún con distancias de 1 km. Al respecto, es conveniente señalar que el sitio número uno se encuentra separado del sitio número dos por una distancia aproximada de 3 km.

Los datos de precipitación, humedad ambiental y humedad edáfica,

definirán conjuntamente cómo son las variaciones del factor humedad.

Al considerar los factores climáticos cabe preguntarse si los valores registrados por estaciones climáticas cercanas al área de estudio, son realmente representativos de los factores climáticos en los sitios de trabajo, por lo que surge la necesidad de valorar a estos factores en cada sitio.

Debido a que algunos autores como Kozłowski (1963) han expresado que el factor competencia influye en la actividad de los procesos pariódicos, ya que en árboles sujetos a competencia estos procesos varían en comparación a los individuos que se desarrollan con poca competencia.

El establecer el grado de competencia a la que un organismo se encuentra expuesto constituye un gran problema, por lo que un estudio de este tipo, sería objeto de una investigación independiente. Sin embargo, es muy conveniente conocer lo más exactamente posible el valor de la competencia a la que cada individuo está sujeto, así como el nivel al que ésta se establece.

Para determinar el grado de competencia, es necesario valerse de varios criterios, tales como conocimiento del valor que posee cada factor climático, edáfico o ambiental en general, lo que determinará cuál o cuáles son los elementos que, por su escasez, pudieran ser punto de competencia entre las especies de un lugar. También la observación detallada de las características ecológicas de cada individuo; es decir, en el sitio en cuestión, las especies pueden ser dominantes o de dominancia suprimida, lo cual es apreciable por sus dimensiones (altura y circunferencia) o por su cobertura; comparando siempre estas mismas características que estas especies presentan en otras regiones y poder afirmar que en efecto

en determinado sitio la especie x presenta mayores o menores dimensiones.

Este estudio, por su complejidad, podría dejarse al margen, pero si hay información bibliográfica que sugiere su influencia sobre el crecimiento, es necesario que se aborde este tema sobre el cual se conoce muy poco.

B) Determinación de Procesos Fenológicos.

1) Es conveniente observar con detalle si existe alguna diferencia en la periodicidad con la que se producen procesos cíclicos tales como crecimiento, floración, fructificación, etc., en los individuos de los dos sitios experimentales, para lo que es conveniente establecer la relación en tiempo (inicio, duración y término) de cada proceso fenológico, seguir su secuencia observando cómo es la actividad cambial y si la relación entre esta actividad y los otros procesos es igual para los individuos de ambos sitios.

El estudio del cambium, por su parte, implica variados problemas, así como un conocimiento exacto de la anatomía de la especie. Por lo que es necesario tener este tipo de información, ya que sólo de esta manera podrá conocerse verdaderamente si los cambios en diámetro corresponden a un aumento en el número de células derivadas del meristemo secundario (cambium) o si las variaciones radiales obedecen totalmente o en un determinado grado de cambios higroscópicos en el tallo.

Para el conocimiento de la actividad cambial, el método más exacto consiste en utilizar las variaciones anatómicas del cambium durante su periodo de actividad e inactividad; esto permitirá que en cualquier momento, sea posible establecer en qué periodo (actividad o descanso) se encuentra el meristemo.

2) La extracción de tejido cambial para la realización de cultivos de tejido, permitiría la experimentación, en el laboratorio, de diversos factores tales como variación en temperatura, variación de compuestos químicos tales como hormonas, vitaminas u otras sustancias minerales con diferentes dosis o cualquiera otra variable que se desee experimentar.

3) Finalmente, existe la metodología para estudiar la actividad del cambium, produciendo en él pequeñas heridas que quedarán como marcas de una determinada fecha, estableciendo así un tiempo cero a partir del cual se podrá posteriormente, derribando al árbol y obteniendo trozas a la altura de las heridas, observar cómo ha sido el crecimiento a partir de ese tiempo cero. Las evaluaciones periódicas de factores ambientales y de varios procesos fisiológicos, permitirán la correlación entre estos dos aspectos en relación con la formación de madera. Este es uno de los mejores métodos para determinar si los anillos de crecimiento son verdaderamente anuales.

Acompañando este tipo de investigaciones con observaciones de campo, el conocimiento de la fisiología del cambium, será más válido.

C) Determinación de la humedad del suelo y los problemas que esto ofrece.

De la precipitación que llega al suelo, una parte de ella corre libremente sobre la superficie, otra se evapora pasando a formar parte de la atmósfera, y solamente una cierta cantidad se filtra o percola a través del suelo para quedar almacenada entre las partículas componentes ocupando los espacios aéreos. En caso de no haber una adición posterior de agua, ésta se desplazará o drenará bajo la influencia de la gravedad, hasta un punto en el que no será posible drenar más.

La penetración de agua en el suelo, depende grandemente de las características físicas del mismo, por lo que es muy necesario conocerlas y evaluarlas.

Así, debido a las diferentes formas en las que el agua puede estar en el suelo, hay diversos modos de evaluarla, ya sea gravimétricamente, por equilibrio de tensiones, por propiedades termales, por propiedades eléctricas.

La cantidad de agua en el suelo es un factor sumamente dinámico, ya que este elemento se mueve constantemente en respuesta a fuerzas como la percolación, la evaporación, la irrigación, la temperatura, la lluvia y el uso que hacen de ella las plantas.

Las respuestas de las plantas a la humedad parecen estar determinadas por el potencial de agua disponible, lo que a su vez determina la velocidad del movimiento del agua hacia las raíces, razón por la cual es importante conocerla.

Los aparatos existentes en el comercio para medir la humedad del suelo, se basan en diversos principios, por ejemplo, algunos dan valores de humedad edáfica por dispersión de neutrones, otros por atenuación de rayos gama y algunos más por gravimetría, etc. Sin embargo, para las necesidades de este trabajo, bastará con utilizar un instrumento que brinde información relativa a las variaciones que sufre la humedad del suelo en los sitios de trabajo, y con qué factores pudieran relacionarse éstas.

La información de los cambios de humedad junto con la determinación de las características físicas y químicas del suelo, será de gran utilidad para la investigación de las variaciones en el crecimiento cambial a fin de establecer si éstas pudieran estar relacionadas con las

fluctuaciones de humedad, sea ésta ambiental o, más específicamente, del suelo.

Como un requerimiento mínimo, será necesario que las medidas de las variaciones de la humedad del suelo, se hagan de manera semejante (en periodicidad o frecuencia) a las lecturas realizadas para determinar cambios diametrales de los tallos a fin de hacer más válidas las relaciones entre estos dos tipos de resultados y de observar las dependencias existentes entre ambos aspectos.

Las variaciones de la humedad del suelo, de no ser medidas directamente por algún instrumento de registro continuo, deberán obtenerse por mediciones tomadas con mucha frecuencia utilizando varios métodos, de tal manera que sea posible tener un registro casi continuo.

El método para determinar la humedad del suelo, de manera rápida y sin alterar demasiado al sitio, es el de conductibilidad entre dos electrodos introducidos en el suelo, ya que esta conductividad variará de acuerdo con el contenido de humedad. Para esto existen ciertos inconvenientes que actúan como factores de interferencia, como son el contenido de sales solubles y las disminuciones excesivas en la humedad.

5.- Material y equipo propuestos

Número de árboles. Para poder efectuar este trabajo, es indispensable como primer paso una evaluación actuarial o senso de las características dimensionales de los individuos de la especie, Cordia eiaecagnoides en cada sitio de trabajo, las mediciones de cobertura, altura, diámetro a la altura del pecho, etc., reflejarán por sí solas gran cantidad de información, pero además de eso, son indispensables para la formación de clases diamétricas o clases de crecimiento en las que puedan agruparse a los

individuos de los sitios a trabajar y que permitirán determinar de manera provechosa el número de individuos a estudiar.

De lo anterior, se aconseja considerar un número de cinco o más individuos en cada clase diamétrica, escogiendo a aquéllos que posean un diámetro a la altura del pecho superior a 10 cm. de D.A.P.

Anillos graduados. Es recomendable colocar anillos graduados o dendrométricos para rodear a cinco individuos de cada clase diamétrica en ambos sitios de trabajo. Los anillos estarán hechos con cintas de acero inoxidable tipo 316 de 12.5 mm de ancho que sobrepondrán en sus extremos por un resorte de alambre inoxidable de acero con 7/10 de pulgada, 8mm de diámetro externo 7 cm. de largo (sin estirar) y con un módulo de elasticidad de 2-4 pulgadas por libra.

Taladros. Dos taladros "Presler" permitirán obtener muestras periódicas de la zona cambial; lo cual no podrá realizarse en todos los individuos por implicar una técnica laboriosa, aconsejándose considerar solamente a un individuo de cada clase diamétrica.

Este tipo de taladros consta de 3 partes: un mango o asa, un sacabocado y una parte denominada bayoneta o extractor.

El mango o asa. Es de acero y sirve también como estuche. Es un tubo que a la mitad de su longitud posee un orificio en forma cuadrada, en donde se inserta y se asegura el sacabocado que queda fijo antes de poder utilizarse.

El sacabocado. Tiene en uno de los extremos un borde circular y muy afilado que va cortando, mientras que el otro extremo es cuadrado y se inserta en el orificio del mango.

El extractor. Es una varilla acanalada, con dientes en el extremo para cortar la muestra; va dentro del sacabocado; tanto el sacabocado como el extractor, van dentro del asa cuando se guarda.

Como la muestra necesaria para este trabajo es muy pequeña, tamaño ($1/2'' \times 1/2'' \times 1'' = 125\text{mm} \times 125\text{mm} \times 0.53\text{ mm}$), se propone utilizar el sacabocados de menor dimensión (4" longitud) que proporciona muestras de .153mm de diámetro.

Para el objeto de este estudio, no será necesaria la introducción total del sacabocados. Un taladro con estas características tiene un precio promedio de \$380.00

Por otra parte, se aconseja tomar en cuenta la existencia de otros aparatos similares que se basan en el mismo principio: sacabocados de menor tamaño fabricados de material adecuado, suficientemente duro, cuya manufactura no es demasiado complicada y con los que probablemente se lastimaría menos al árbol. Para mayor información, consultar: (Brown, 1958; Stoncypher y Cech 1960; Echols y Margen, 1955; Sulc, 1967; Guiher, 1969).

4 Frascos. Se necesitarán frascos pequeños de vidrio para fijar inmediatamente las pequeñas muestras extraídas de la zona cambial, lo que permitirá su preparación posterior a fin de que puedan ser observadas al microscopio. Dado que las muestras obtenidas son pequeñas, los frascos podrán tener las siguientes dimensiones: altura 6 cm y diámetro 4 cm.

Se aconseja que la tapa sea de plástico a fin de que no sea corroible y que cierre lo más herméticamente posible.

5 Etiquetas. Para identificar los frascos que contienen las muestras, se usarán etiquetas para anotar en cada frasco los datos del árbol del que fueron obtenidas las muestras y la fecha en la que fueron colectadas. El tamaño de estas etiquetas será de 4 cm de largo x 2 cm de ancho, engomadas en su parte posterior. Además, deben estar protegidas con cinta adhesiva transparente a fin de evitar que los datos anotados se borren.

