

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA



**DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**EFFECTO DE LA INDUCCIÓN DE TÍLIDES POR CAVITACIÓN EN LA
ARQUITECTURA HIDRÁULICA DEL COCUITE, *Gliricidia sepium*
(FABACEAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A:

PAZ ALEJANDRA QUINTANAR ISAÍAS

COMITÉ TUTORAL:

DIRECTOR: Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez

ASESORA: Dra Guadalupe Judith Márquez Guzmán

ASESOR: Dr. José Alejandro Zavala Hurtado

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2009

“El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACyT y además cuenta con el apoyo del mismo Consejo, con el convenio PFP-20-93”.

EL JURADO DESIGNADO POR LA COMISIÓN DEL DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS DE LA UAM (UNIDADES CUAJUMALPA, IZTAPALAPA Y XOCHIMILCO), APROBÓ LA TESIS QUE PRESENTA:

PAZ ALEJANDRA QUINTANAR ISAÍAS

El día 13 de noviembre del 2009

SINODALES:

DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
(PRESIDENTE)

DR. JORGE LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN
(SECRETARIO)

DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
(VOCAL)

DRA MARGARITA COLLAZO ORTEGA
(VOCAL)

DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ
(VOCAL)

COMITÉ TUTORAL

DIRECTOR DE TESIS

DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ
INVESTIGADOR TITULAR B.
RED DE DE ECOLOGÍA FUNCIONAL.
INSTITUTO DE ECOLOGÍA A.C.

ASESORA

DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
PROFESORA DE CARRERA TITULAR. C
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA COMPARADA. FACULTAD DE CIENCIA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

ASESOR

DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO
PROFESOR INVESTIGADOR TITULAR C. ÁREA DE ECOLOGÍA,
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA-IZTAPALAPA

SINODALES:

DRA MARGARITA COLLAZO ORTEGA
PROFESOR ASOCIADO C
FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

DR. JORGE LÓPEZ-PORTILLO GUZMÁN
INVESTIGADOR TITULAR C
RED DE DE ECOLOGÍA FUNCIONAL
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

Esta Tesis pudo desarrollarse gracias al apoyo económico que tuvieron los proyectos divisionales “Anatomía funcional del tallo secundario de especies mexicanas”, en diversas Fases, del Departamento de Biología de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la UAM-Iztapalapa.

Los dueños de los predios del Fraccionamiento La Catalana en Veracruz, otorgaron los permisos para realizar las recolectas del material biológico.

En el Instituto de Ecología A. C. en Coatepec, Veracruz, se realizó parte del procesamiento y estudio del material para anatomía y microscopía electrónica y en las instalaciones de la Estación Biológica “La Mancha” del INECOL, en Veracruz, se realizaron los experimentos de arquitectura hidráulica . En el laboratorio de Anatomía y Tecnología de la Madera, AS-101, se realizaron: el procesamiento de los tallos, los estudios anatómico, histoquímico y físicos.

En el laboratorio de Microscopía Electrónica de CENICA-UAM se procesó material biológico para microscopía electrónica bajo la asesoría del Dr. José Sepúlveda.

Esta Tesis se desarrolló bajo la dirección del Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez del Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.

Esta Tesis la dedico

A mi hija:

Julia Torre Quintanar

A mi madre:

Teresa Isaías Lugo

A la memoria de mi tía:

Elisa Quintanar y García

A mi tío

Héctor Rodríguez Moyado,

A mis queridos:

Claudio, Arturo, Emiliano, Evi, Marieli,

Marco,

Angélica, Maru, Citlalli, Irma

y por supuesto a mis queridos estudiantes:

Mariana, Daría, Isabel, Claudia, Gabriel, Luis,

Berenice, Ana, Gilberto, Polo, Julieta,

Sabina, Álvaro, Karla, Martha.

A todos los estudiantes que han pisado el laboratorio.

A todos mis cuates, que son muchos.

A todos ustedes por acompañarme.