6 Taquetes. Taquetes pequeños de corcho o de madera de Cordia elaeagnoides impregnados con preservador a base de sales inorgánicas insolubles con dimensiones iguales a las del orificio producido por la extracción (.153 mm x 1.5") evitarán que estas heridas puedan ser puntos de infecciones o infestaciones posteriores, lo que introduciría un mayor número de variables.

7 Substancias.

A) Fijador. Para la conservación del material extraído de la zona cambial, se utilizará uno de los fijadores más usados para estudios morfológicos y anatómicos denominado FAA que es muy estable y posee una acción endurecedora muy prolongada que lo hace propio para ramas leñosas o aun para tallos herbáceos o raíces viejas y; cuya composición es la siguiente:

- a) Alcohol Etfílico al 95% - - - - - 50cc.
- b) Acido Acético glacial - - - - - 5cc.

c) Formaldehído al 37-40% - - - - - 10cc.

d) A g u a - - - - - 35cc.

B) Tinción. Para facilitar la observación de las muestras extraídas del cambium, es recomendable utilizar flo roglucinol y safranina en partes iguales.

C) Conservación. Habiendo necesidad de conservar las muestras después de ser introducidas en el fijador, a fin de que puedan ser observadas posteriormente, se es cogió un fijador (FAA) que a la vez que fija, con serva y así no se necesita un conservador especifi co.

D) Preservación. De las sustancias más utilizadas para la pre servación de tejido xilemático, principalmente se tienen sales inorgánicas insolubles a base de co bre, cro mo y arsénico, que se utilizarán, como ya se dijo, en los ta quetes que penetrarán en las he ridas dejadas por el taladro.

8. Eluviómetro.

(Tipo Hellman.) Consiste en un recipiente de forma cilíndrica que se coloca sobre un tripié. La parte superior denominada "colectora", posee paredes en declive (como un embudo), por donde escurre el agua. El área de esta porción, es superior a la de la sec ción inferior, por lo que los dos guardan una re lación de 10 a 1; así, una pulgada de lluvia co rresponde a 10 pulgadas de agua en el "receptor".

La sección receptora, tiene una capacidad de 2" de lluvia, y cuando cae en exceso, fluirá hacia la cámara externa, donde también podrá medirse después de que se haya extraído el agua de la sección "receptora". Hay muchas marcas, algunos son de materiales transparentes para facilitar las lecturas. Otros son metálicos y poseen una reglilla medidora.

9 Termómetro de

máxima y mínima. Este aparato es una combinación de un termómetro capaz de registrar la temperatura más elevada y otro sensible a las temperaturas mínimas alcanzadas durante un día. Para su funcionamiento, se emplea mercurio y alcohol dentro de un tubo de vidrio en forma de U; estos líquidos, al expandirse o contraerse por los cambios de la temperatura, elevan o hacen descender unos pequeños indicadores de cristal, que por dentro poseen un alfiler de hierro y que no podrán recobrar su posición original a menos que se logre por la aplicación de un campo magnético proporcionado por un pequeño imán. En el brazo derecho del termómetro, se leerán las temperaturas mínimas y en el izquierdo, se tendrán las temperaturas máximas.

10 Termohigrógrafo.

Sería ideal un instrumento de este tipo para cada sitio de trabajo, ya que no sólo registra las varia

ciones que conjuntamente sufren la humedad y la temperatura, sino que proporciona también los valores máximos y mínimos que alcanzan estos factores en un determinado lapso, así como la trayectoria que sufren las variaciones de estos factores. Este aparato consta de un termógrafo y un higrógrafo; el primero posee un elemento metálico cuya curvatura varía de acuerdo con variaciones de temperatura. Está unido a un brazo largo movable con una plumilla entintada que descansa sobre papel graficado que cubre a un tambor cilíndrico, el que, gracias a un mecanismo de relojería, gira lentamente.

El Higrógrafo. Instrumento que registra las variaciones de humedad por medio de un elemento sensible. Consiste en un conjunto de cabellos humanos que se expanden o contraen en longitud, conforme la humedad aumenta o disminuye. Estos cambios en longitud, son captados por resortes y palancas delicadas, y transmitidos a un brazo que posee una plumilla en el extremo contrario, la que irá describiendo trazos sobre el papel que cubre al tambor. Este aparato, describe dos gráficas, una superior correspondiendo a la temperatura, y una inferior relativa a la humedad, y puede registrar valores de temperatura comprendidos entre 35° y 80°C y valores de humedad comprendidos entre 0 y 100%. La instalación de este aparato deberá realizarse sobre una base fija y deberá estar protegido por una caseta meteorológica.

11) Heliopirógrafo. (Denominado comercialmente Heliógrafo). Un apa

rato de este tipo, colocado en un lugar cercano a los sitios de trabajo, determinará las variaciones de la intensidad de los rayos del sol durante el tiempo y permitirá conocer la duración que la luz solar tiene durante cada día del mes, durante un año. Este aparato mide la duración de la luz solar gracias al efecto calorífico de los rayos del sol sobre un papel sensible, por lo que ha sido considerado por algunos como casi un medidor de radiación. El aparato consiste de una base sólida y firme, un bastidor, un soporte para sujetar a un casquete metálico, y una estera de cristal.

La porción interna del casquete posee tres ranuras, en las cuales se insertan las tiras de papel que poseen divisiones previamente marcadas en horas. Estas tiras pueden ser curvas o rectas, largas o cortas, dependiendo de la época del año en que sean colocadas. Se encuentran en posición concéntrica a la bola de cristal, en su distancia focal. Es el curso aparente del sol, el que irá dando la trayectoría del foco. Este aparato debe colocarse con ciertos cuidados, ya que debe estar orientado de tal modo que los rayos del sol incidan sobre él sin ningún obstáculo, por lo que debe considerarse también la latitud geográfica para su nivelación.

12 Casetas protectoras

para aparatos meteorológicos.

Se necesita una caseta de pequeño tamaño, para cada uno de los sitios de trabajo donde será colocado el termohigrógrafo, que a la vez, quedará protegido, proporcionará mayor facilidad para efectuar las lecturas y permitirá un mantenimiento adecuado del aparato y seguridad.

El pluviómetro, el termómetro de máxima y mínima y el heliógrafo, son, junto con otros aparatos, parte del equipo meteorológico que tendrá la Estación de Biología. La instalación de este material, debe realizarse siguiendo las instrucciones que ello requiera, dadas por convención.

13 Medidor de

humedad edáfica. "Bouyoucos", se basa en que la conductividad eléctrica de un sólido poroso, depende de la cantidad de agua que hay en él. Consiste en un bloque de resistencia de yeso impregnado con nylon y revestido de plástico, que se introducirá dentro del suelo a la profundidad deseada. Cada bloque contiene también, electrodos de acero y cinco terminaciones que permitirán la conexión del bloque con un medidor portátil de humedad.

La humedad disponible del suelo, se leerá directamente en el medidor, el cual servirá para varios bloques de yeso instalados en diferentes sitios y a profundidades diversas.

6.- Método

Para llevar a cabo un proyecto de este tipo, de los individuos de Cordia elaeagnoides de 10 cm. de diámetro a la altura del pecho en adelante se escogerán al azar 20 individuos en el sitio No. 1 y un número igual de árboles para el sitio No. 2, a cada uno se le asignará una marca que permita identificar a cada individuo en cualquier momento, lo que permitirá también establecer un registro con las medidas o evaluaciones a realizar para cada árbol. De este total de 20 individuos, se hará la siguiente división en cada sitio:

- a) 3 árboles serán utilizados a fin de estudiar las variaciones diametrales, por lo que serán rodeados por anillos graduados colocados a la altura del pecho.
- b) En 2 individuos se efectuarán observaciones de la zona cambial, ya que de ellos se obtendrán muestras periódicas (cada quince días).
- c) Los quince individuos restantes, tanto del sitio No. 1 como del No.2, ayudarán, junto con los individuos en experimentación, para el estudio de fenología, aunque cabe decir aquí, que este aspecto deberá estar respaldado por observaciones realizadas de manera general (sin demasiado detalle) en los árboles de la zona donde se encuentra la estación de trabajo, así como en zonas cercanas.

Sobre la base de estos individuos, se realizarán las siguientes evaluaciones:

- A) Determinación de variaciones diametrales.
- B) Evaluación de factores climáticos.
- C) Estudio de la actividad cambial.
- D) Mediciones de humedad edáfica.
- E) Estudio de la fenología.

A) Determinación de variaciones diametrales.

Se colocarán anillos graduados sobre el fuste de tres árboles del sitio No. 1 y sobre tres del sitio No. 2, a la altura del pecho para una mayor facilidad en las lecturas, las cuales se realizarán cada quince días, dos veces al día, una durante las primeras horas de la mañana aproximadamente después de que el sol ha alcanzado tres grados de elevación y la otra a la hora en la que el sol se encuentra en el cenit.

Lo anterior se propone considerando la utilidad de conocer cómo son las variaciones diametrales durante el día, así como el conocimiento de ellas a través de los meses, es decir, de una estación climática a otra.

B) Evaluación de factores climáticos

Simultáneamente a la evaluación de medidas radiales, a las observaciones fenológicas y a la obtención de muestras de la zona cambial, deberán cuantificarse valores de factores climáticos de manera periódica y constante.

Para el caso de aparatos de registro como el termohigrógrafo, el problema de la periodicidad de las lecturas disminuye, ya que el papel de registro podrá cambiarse cada ocho o cada quince días.

Habrà un termohigrógrafo para cada uno de los sitios de experimentación. Por otra parte, es conveniente que el aparato, en cada uno de los sitios, esté situado aproximadamente en la parte media del lugar, de modo que los registros puedan ser válidos para los árboles que lo rodean. Además se cuidará que el aparato quede en un sitio donde se logre fácilmente su nivelación.

El heliógrafo tampoco requerirá de lecturas diarias ya que el movimiento del sol irá dejando un registro sobre el papel sensible, el cual deberá cambiarse siguiendo estrictamente las instrucciones que su manejo requiere; lo mismo se hará con la colocación y orientación del aparato.

En los instrumentos que no son de registro deberán efectuarse lecturas periódicas diariamente y a una misma hora, a fin de contar con un registro de sus variaciones; tal será el caso del termómetro de máxima y mínima y del pluviómetro.

C) Estudio de la actividad cambial

Para poder conocer si los cambios diametrales registrados con anillos graduados, son solamente respuestas del tallo a variaciones ambientales de temperatura y humedad principalmente, o si pudieran considerarse resultados de una actividad cambial, es decir, de un aumento en el número de células o en las dimensiones de las mismas por una diferenciación intensiva, es necesario estudiar el cambium y poder determinar cuándo se encuentra activo y cuándo en período de latencia. Esto involucra dificultades, pues en zonas templadas se ha tratado de realizar estudios semejantes en pinos, y a pesar de haber ensayado técnicas variadas, los autores expresan sus problemas al tratar de diferenciar y establecer las características del cambium latente y del activo.

Sin embargo, Chowdhury (1939) utilizó una técnica no muy compleja para observar al cambium, consistente en tomar muestras (pequeños bloques de corteza y xilema) periódicamente, para observarlos al microscopio.

La realización de este tipo de observaciones, implicará la utiliza

ción de microtécnicas que pueden llegar a ser demasiado complejas, como sería el caso de efectuar este trabajo a nivel de microscopía electrónica, lo que permitiría un mejor entendimiento desde un punto de vista citológico. Pero para este proyecto, lo que realmente se desea, es sólo un criterio inmediato que permita decidir en determinado momento, si el cambium está o no activo.

Existen numerosas técnicas entre las que resulta difícil escoger alguna, ya que cada autor realiza modificaciones sobre las técnicas clásicas, según sus necesidades o los problemas prácticos que se presentan, dependiendo también de la especie con la que se trabaje.

Por lo anterior es necesario proponer varios ensayos hasta dominar la metodología adecuada para la especie en cuestión.

Entre los estudios semejantes realizados en árboles de zonas templadas, Murmanis y Sachs (1969) estudiaron el desarrollo del xilema secundario en Pinus strobus, utilizando técnicas de microscopio RCA-EMU 3D, usando 50 kv.

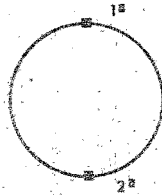
Posteriormente, Barnet (1971) sugirió una técnica para fijación y tñido utilizada en microscopía electrónica para observar el cambium y sus derivadas con microscopio óptico en Pinus radiata. Como estos estudios, podrían citarse varios otros, como los de Banna, 1951; Evert, 1963; Cronshaw, 1965; Morey y Cronshaw 1966; Mia, 1970).

Sin embargo, en la bibliografía sólo el trabajo de Chowdhurry se refiere a zonas tropicales proponiendo lo siguiente:

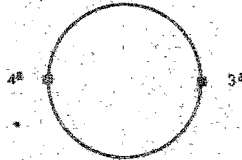
- 1) Cortar con el taladro pequeños bloques de la zona cercana al cambium de 1/2 pulgadas de largo x 1/2 pulgadas de ancho por 1 pulgada de profundidad.

- 2) Estas muestras se colectarán quincenalmente de los árboles seleccionados, haciendo las extracciones a diversas alturas y a diferentes radios, con el fin de disminuir hasta cierto grado el estímulo que estas heridas causarán. Para esto se recomienda seguir un patrón de distribución en las heridas que puede ser el de las figuras Nos. 7 y 8.
- 3) Es conveniente que en cada ocasión que se coleccionen muestras se coleccionen también pequeñas ramas de porciones superiores, a fin de poder relacionar cómo es la actividad del cambium en ellas. Con respecto al tronco principal y con otras porciones del árbol, así como para conocer si el inicio del crecimiento es simultáneo en todo el árbol.
- 4) Las muestras obtenidas tanto del tronco, como de pequeñas ramas de porciones superiores, serán fijadas en FAA durante 24 horas. En caso de no poder efectuar la técnica común de inclusión en parafina inmediatamente después de la fijación, se aconseja introducir el material en alcohol al 70% para preservarlo y poder continuar con el trabajo tan pronto como sea posible. Se aconseja utilizar parafina como material de inclusión siguiendo para esto la técnica común.
- 5) El grosor de los cortes para observación microscópica será de 10 micrómetros o si es posible a menos. A este respecto, es importante hacer notar que como cada porción contiene algo de xilema, el corte ofrecerá varios problemas, sobre todo por el hecho de que la madera de Cordia elaeagnoides es bastante dura.
- 6) Posteriormente, se montan las secciones y se tiñen con hematoxilina de Heidenhain y safranina.
- 7) Las secciones que se quiera observar rápidamente y no se desee con-

a) Muestras a 1m de altura



b) Muestras a 2m de altura



c) Muestras a 3m de altura



d) Muestras a 4m de altura



e) Muestras a 1m de altura, pero en esta ocasión desplazándose 45° en sentido de las manecillas del reloj, con respecto a las muestras obtenidas la 1ª vez.

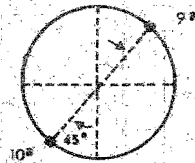


FIG. No 7 Sugerencia de la manera en que pueden colectarse los pequeños bloques de la zona cambial a diferentes alturas y a diversos radios.

f) Muestras a 2m de altura



g) Muestras a 3m de altura



h) Muestras a 4m de altura

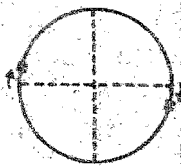


continuación de la FIG. 7

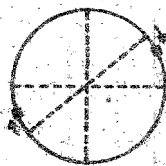
a) 1m de altura



2 m de altura



3 m de altura



4 m de altura



FIG. No 2 Manera en la que se sugiere realizar un corrimiento de 45° a partir de la posición inicial en la que fue tomada la primera muestra a fin de poder realizar la obtención de 10 muestras más.

servarlas, se pueden teñir con fluoroglucina y ácido clorhídrico a fin de poder efectuar la prueba de la lignina, que ayudará a establecer el grado de diferenciación del tejido.

Chowdhury (1940a) indicó que Harling y Lowdewick determinaron actividad de crecimiento por presencia o ausencia de almidón en las células iniciales de rayo. Sin embargo, el autor afirmó que esto a él no le brindó ninguna ayuda, ya que en ocasiones detectó almidón en células iniciales de rayo en periodos en los que el cambium estaba en actividad.

En el caso de desear un mayor detalle, se puede usar la técnica de Barnett (1971), quien como ya se ha dicho, afirmó que es posible utilizar técnicas de microscopía electrónica para observaciones con microscopio óptico, principalmente en aquellos materiales en que no ha sido posible preparar satisfactoriamente para microscopio óptico con métodos convencionales. Siendo este método difícil de describir, se aconseja para mayor detalle consultar la bibliografía al respecto.

D) Mediciones de humedad edáfica.

Se usarán 6 bloques de yeso impregnados con nylon y revestidos con plástico, de los que se necesitan 3 para el sitio 1 y otros 3 para el sitio 2, los cuales serán introducidos a 3 diferentes profundidades en cada sitio. No existe ninguna especificación acerca del lugar dentro del sitio donde deben ser colocados estos bloques; es recomendable que esto se haga lo más cercano posible a los árboles en experimentación.

Solamente será necesario un aparato medidor, y para las lecturas, se conectará a las terminaciones de cada bloque, los que tendrán una mar

ca diferente cada uno para diferenciar las lecturas individuales.

Las mediciones se efectuarán al mismo tiempo que las lecturas realizadas para determinar cambios diámetros, pero se aconseja que mientras más frecuentes sean los registros de la humedad edáfica, mayor será el entendimiento de la influencia del agua del suelo sobre la actividad cambial.

E) Estudio de la fenología

La evaluación de los procesos fenológicos se realiza con la obtención de datos cualitativos, ya que solamente es el crecimiento en diámetro el único proceso fenológico que ofrece la posibilidad de evaluarse cuantitativamente; sin embargo, es factible que con la ayuda de cierta metodología, se obtengan datos más exactos y de mayor validez en los otros aspectos fenológicos.

La periodicidad con que se realicen las observaciones, y el tiempo en el que se efectúe este tipo de trabajos serán muy importantes.

Estos estudios debieran realizarse con poblaciones diferentes y variadas, desarrolladas en situaciones ecológicas diferentes, tratando de observar todos los microclimas posibles. Como se ha mencionado, el número de años durante los que se efectúen las observaciones, es importante ya que a medida que aumentan los años de observación, aumentará la veracidad de la interpretación de resultados.

Las observaciones fenológicas se realizarán cada quince días, anotando el estado en el que cada árbol se encuentre. Sin embargo, lo anterior deberá ir acompañado de observaciones generales sobre toda la población y sobre otras de la zona.

Los procesos fenológicos que se quiere determinar, son los siguientes:

- E.a) Crecimiento longitudinal.
- E.b) Desarrollo de las hojas.
- E.c) Caída de las hojas.
- E.d) Floración.
- E.e) Fructificación.

Reconociendo que cada uno de estos procesos se realiza lenta y gradualmente, su evaluación podría dividirse en etapas, tales como inicial, intermedia y final; esto facilitaría la apreciación de los eventos, ya que en un individuo, por ejemplo, todas sus hojas no caen a un mismo tiempo, ni la floración se produce de manera total de un momento a otro. La división en etapas permite también evaluar la variación que de un individuo a otro puedan tener los procesos periódicos, así como ésta puede observarse en un mismo individuo.

E.a) Crecimiento longitudinal

El crecimiento longitudinal se determinará por medición directa, método en el cual influirán grandemente los instrumentos con los que se evalúe. Al respecto, es importante hacer notar que no se tiene conocimiento de cuál es la magnitud del crecimiento longitudinal, de la especie Cordia elaeagnoides ni tampoco se sabe si este proceso se realiza en un solo período o en etapas de elongación; por otra parte, este crecimiento puede tener un incremento total muy pequeño, o un gran incremento, lo cual puede realizarse en un solo período o en varias etapas. Desconociendo este tipo de información, es más difícil el poder proponer cómo evaluarlas durante este proceso.

En zonas templadas, la determinación del crecimiento longitudinal

se efectúa colocando una marca en porciones superiores, cerca del maris temo apical, con el fin de tener un punto fijo y poder medir de ahí al ápice cada quince días. Sin embargo, no hay nada semejante para árboles de zona tropical, por lo que se aconseja, basarse en la técnica empleada en estudios de crecimiento longitudinal de árboles de zona templada.

- 1) Se escogerá una rama de las de mayor grosor o una rama que aunque no posea un grosor considerable, sea de fácil acceso.
- 2) Se fijará una marca sobre la rama, que será considerada como punto ce ro, a partir de la cual se pueda medir de ahí al ápice cada quince días.
- 3) El instrumento para evaluar el crecimiento en longitud, consistirá en una cinta rígida, capaz de permanecer erecta durante la medición y que permita tener siempre una misma posición para hacer las lecturas.

El material de este medidor deberá ser muy estable, con un coeficiente de contracción-expansión muy bajo. Por otra parte, la escala debe de ser muy pequeña (décimas de milímetro).

E.b) Desarrollo de las hojas

La evaluación de este proceso se hará por observación, pero para facilitar su apreciación, así como el manejo de los resultados, podrá dividirse en 3 fases como ya se ha mencionado, lo que también brinda una mayor precisión, así se tendrá lo siguiente:

Fase H₁.- Se encontrarán todos los individuos que posean la mayoría de sus ramas aun desnudas y en las cuáles sea posible apre ciar ya los primordios de las nuevas hojas.

Fase H₂.- Incluirá a todos aquellos árboles que posean la mayoría de sus hojas en estado juvenil, estado que se considerará has ta el inicio de la Fase H₃.

Fase H₃.- En la que la mayor parte de las hojas poseen una coloración y un tamaño tales que pueden considerarse hojas adultas.

E.c) Caída de las hojas

En este aspecto, el problema podría reducirse a establecer presencia o ausencia de hojas, tal como se ha realizado en trabajos similares; sin embargo para facilitar el manejo de datos y resolver el problema de la gradualidad de la caída de hojas el fenómeno puede dividirse en las siguientes etapas.

Etapas CH₁.- Incluirá a todos aquellos árboles en los que aproximadamente la mitad (un 50%) de sus ramas se encuentran desnudas y la otra mitad presente hojas.

Etapas CH₂.- Abarcará a árboles en los que la mayoría de sus ramas no posea hojas, estando en minoría las ramas que aún las presentan.

Etapas CH₃.- Comprenderá a todos los árboles cuyas ramas estén completamente sin hojas.

E.d) Floración

La floración, como proceso, será estudiada de manera semejante a los procesos anteriores, dividiendo por etapas al proceso dentro de las cuales podrá agruparse a los árboles que se encuentren en floración.

Etapas F₁.- Incluirá a todos los individuos que posean el 50% de sus ramas con yemas florales.

Etapas F₂.- Corresponderá a los árboles en cuyas ramas sea posible apreciar abundancia (más de un 50%) de botones florales.

Etapas F₃.- Agrupará a todos los árboles que presenten más de la mitad de sus ramas con flores.

E.e) Fructificación

En lo tocante a la fructificación, existe el problema de que en Cordia elaeagnoides es muy difícil diferenciar cuando el ovario está desarrollado, ya que las partes florales se conservan totalmente durante la fructificación.

Sin embargo, es posible evaluar este proceso valiéndose del porcentaje de flores secas que cada árbol presente en un determinado momento. Con base en esto, es posible establecer 3 fases que ayuden a esta consideración.

Etapas M₁. - Cuando la mayoría de las flores de un individuo poseen sus pétalos de color blanco, siendo en minoría el número de flores que presenten color pardo y apariencia apergaminada.

Etapas M₂. - Cuando aproximadamente la mitad de las flores de un individuo estén secas (color pardo), en tanto que la otra mitad de sus flores aún no lo estén.

Etapas M₃. - Se agruparán aquellos árboles que tengan abundancia de flores secas, es decir, que posean un número pequeño de flores frescas, pudiéndose considerar que la totalidad de las flores están secas.

7.- Sugestiones sobre la anotación y ordenamiento de resultados y observaciones por realizar.

Para poder relacionar con mayor facilidad todos los datos que por este estudio se obtengan, se propone anotarlos de una manera ordenada, que a la vez sea objetiva.

Se aconseja que las observaciones que se realicen simultáneamente,

y queden anotadas en un mismo cuadro para evitar errores y para facilidad del investigador; por ejemplo, el esquema de la figura No. 9 podrá servir de modelo para la anotación inmediata de los datos evaluados en el campo directamente, referentes, en este caso, a los valores de variaciones diametrales proporcionados por lecturas a partir de los cinchos dendométricos, conjuntamente con las lecturas de los factores ambientales que se ha propuesto valorar al mismo tiempo. Será necesario contar con dos esquemas de este tipo, uno para las mediciones efectuadas en el sitio Núm. 1 y otro para las mediciones del sitio Núm. 2.

Por lo que respecta a los datos ambientales que deben leerse diariamente, podrán anotarse en otra tabla semejante, a fin de evitar confusiones, pues esta tabla tendrá un uso casi constante. La mayoría de estas lecturas se efectuará en el sitio donde se encuentren los aparatos meteorológicos, salvo para el caso de las valoraciones de humedad edáfica, que deberán realizarse tanto en el sitio Núm. 1, como en el Núm. 2, la figura No. 10 ejemplifica como pueden anotarse estas mediciones.

Asimismo, es recomendable que las evaluaciones fenológicas se registren de manera ordenada, anotando las observaciones realizadas con base en la clasificación propuesta en el método bajo el nombre de "Estudio de la fenología". En la figura No. 11 se propone una manera en la que pueden anotarse estas observaciones y en la que también se aconseja incluir las determinaciones del estado en que se encuentra la actividad cambial, ya que este proceso forma parte de la fenología.

La realización de un estudio edáfico necesario para un entendimiento de los procesos considerados en este trabajo, brindará resultados que podrán ordenarse de tal modo que faciliten y hagan más objetiva la información. Por lo anterior, se aconseja hacer un cuadro como el de la

| Fecha | | | Individuos | Lectura del Cincho | Hora | Lectura Termo Higrógrafo | Lectura Humedad Edáfica | Temp. Máx. | Temp. Mínima | Duración del día |
|-------|-----|-----|------------|-----------------------|---------|--------------------------------|-------------------------------|---------------|-----------------|------------------------|
| mes | día | año | | | | | | | | |
| | | | No. 1 | | 7 A.M. | Temp. | | | | |
| | | | | | 12 hrs. | H.R. | | | | |
| | | | No. 2 | | 7 A.M. | Temp. | | | | |
| | | | | | 12 hrs. | H.R. | | | | |
| | | | etc. | | | | | | | |

FIG. No 9 Esquema sugerido para anotar las variaciones diametrales dadas por los cinchos dendrométricos, conjuntamente con las evaluaciones de algunos factores ambientales. Se aconseja poseer un esquema semejante para cada uno de los sitios de trabajo.

| Fecha | | | Lectura Solarímetro | Temp. máxima | Temp. mínima | Lectura Pluviómetro | Humedad relativa | Humedad del suelo | |
|-------|-----|-----|------------------------|-----------------|-----------------|------------------------|---------------------|-------------------|---------|
| mes | día | año | | | | | | sitio 1 | sitio 2 |
| | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | |

FIG. No 10 Esquema que ejemplifica una de las diferentes maneras en las que es posible llevar un registro diario de las variaciones que presentan algunos factores ambientales en la Estación de Biología.

| ha | Individuo | Edo. Cambium | Crecimiento Longitud | Desarrollo Hojas | | | Caída Hojas | | | Floración | | | Fructificación | | |
|----|-----------|--------------|----------------------|------------------|----|----|-------------|-----|-----|-----------|----|----|----------------|----|----|
| | | | | H1 | H2 | H3 | CH1 | CH2 | CH3 | F1 | F2 | F3 | M1 | M2 | M3 |
| | | | | | | | | | | | | | | | |

FIG. No 11 TABULACION PARA LA ANOTACION DE LOS DATOS FENOLOGICOS.

| Prof. | CARACTERISTICAS FISICAS | | | | | | | | CARACTERISTICAS QUIMICAS | | | |
|-------|-------------------------|-----------------|-------|-----------------|----------|------|---------|--------|--------------------------|----|--------------------|---|
| | Color | | | | Densidad | | Textura | | | PH | % Materia Orgánica | Capacidad de Inter-cambio catiónico total |
| | Húmedo | | Seco | | Aparente | Real | % arena | % limo | % arcilla | | | |
| | Clave | Inter-pretación | Clave | Inter-pretación | | | | | | | | |

FIG. No 12 ESQUEMA PARA LA ANOTACION DE VALORES OBTENIDOS EN UN ESTUDIO EDAFICO.

figura No. 12, tanto para el sitio Núm. 1 como para el sitio Núm. 2. Esta forma de anotar los resultados facilitará la elaboración de gráficas u otro tipo de correlaciones, aparte de la objetividad que ya de por sí tienen.

La elaboración de gráficas, así como el ordenamiento final de los resultados, estarán en función de lo que se desee relacionar, y esto a su vez está dado por los objetivos del trabajo.

Posteriormente, vendrá la correlación de resultados con base en su análisis, lo que será más fácil si desde un principio se han anotado ordenadamente los datos.

Dado que los resultados serán evaluados quincenalmente, se podrá realizar un promedio de dos lecturas a fin de obtener valores mensuales y de este modo poder agrupar todos los datos y observaciones en una sola tabla como la propuesta en la Fig. No. 13 donde se podrán expresar mensualmente todos los resultados, lo que permitirá también reducciones posteriores de los datos expresados para que puedan ser representados semestral o anualmente, según se desee, aconsejando que la anotación mensual es, aunque más laboriosa, más exactas. Sin embargo, esto dependerá del criterio de cada investigador.

Las tabulaciones anteriores ayudarán a la realización de gráficas con las que podrán ser establecidas correlaciones objetivas y cuantitativas.

El camino hacia un análisis cuantitativo de los resultados, puede ser gradual, por lo que primeramente es posible realizar esquemas objetivos de procesos como los propuestos en las figuras Nos. 14, 15 y 16, los que también podrán ser comparados con las gráficas.

| No. mes- opera- minimo | Promedio men- sual lecturas de pluviómetro | Promedio men- sual lecturas de humedad relati- va ambiente | Hora | Promedio mensual vi- dros de humedad en fics | | Promedio men- sual lecturas en clorómetro | Promedio mensual lecturas termo- higrógrafa | Edo. mensual con respecto a la for- mación de hojas | | Edo. mensual con respecto a la caída de las hojas | | Edo. mensual con respecto a la floración | | Edo. men- sual con res- pecto a la flor- ación | | Edo. mensual en el que se de medidas de cre- cimiento | | |
|------------------------------|--|---|---------|--|-------------|---|---|---|-------------|---|-------------|--|-------------|---|-------------|--|-------------|-------------|
| | | | | Sitio No. 1 | Sitio No. 2 | | | Sitio No. 1 | Sitio No. 2 | Sitio No. 1 | Sitio No. 2 | Sitio No. 1 | Sitio No. 2 | Sitio No. 1 | Sitio No. 2 | Sitio No. 1 | Sitio No. 2 | Sitio No. 1 |
| | | | 7 A.M. | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | 12 E.P. | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | 7 A.M. | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | 12 E.P. | | | | | | | | | | | | | | | |

PARA TODOS LOS RESULTADOS Y OBSERVACIONES REVISAR LAS ENTREGAS RESUMIDAS.

El esquema utilizado por Schennikov en 1932 y por Jannowsk en 1967 citados por Leith 1970 ejemplifican de manera objetiva, la forma en que pueden representarse los datos fenológicos, permite también efectuar relaciones con otros factores ambientales. Fig. Núm. 14.

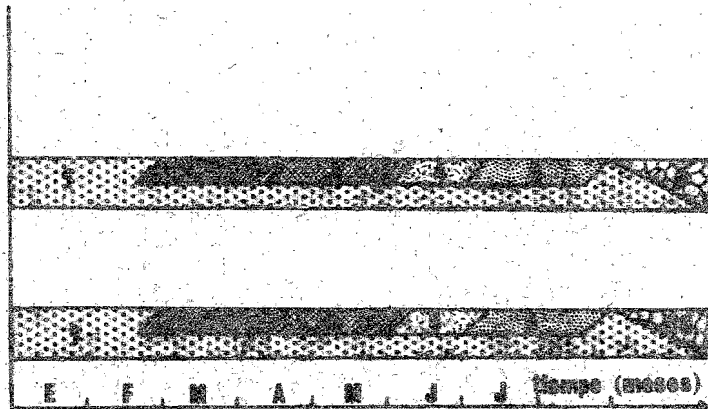
En estos diagramas podrán anotarse valores ambientales y valores de varios procesos fisiológicos que se desee relacionar o comparar. Estos datos podrán anotarse en el eje de las ordenadas; ejemplo: variaciones de temperatura, humedad, cantidad de lluvia, etc.

Existe también otra forma de representar datos fenológicos simultáneamente con algunas observaciones ambientales, como la empleada por (Mariaux, 1969) Fig. Núm. 15.

Este diagrama es recomendable, pues permite la correlación de diversos aspectos y podrá referirse a un año determinado, utilizando valores promedio obtenidos de datos quincenales de todos los individuos de cada uno de los sitios de trabajo. Este tipo de esquema es uno de los más objetivos, y también se presta para realizarse en cada individuo, a fin de que pueda tener una representación anual individual.

Es conveniente expresar que cuando se habla de datos promedio, esto es algo relativo, ya que para este aspecto de la fenología, los valores se adquieren por medio de observaciones cualitativas; sin embargo, se pueden hacer inferencias promedio con las que es posible trabajar tanto con los individuos de un sitio, como con los del otro, así como con las observaciones realizadas en lugares cercanos a la estación o de la región.

Las dos representaciones propuestas, en las Figs. Nos. 14, 15 y 16 constituyen formas mediante las cuales pueden realizarse comparaciones objetivas entre los procesos fenológicos y los factores ambientales.









- 1  Crecimiento vegetativo
- 2  Formación de gemas florales
- 3  Floración
- 4  Fructificación
- 5  Brote de hojas
- 6  Amarillamiento y caída de hojas

FIG. No 14. Esquema para la presentación objetiva de los datos fenológicos..

La formación de estos esquemas puede realizarse con los datos de cada individuo o con datos promedio de todos los individuos observados.

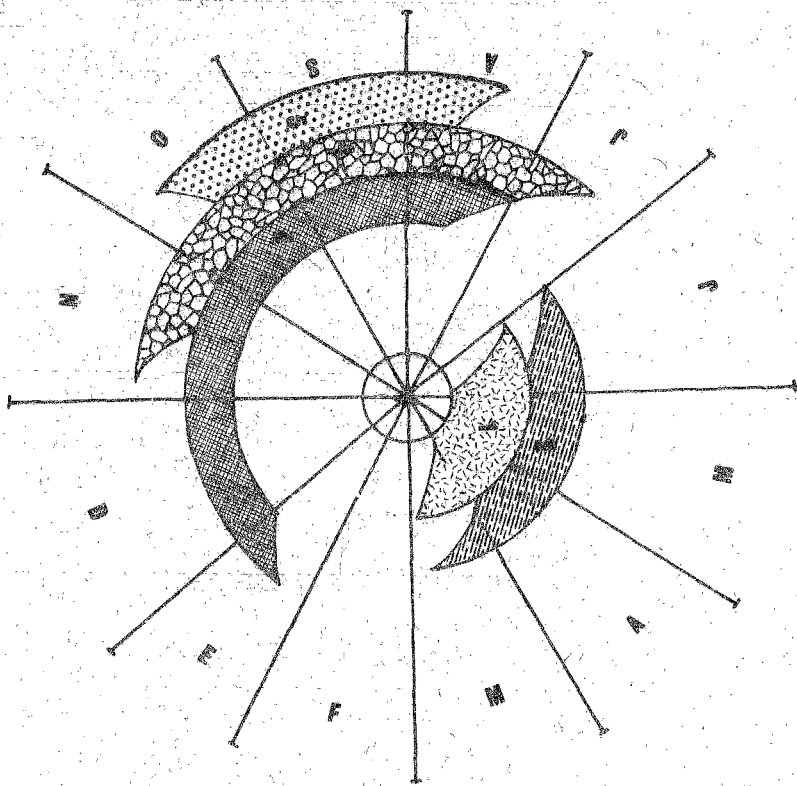
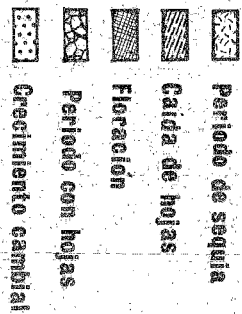


FIG. No 15. Diagrama que permite la correlación de diversos procesos fenológicos. Su realización podrá llevarse a cabo con datos obtenidos en un año o con promedios de varios años. Así mismo, podrá formarse uno para cada individuo del sitio o con observaciones de todos los individuos.

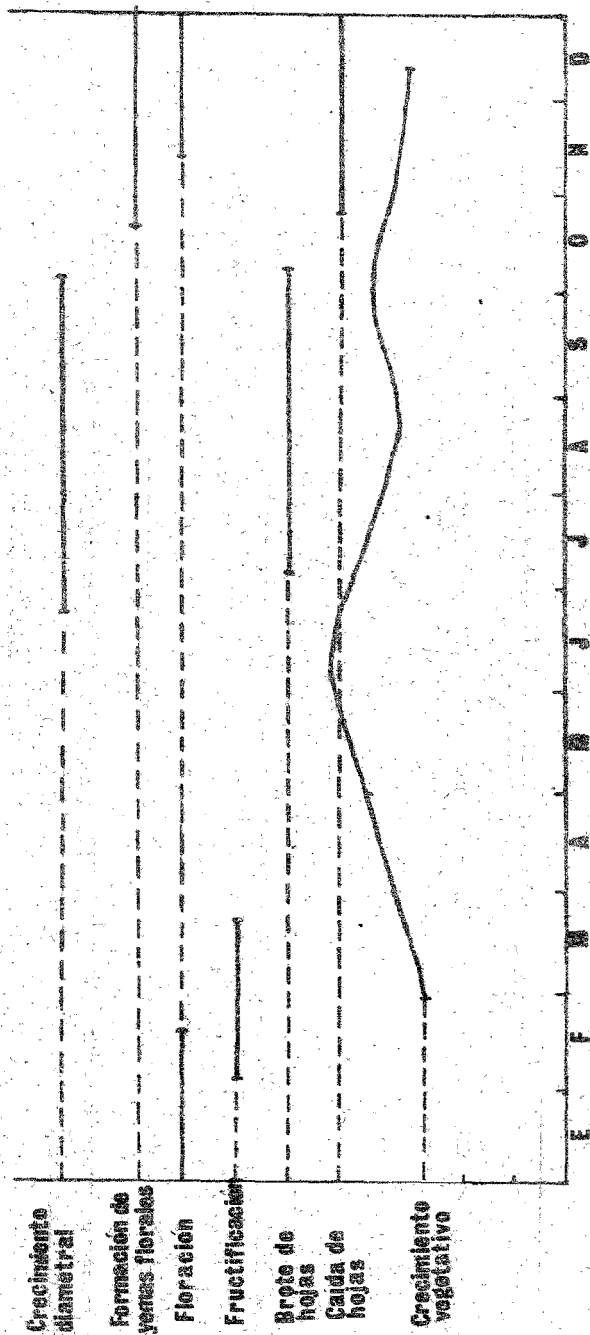


FIG. No 16 Graficación de los datos fenológicos, en la que pueden también incluirse: A la marcha anual de temperatura, precipitación o cualquier otro aspecto ambiental que se desee correlacionar.

Otra manera de representar datos fenológicos conjuntamente con otras observaciones ambientales, puede ser la de la figura No. 15.

Además, por ser el crecimiento en diámetro el proceso fenológico más susceptible de ser medido, y por lo tanto cuantificado, presenta una mayor facilidad para ser estudiado en forma más exacta; sin embargo, los otros procesos podrán evaluarse también de manera cuantitativa, con ayuda de métodos indirectos, como son el dar valores arbitrarios a cada estado fenológico apreciable por observación.

Las tabulaciones propuestas permitirán efectuar las siguientes gráficas:

Fig. No. 17.

Gráfica para las mediciones diametrales de los individuos del sitio Núm. 1.

7 Hs.

Gráfica para anotación de las mediciones diametrales de los individuos del sitio Núm. 2.

Gráfica para las mediciones diametrales de los individuos del sitio Núm. 1.

12 Hs.

Gráfica para las mediciones diametrales de los individuos del sitio Núm. 2.

En la Fig. Núm. 17 la longitud de las ordenadas y de las abscisas estará dada por las necesidades prácticas, así como por las características del proceso, que aún son desconocidos en este trabajo. Aquí, podrá también incluirse un fenograma representativo del estado fenológico anual realizado con observaciones en cada individuo.

La figura No. 18 es la gráfica de las variaciones anuales que a través de cada mes, presente la humedad del suelo, determinada simultánea

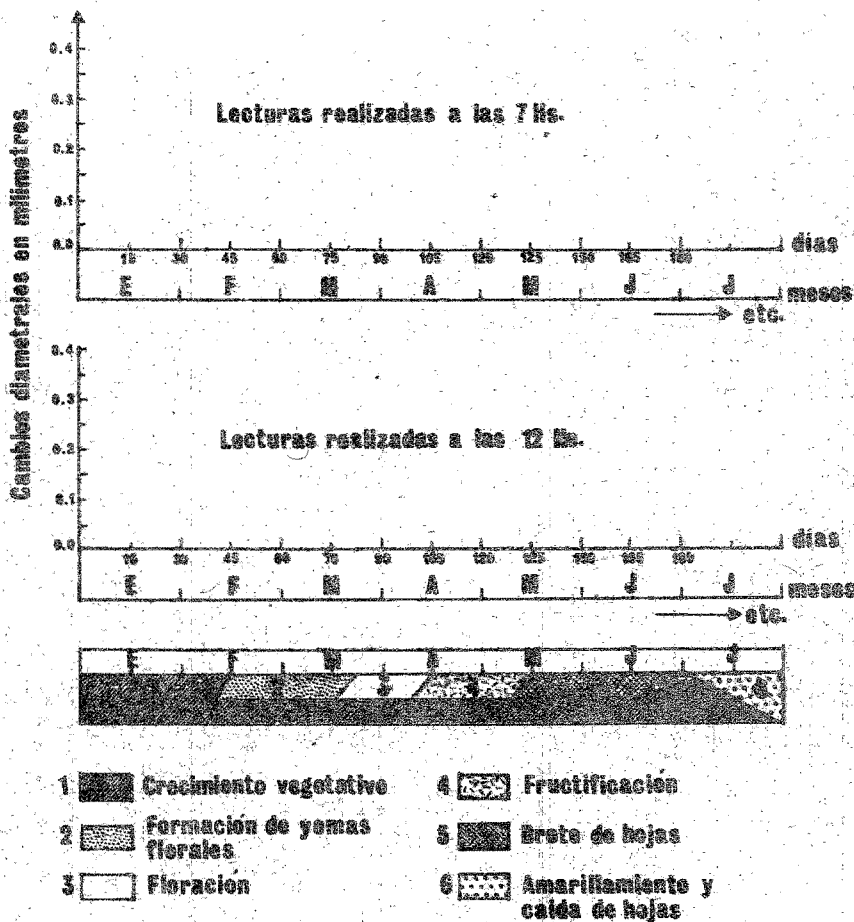


FIG. No 17 Gráficas anuales que representan los cambios diametrales para dos diferentes horas del día, que podrán relacionarse también con alguno de los diagramas representativos de variaciones fenológicas. En las Figs. Nos. 14 y 16 se aconseja tener gráficas semejantes para cada uno de los sitios de trabajo.

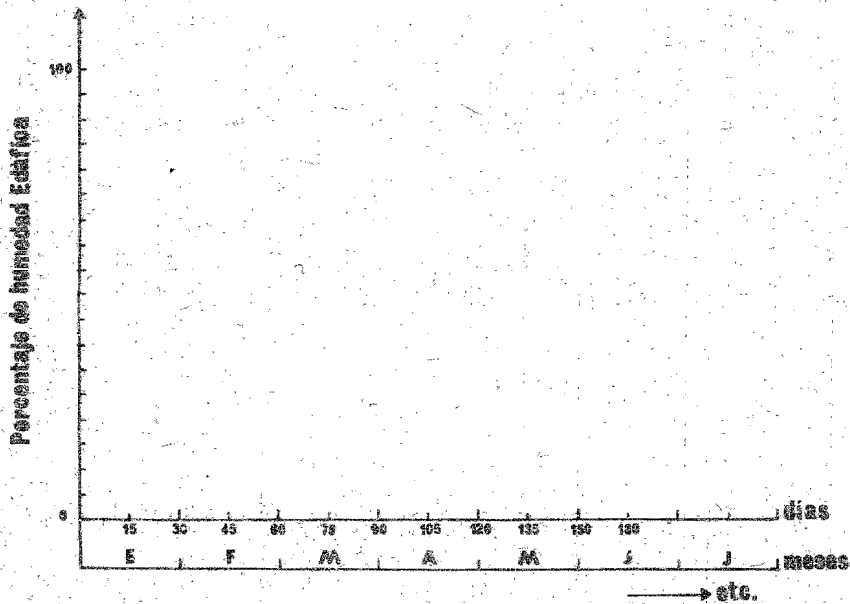


FIG. No 10. Representación gráfica de la marcha anual de la humedad del suelo. Este esquema podrá incluir dos gráficas, una de trazo grueso. (A) que representará a los valores de las lecturas consideradas a las 7 Hs. y una gráfica de trazo punteado (B) que representa a los valores de humedad edáfica evaluados a las 12 Hs.

mente a las lecturas en los cinchos dendrométricos.

En la figura No. 19 puede observarse la gráfica que expresa las variaciones anuales de la humedad relativa y la temperatura efectuadas con los datos que proporcionará el termohigrógrafo para lecturas realizadas a dos diferentes horas del día.

Debido a que por el momento se desconoce si pudiera existir un método para determinar de manera cuantitativa la latencia o actividad del cambium, (algunos autores han considerado el número de células, otros el grosor y turgencia de las paredes celulares). No se está aun en posibilidad de establecer un sistema de referencia exacto y adecuado, que será dado posteriormente, dependiendo de las características de la especie que presenten una mayor facilidad para determinar el estado de reposo o actividad del cambium.

En la Fig. Núm. 20 se propone una gráfica para anotar el estado del cambium en el transcurso del tiempo; en el eje de las ordenadas, pueden darse diferentes valores, como número de células, tamaño de las células, grosor de las paredes celulares, etc., y dependiendo de estas mediciones, considerar sobre la base de las características de la especie, un valor umbral que delimitará actividad o latencia del cambium.

Para la realización de una gráfica de las variaciones que presenta el número de horas con luz o de las variaciones de la intensidad de ésta, será de mayor facilidad considerar los promedios mensuales de las lecturas tomadas diariamente. Figuras Núm. 21 y Núm. 22.

Es conveniente representar, o por lo menos tener en cuenta, en qué momento se establece la máxima intensidad de la luz, para saber cómo es esta variación y si los valores máximos se establecen más o menos a una misma hora durante todos los meses del año.

Escala exterior en grados centígrados $^{\circ}\text{C}$.

Escala interior en porcentaje de humedad relativa $\% \text{ H.R.}$

Lecturas efectuadas a las 7 Hs.



Escala exterior en grados centígrados $^{\circ}\text{C}$.

Escala interior en porcentaje de humedad relativa $\% \text{ H.R.}$

Lecturas realizadas a las 12 Hs.

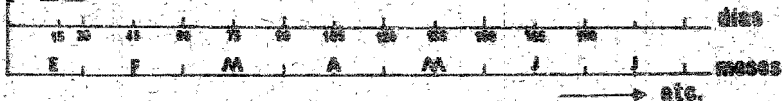


FIG. No 12 Representación gráfica de la marcha anual de la temperatura y de la humedad, evaluada en dos horas del día. La gráfica de trazo grueso (C), representa a las variaciones de temperatura y la función de trazo punteado, (D) expresa los cambios de humedad.

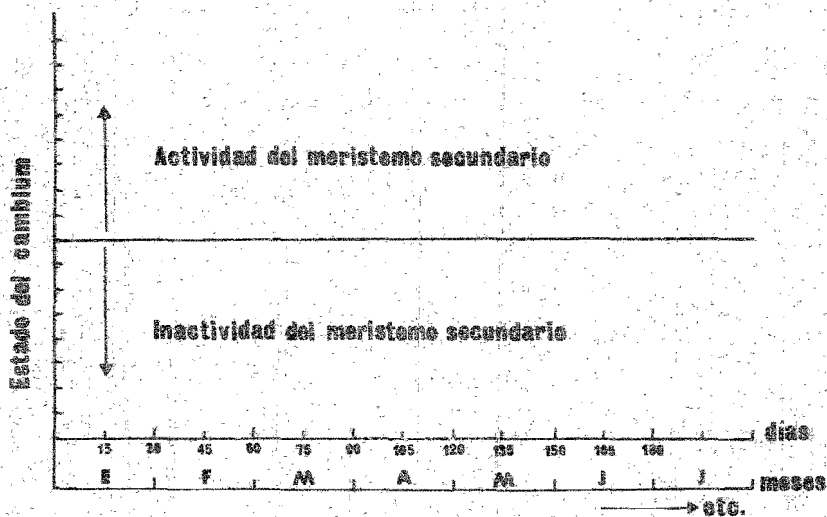


FIG. No 20 Representación gráfica de la actividad o latencia del cambium. Proceso que podrá ser considerado por diferentes criterios, los cuales se anotarán en el eje de las ordenadas, pudiendo ser: número de células, grosor de las paredes celulares, tamaño de las células, etc.

La fig. No. 21 representa la graficación de las variaciones en el número de horas con luz expresadas en un promedio diario para cada mes.

Fig. No. 22 representación de la variación de la intensidad de la luz en un promedio de las lecturas diarias en cada mes.

Fig. No. 23. Gráfica realizada con base en promedios mensuales obtenidos a partir de lecturas diarias en el pluviómetro.

Fig. No. 24 es la representación de las variaciones de las temperaturas máxima y mínima a partir de promedios obtenidos por lecturas diarias del termómetro.

8.- Consideraciones finales

Es conveniente expresar que las tesis bibliográficas han sido fuertemente criticadas por considerar que tal tipo de trabajos tienen poco valor, por no proporcionar datos originales o resultados experimentales y que por lo tanto son "sencillos" de realizar.

Sin embargo, los trabajos puramente bibliográficos son similarmen-
te importantes a los experimentales; además de que este tipo de estudios
debe ser siempre el primer paso de cualquier investigación experimental. De
este modo las recopilaciones bibliográficas adquieren una importancia innegable,
porque su finalidad es proporcionar información lo suficientemente
amplia, (incluyendo: metodologías, resultados, dificultades, facilidades,
experiencias en general, etc.), de trabajos que se encuentran publicados
en revistas dispersas, de diferentes tipos, cuya agrupación requiere no so-
lamente de conocimientos mínimos del tema, sino también de tiempo y dedica-
ción. En relación con esto, sería imposible negar el ahorro en tiempo que
significa el poder contar con un compendio de toda o casi toda la informa-
ción existente sobre un tema. También es esta una de las maneras por las

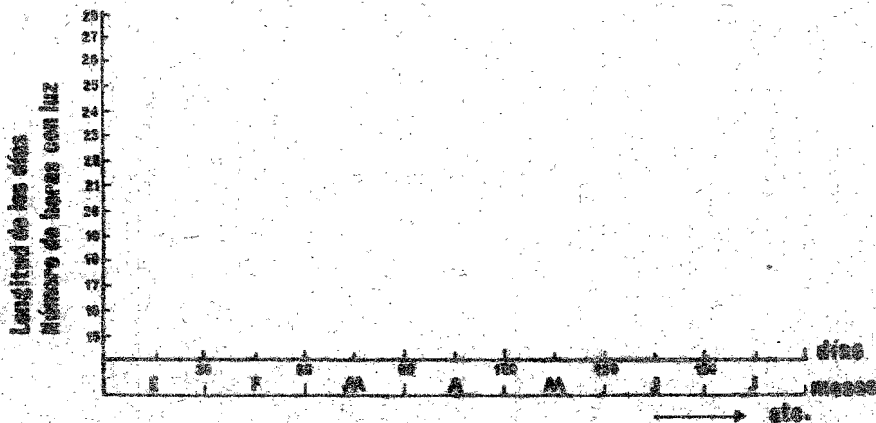


FIG. No 21 Gráfica representativa de promedios mensuales obtenidos de lecturas diarias del número de horas con luz.

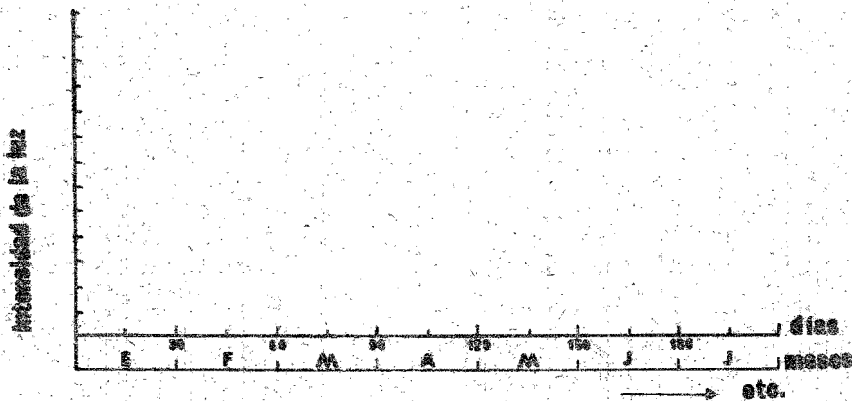


FIG. No 22 Gráfica de las variaciones que presentan los valores promedio de la intensidad de la luz a través de los meses del año.

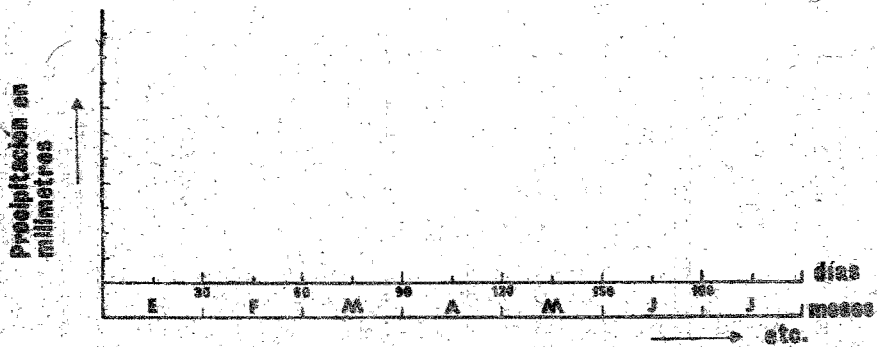


FIG. No 23 Gráfica de la variación que presenta la precipitación en el año. Realizada con lecturas diarias del pluviómetro.

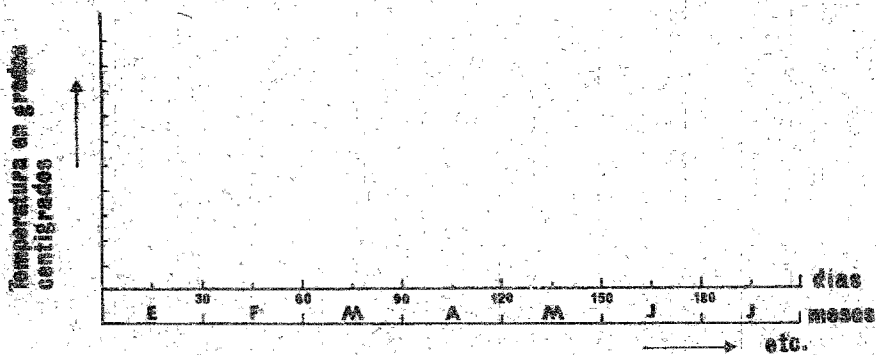


FIG. No 24 Representación gráfica de las variaciones en temperatura (máxima y mínima) expresadas en promedios mensuales obtenidos de lecturas diarias.

que se adquieren fundamentos para poder decidir el tipo de investigación más conveniente a realizar, el planteamiento por medio del cual será posible lograr algún avance o el nivel que todo el trabajo debe buscar.

Como se ha mencionado, tanto el material y el método que constituyen los resultados de esta tesis, están formulados con base en conocimientos proporcionados por diversos trabajos consultados al respecto.

De las diversas investigaciones consideradas, cada autor enfoca al tema de acuerdo con la información previa de la que dispuso, de manera que cada uno considera los factores que supone determinantes. Es difícil generalizar en una idea clara qué factores y en qué magnitud intervienen influenciando al crecimiento. Esto se debe también a la complejidad misma del proceso, ya que se encuentra íntimamente relacionado, tanto con otros procesos fisiológicos, como con factores ambientales; sin embargo, el problema fundamental consiste en que existe una interacción entre los diferentes procesos, así como entre éstos y los factores ambientales, de tal modo que será únicamente el entendimiento completo y preciso de esta interacción, lo que permitirá conocer cómo crecen en diámetro los árboles.

El primer paso para la comprensión de este proceso consiste en valorar, hacer mediciones y observaciones, lo cual puede efectuarse empleando complejos y costosos aparatos que simplificarían mucho el trabajo, pero cuya accesibilidad, por lo general es difícil, por lo cual, de manera realista, se han propuesto aparatos más sencillos, pero que requieren de un cuidado casi constante y que podrán incurrir en errores.

Si de manera ideal fuera posible medir una gran cantidad de factores ambientales, conjuntamente con la valoración de un buen número de procesos fisiológicos, entre los que estuviera el crecimiento, es posible que

en estas condiciones fuera más fácil entender la interacción antes mencionada.

Sin embargo, algunas investigaciones se han concretado a evaluar el crecimiento en relación con factores climáticos tales como la temperatura, la humedad ambiental, la lluvia, la duración del día, etc., midiendo únicamente las variaciones diametrales externas del tronco. Algunos más se han sumado a estas determinaciones y observaciones sobre otros procesos fisiológicos.

Es conveniente decir que el crecimiento está innegablemente relacionado con otros factores, y esto es fácilmente apreciable con sólo pensar que este proceso al igual que otros (fotosíntesis, asimilación, absorción, etc.), necesitan de un mismo factor indispensable, que es el agua; solamente este enfoque denota el requerimiento de diversos factores por un sólo fenómeno, lo que establece ya una correlación múltiple. Por otro lado, cada una de las funciones mencionadas contribuyen en conjunto al desarrollo total de la planta.

La pérdida y ganancia de humedad tiene lugar por medio de la evaporación y de la absorción; ambos procesos se rigen por gran cantidad de factores que, de manera resumida, pueden ser los siguientes:

A) Aspectos de la propia planta

- 1) El área foliar, que determinará la cantidad de evaporación.
- 2) Estructura foliar, la que podrá ser más o menos permeable o estar adaptada para almacenar agua.
- 3) Comportamiento estomático, que es uno de los mecanismos reguladores de la pérdida o ahorro del agua en la planta.

B) Factores Ambientales

- 1) Radiación solar - Factor que ocasionará elevaciones en la tempera

- tura y, por lo tanto, en la transpiración de las plantas.
- 2) Temperatura - Que cuando adquiere valores elevados, afectará aumentando la evotranspiración; la temperatura puede variar por diversas causas, tales como la radiación solar, la latitud, altitud, etc.
- 3) Humedad - La presencia de humedad, determinará una recuperación rápida del equilibrio en el balance hídrico.
- 4) Viento - Que afectará también a la evaporación por transporte de agua caliente o por transporte rápido del vapor de agua por encima de la superficie de las plantas, no permitiendo condensación.

Es importante considerar a la absorción como un factor esencial, pues de ella dependerá la conservación del equilibrio hídrico; está fundamentalmente afectada por la transpiración, así como de los siguientes aspectos:

- a) Eficiencia del sistema radicular.
- b) Presencia de humedad edáfica.
 - b₁) Cantidad y distribución de lluvias.
 - b₂) Características físicas del suelo.
 - b₃) Presencia de mantos freáticos.
- c) Aereación del suelo.
- d) Temperatura del suelo.
- e) Factores que afectan la disponibilidad de agua en el suelo, determinado a su vez por:
 - e₁) Concentración salina.
 - e₂) La fuerza de tensión por humedad.

El agua es pues un factor importantísimo y determinante de múltiples procesos, entre los que se incluye al crecimiento; sin embargo, el efecto aislado del agua sobre el crecimiento, se ejerce a nivel de la cantidad de humedad edáfica en cada período de actividad de crecimiento y las variaciones de este factor pueden deberse principalmente a las siguientes causas:

- 1) Cantidad de lluvia.
- 2) Proporción de la cantidad de lluvias antes y después de la estación de crecimiento.
- 3) Distribución y cantidad de lluvia en el período de crecimiento.
- 4) Frecuencia con la que se establecen lluvias intensas.
- 5) Cantidad de agua que se desliza por la superficie sin penetrar al suelo, lo que estará determinado por la topografía.
- 6) Características físicas del suelo que determinan la cantidad de agua retenida, aspecto que depende también del clima, geología, rizosfera.

En la cantidad y distribución de lluvias y del agua aprovechable, puede decirse que intervienen de manera definitiva el clima y la topografía.

Para diversos autores, el agua disponible es el principal factor limitante del crecimiento, pues no sólo rige la mayoría de los procesos fisiológicos, sino que además se encuentra relacionado con otra cantidad de factores como los que ya han sido mencionados hasta aquí, y en la mayoría de los trabajos consultados se trata de evaluar a este factor, lo cual se logra por diferentes procedimientos.

Otro factor que ha sido considerado por la mayoría de los investigadores como determinante del crecimiento, es la temperatura. Esta no actúa aislada y directamente sobre la actividad cambial en los árboles, sino más

bien por las modificaciones que produce sobre otros factores. Principalmente las elevaciones de temperatura aumentarán proporcionalmente la evapotranspiración, lo que se traduce en desequilibrios sobre el balance hídrico.

La importancia de la temperatura como un agente de influencia directa, se ejerce a nivel de algunas reacciones químicas que requieren que este factor presente un valor determinado. Tal es el caso de las reacciones fotoquímicas consideradas como "rápidas" y se encuentran poco influenciadas por la temperatura no así las reacciones que se producen bajo la obscuridad, que son característicamente lentas. (Roussel 1973).

Así, se observa que el efecto de la temperatura puede ejercerse a diferentes niveles, afectando finalmente diversos procesos tales como el desarrollo de las yemas, la floración, la fructificación, etc.

En las regiones localizadas a elevadas latitudes y altitudes, la temperatura constituye un factor limitante importante, no sólo por su efecto sobre la actividad cambial, sino también por su efecto sobre otros procesos. Sin embargo, también en zonas cercanas al Ecuador, algunos autores han evaluado a la temperatura como un factor controlante del crecimiento (Alvim, 1964).

En la mayoría de los trabajos consultados, la temperatura se ha cuantificado de manera simultánea con evaluaciones sobre el crecimiento, pero pocos han sido los trabajos que tratan de explicar las interacciones que guardan las variaciones de la temperatura, tanto con otros factores, como con la actividad cambial.

La luz, como determinante del crecimiento, ha sido considerada de manera principal, debido a que es esencial en el proceso de fotosíntesis,

del cual dependen multitud de procesos en la planta, entre las que, desde luego, el crecimiento es de interés particular.

Con respecto a la luz, deben hacerse ciertas consideraciones, ya que por un lado su efecto puede establecerse por variaciones en la intensidad o por cambios en el fotoperíodo; es decir, variaciones en el número de horas luz de un período a otro en el año.

La influencia directa de la luz es sobre reacciones fotoquímicas, las cuales rigen en gran medida algunos procesos, tales como la fotosíntesis, la floración, el desarrollo de las yemas y de las hojas, el fototropismo, etc. Puede apreciarse que su efecto básico se establece en la formación química de sustancias de naturaleza muy variable como las hormonas vegetales, entre las cuales se encuentran los estimulantes del crecimiento y organizadores de tejidos, procesos sobre los que el efecto de la luz es ya indirecto. Por otro lado, no hay que olvidar que la intensidad de la luz es un importante modificador de la temperatura y por lo tanto, de la evapotranspiración.

Algunos autores no han podido correlacionar el inicio o término de la actividad del cambium con algún otro factor limitante o desencadenante, por lo que han pensado en la posibilidad de una causa fotoperiódica; sin embargo, no puede pensarse que esto se ejerza como influencia directa sobre el meristemo; es difícil aceptar que este tejido sea capaz de captar la luz, de tal modo que muy probablemente, sea por un efecto sobre el desarrollo de yemas y hojas como centros sintetizadores de hormonas en el primer caso y de alimentos en el segundo, o también por modificaciones en la temperatura.

Hay una tendencia bastante generalizada a aceptar que, durante los días largos, hay crecimiento longitudinal, en tanto que los días cortos lo

limitan. Podría pensarse, que para este caso, existe una influencia directa del fotoperíodo; sin embargo, muy probablemente, sea sólo la influencia de este factor sobre la producción de hormonas de crecimiento y organizadoras de tejidos en las porciones apicales, que estimularán también más tarde al cambium.

Finalmente, queda por añadir que el menor crecimiento en grosor en aquellas especies cuya dominancia por la luz se encuentra suprimida, pone de manifiesto la importancia que este factor debe desempeñar en la actividad cambial.

Los elementos y compuestos necesarios o las alteraciones en la composición química del suelo (que pueden consistir tanto en abundancia de ciertos elementos o compuestos, que alcancen niveles tóxicos, como en la carencia de elementos esenciales), afectarán el desarrollo de las plantas, dentro de lo cual se verán involucrados diversos procesos como el crecimiento.

Hay muchos autores que enfatizan el hecho de que el crecimiento secundario, no sólo requiere de hormonas estimulantes, sino también de sustancias tales como la biotina, el ácido pantoténico y el complejo vitamínico B, entre otros compuestos.

El crecimiento depende en gran medida del alimento disponible y éste, por su parte, estará basado en las sustancias minerales tomadas del suelo, así como en el proceso de fotosíntesis.

Se ha dicho que en los suelos mal drenados, que presentan abundancia de CO_2 , el crecimiento de las raíces, se verá seriamente dificultado, lo que posteriormente, afectará tanto al crecimiento, como al desarrollo óptimo de la planta. Con respecto a este mismo compuesto, podría pensar

se en que, lo que afecta, sea más bien la concordante disminución en la cantidad de oxígeno, más que un posible efecto tóxico del CO₂.

Algunos autores consideran que los días con niebla favorecen el crecimiento, adjudicando esto a las mayores concentraciones de CO₂ atmosférico en estos días; sin embargo, hay quienes consideran que el estímulo al crecimiento se debe principalmente a la mayor humedad de estos días.

También se ha dicho que la velocidad moderada del viento, favorece al suplemento de CO₂ aumentando el porcentaje de la fotosíntesis.

Así, la presencia, abundancia o escasez de ciertos elementos y compuestos, afectará secundariamente al crecimiento por su acción directa sobre procesos y factores íntimamente relacionados con él.

En resumen, la luz afecta la eficiencia fotosintética, lo que significa mayor cantidad de alimento, factor importantísimo para el crecimiento.

La luz determina la producción de hormonas estimulantes de crecimiento así como de sustancias organizadoras de los tejidos. La latitud, altitud, orientación y nubosidad, son factores íntimamente relacionados con la luz, su intensidad y su duración, las que variarán con respecto a ellos.

Se ha expresado que la competencia por este factor es un aspecto que influye en la actividad cambial, pues se ha observado que en aquellos árboles con copas grandes y bien desarrolladas, la actividad divisoria del cambium empieza antes y se distribuye rápidamente.

Es conveniente expresar que cuando se afirma que un individuo está compitiendo con otro por algún factor, debe establecerse exactamente la veracidad de tal afirmación.

ENFERMEDADES Y PLAGAS

Los ataques de organismos patógenos afectarán a la larga a todo el individuo; pero en lo que respecta al cambium, este tipo de organismos induce en muchas ocasiones la actividad del meristemo para formar callosidades o tumores. El patrón de división en las células iniciales del cambium, puede verse afectado también y en ocasiones se forman células derivadas anormales. La infección o infestación puede afectar, entre otros muchos procesos, la disponibilidad de sustancias alimenticias o estimulantes del cambium.

9.- Literatura citada

- Aljaro, M; G. Avila; A. Hoffmann y J. Kummerow. 1972. The annual rhythm of cambial activity in woody species of Chilean matorral. American Journal of Botany. Vol. 59 No. 59 Oct. pp.879-885.
- Alvim, P. T. 1964. Tree growth periodicity in tropical climates. In: Zimmermann, M. H. (Ed.) The Formation of Wood in Forest Trees. Academic Press, New York. pp. 479-496.
- Balodis, V. 1966. Coordinate systems based on the age of Growth ring and internodes. J. Inst. Wood Science. 16:22,35-42.
- Bannan, M. W. 1951. The annual cycle of size changes in fusiform cambial cells of Chamaecyparis and Thuja Canad. J. Bot. 29:421-437.
- Barnett, J. R. 1971. Electron microscope preparation techniques applied to the light microscopy of the cambium and its derivatives in Pinus radiata D. Don. J. O. Microscopy 92(2):175-180.
- Brown, A. G. 1958. The extraction of large wood samples from living trees. J. Forestry 56:764.
- Catinot, R. 1970. Premières réflexions sur une possibilité d'explication physiologique des rythmes annuels d'accroissement chez les arbres de la forêt tropicale africaine. Revue Bois Forêts Tropiques 131:3-50.
- Cerenal. 1972. Mapa de Climatología "Tomatlán" 13 Q - V. Islas Revillagigedo. U.N.A.M. Instituto de Geografía. México.
- Chowdhury, K. A. 1939. The formation of growth rings in Indian Trees. Part I Indian Forest Records (New Series) Utilization 2(1):1-3.
- , 1940a. The formation of growth rings in Indian Trees.

- Part II. Indian Forest. Records (New Series) Utilization 2(2):41-57.
- Chowdhury, K. A. 1940b. The formation of growth rings in Indian Trees.
- Part III. Indian Forest Records (New Series) Utilization 2(3):59-75.
- , 1958. Extension and radial growth in tropical perennial plants. Proc. Delhi Univ. Seminar 1957, 138-139.
- , 1964. Growth rings in tropical trees and taxonomy. J. Indian Bot. Soc. 43(2):334-342.
- Cronshaw, S. 1965. The organization of citoplasmic components during the phase of cell wall thickening in differentiation cambial derivatives of *Acer rubrum* Canad. J. Botany 43:1401-1408.
- Daubenmire, R. 1945. An improved type of precision dendrometer Ecology. 26, 97-98.
- y Deters, M. 1947. Comparative studies of growth in deciduous evergreen trees Bot. gaz. leg. 1-12.
- , 1972. Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in north - western Costa Rica. British Ecological Soc. 60(1):147-170.
- Dirección General de Hidrología. 1971. Zona Pacifico Centro. Secretaría de Recursos Hidráulicos. Boletín Hidrológico.
- Echols, R. y F. Mergen. 1955. How to extract large samples from living trees. Forestry. 53:136.
- Evert, R. F. 1963. The cambium and seasonal development of the phloem of Pirus malus. Amer. Jour. Bot. 50:149-159.
- Foggie, A. 1945. On girth increment and the age of trees with special reference to management in irregular tropical forest. Empire Forestry Rev. 24: 176-191.

- Fournier, L. S. Salas. 1966. Algunas observaciones sobre la dinámica de la floración en el bosque tropical húmedo de Villa Colón. *Revista Biol. Trop.* 14(1):75-85.
- Gaetner, L. 1964. Tree growth in relation to the environment *Bot. Rev.* 30(3):393-436.
- Grossenbacher, J. G. 1915. The periodicity and distribution of radial growth in trees and their relation to the development of annual rings. *Trans Wis. Acad. Sci.* 18 1-77.
- Guiher, J. K. 1969. Extraction of cambium samples from living trees. *Forest Products. J.* 19 (3):59.
- Gutiérrez, M. T. 1959. Geografía física de Jalisco. Tesis profesional. Fac. de Filosofía y Letras. Depto. de Geografía. U.N.A.M.
- Jacquot, G. L. 1950. Contribution a l'étude des facteurs determinant le cycle d'activité du cambium chez quelques arbres forestiers. *Revue Forestiere Francaise.* 2(11):605-610.
- Koriba, K. 1958. On the periodicity of tree growth in the tropics with reference to the mode of branching the leaf fall and the formation of the resting bud. *The Garden Bulletin Singapore.* 11-81.
- Kozłowski, T. T. 1963. Growth characteristics of trees. *Forestry* 61(9):655.
- , 1971. Growth and development of trees. Vol. 11. Cambial growth root, growth and reproductive growth Academic Press New York and London.
- Lieth H. 1970. Phenology in productivity studies. Analysis and synthesis, Vol. 1, D. E. Reichle (Ed.) Springer Verlag. Berlin, Heidelberg. New York. 30-46.
- Lojan, L. 1967. a Periodicidad del clima y del crecimiento de especies forestales en Turrialba, Costa Rica. *Turrialba* 17(1):71-83.

- Lojan, L. 1967 b. Cálculo de la edad en árboles sin anillos anuales. Turrialba. 17(4):419-429.
- , 1968. Tendencias del crecimiento de 23 especies forestales del trópico. Turrialba 18(3):275-281.
- Mariaux A. 1969. La periodicité des cernes dans le bois de Limba. Revue Bois et forets des tropiques. (128):39-54. Nov. Dec.
- , 1970. La periodicité de formation des cernes dans le bois de l'Okoumé. Revue Bois et forets des tropiques (131):37-50.
- Mathauda, G. S. 1953. The tree species of tropical evergreen hot forest of Kanara (Bombay) and their rate of growth. Indian Forester 79 (4):208-233.
- Mia, A. J. 1970. Fine structure of active dormant and aging cambial cells in Tilia americana wood. Sci. 3(1):34-42.
- Miller, R. G. 1952. A girth increment study of Baikiaea phurijunga. In northern Rhodesia. With reference to the determination of age and rotations for species without annual growth rings in irregular natural forest. Empire Forestry Review. 31:45-51.
- Miranda F. y Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación Botánica. Bol. Soc. Bot. México 28:29-179.
- Morel G. 1960. Physiologie du cambium. Bull. Soc. Bot. France. Mémoires. 1960:49-60.
- Morey R. y J. Cronshaw. 1966. Induced structural changes in cambial derivatives of Ulmus americana. Protoplasma. (Wien) 62,76-85.
- Murmanis, L. y B. Sachs. 1969. Seasonal developments of secondary xylem in Pinus strobus. L. wood Sci. and Tech. Vol. 3 pp. 176-
- Ordóñez, E. 1946. Principales provincias geográficas y geológicas de la República Mexicana. Inst. de Geología. U.N.A.M. México.

- Osmaston, H. A. 1956. Determination of Age - girth and similar relationships in tropical forestry. *Empire Forestry Review* 35(2):193-197.
- Pande, D. C. 1960. On a method for determining age of trees without annual rings. *Indian forester* 86(3):117-131.
- Pennington T. y Sarukhán J. 1968. Manual para la identificación de campo, de los principales árboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales. S.A.G. México. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación. México. pp. 366-367.
- Pérez J., A. 1970. Estudios botánicos en Chamela, Jal. Informe de trabajo presentado al Instituto de Biología. U.N.A.M. Inédito.
- 1974. Estudios botánicos en Chamela, Jal. Informe de trabajo presentado al Instituto de Biología. U.N.A.M. Inédito.
- Philipson W. R., J. M. Ward B. G. 1971. The vascular cambium and activity, its development and activity. Chapman and Hall. LTD. London.
- Phipps R. L. 1961. Analysis of five years dendrometer data obtained within three deciduous forest communities of Neotoma Ohio. Agricultural Experiment Station Research circular Núm. 105. June Special Report Núm. 3.
- Ramos M. 1973. Estudio preliminar para el posible aprovechamiento de la fauna cinegética en Chamela, Jalisco. Tesis profesional Fac. Ciencias. U.N.A.M. México, D.F.
- Reinke, L. H. 1932. A precision dendrometer. *Jour. Forestry* 30:692-697.
- Rzedowski J. y McVaugh R. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contrib. Univ. Mich. Herb.* 9(1):1-123.
- Roussel, L. 1973. Un nouveau venu en Physiologie végétale Le phytochrome. *Rev. Bois Forets des Tropiques*. Vol. 1973 (149):53-57.

- Sampson A. W. y Glock W. S. 1942. Tree growth and the environmental complex. A critique of ring growth studies with suggestions for future research. *Forestry* 40(8):614-620.
- Standley P. C. 1924. Trees and shrubs of Mexico. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 24(4):1924.
- Stoncypher R. y Cech F. G. 1960. An efficient method of taking increment cores. *J. Forestry* 38:644-645.
- Sulic V. 1967. The extraction of wood samples from living trees. *J. Forestry* 65:804-806.
- Tamayo L. 1949.a. Geografía general de México. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas. Tomo I. México, D.F.
- . 1949.b. Principales provincias geográficas y geológicas de la República Mexicana. Instituto de Geología. U.N.A.M. México, D.F.
- . 1962. Geografía General de México. 2a. Ed. Instituto Mexicano de Investigaciones Económicas. México, D.F.
- Tschinkel H. M. 1966. Annual growth rings in Cordia alliodora. *Turrialba* 16(1):73-80.
- Turner R. 1963. Growth in four species of Sonorian desert trees. *Ecology* 44(4):760-765.
- Vincent, A. J. The value of periodic girth measurement, taken for individual trees of single species from tropical evergreen rain forest. *Malaya. Proc. - 13 Congress - INT. Union of Forest Research Organiz. Band.*