AGRADECIMIENTOS

El apoyo e interés que me brindaron los Drs. Guillermo Ángeles Álvarez y Jorge López Portillo del Instituto de Ecología A.C. y el Dr. Frank W. Ewers de la Universidad de Michigan por el tema de investigación cambió mi visión sobre mi vida académica y el papel que realizaba como docente en la UAM. Debo reconocer que la imaginación desbordada en torno a la anatomía funcional de órganos vegetales tiene su origen en estos hombres incansables. Verlos trabajar, discutir, dirigir, diseñar experimentos, y concretarlos con sus manos en la madrugada, entre tubos, tallos, abrazaderas y litros de agua, sin descanso, con alegría, a veces desilusión, me llenó y llenará siempre de fuerza para levantarme con gusto a enseñar y trabajar. Gracias a estas experiencias con ellos mi vida cambió y se los agradezco profundamente.

El tema de este estudio me llenó de dudas extremas en torno a los aspectos de la física, la fisiología, y su reinterpretación en la anatomía del xilema. Dudas básicas de la física newtoniana me llevaron al estudio de la mecánica de fluidos, en donde me encontré con demasiados cuestionamientos y limitaciones. Gracias a esto tuve a mi lado al Profesor Marco Antonio Jacobo Villa y al Ing. Giovanni Paolo Barragán Gil del Departamento de Ingeniería de Procesos e Hidráulica de la UAM, que desinteresadamente revisaron mis ideas y escritos. Gracias a ellos dos logré comprender mucho de los fenómenos físicos que no están descritos en los libros de Fisiología Vegetal. Gracias Marco y Giovanni, por toda la paciencia, el tiempo e inteligencia que me dedicaron.

He sido afortunada por contar con profesores, estudiantes y amigos que estuvieron atentos al desarrollo de este trabajo, por lo que aunque es breve, es profundo mi agradecimiento:

El Sr. Narcizo Sánchez fue un gran guía y recolector del material biológico en el predio La Catalana, Veracruz.

Los Drs. Guillermo Ángeles Álvarez y Jorge López Portillo revisaron, corrigieron y aprobaron ideas, resultados y versiones del presente estudio.

El Dr. Frank W. Ewers, siempre atento y dispuesto a la revisión, corrección, discusión y replanteamiento de ideas y experimentos, ha sido muy importante para el desarrollo de esta investigación. Le agradezco profundamente a Frank su simpatía por el proyecto, su paciencia y tiempo que me dedicó .

El Dr. Alejandro Zavala Hurtado con paciencia revisó las ideas, el manuscrito y la estadística. También al Dr. Isaías H. Salgado Ugalde de la FES-Zaragoza, UNAM, por su tiempo y la asesoría en la

estadística y al Biól. Noé Flores Hernández, también por la asesoría y la revisión que realizó en este aspecto.

Las Doctoras Judith Márquez Guzmán y Margarita Collazo Ortega, con entusiasmo y paciencia revisaron, corrigieron y propusieron cambios importantes para este escrito.

La Dra Reyna Fierro me brindó su apoyo invaluable para concluir satisfactoriamente este trabajo.

Los Biólogos Claudia Paredes y Gabriel Orozco compartieron conmigo, con gran entusiasmo, el inicio de los experimentos, su ayuda es invaluable.

La Bióloga Mariana Velázquez estuvo conmigo en experimentos críticos y su ayuda y amistad son invaluableles.

A la Bióloga Mariana Castillo le agradezco su ayuda en algunos de los experimentos realizados.

Al Dr. José Sepúlveda le agradezco su apoyo y entusiasmo en el procesamiento del material y toma de fotografía en el Microscopio Electrónico de Barrido de CENICA-UAM.

Agradezco la ayuda, asesoría, amistad y entusiasmo que me brindaron las Profesoras Angélica Martínez Bernal, Maria Eugenia Fraile Ortega e Irma Reyes Jaramillo con relación a temas de anatomía vegetal, taxonomía y suelos.

Agradezco al Dr. Raymundo Dávalos Oteló por el entusiasmo y apoyo en la revisión de resultados parciales para su publicación.

Agradezco a la D. G. María Elisa Ruíz Q. la diagramación y revisión editorial del manuscrito.

Agradezco a mis queridos estudiantes su gran paciencia e inteligencia.

A mi gran amiga Citlalli, le agradezco su apoyo y amistad.

Te agradezco, Julia, tu comprensión por el tiempo de tu infancia y adolescencia que me ausenté, pero ya estoy de regreso.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS, TABLAS Y ECUACIONES	10
RESUMEN	14
ABSTRACT	15
INTRODUCCIÓN	16
ANTECEDENTES	18
1 GENERALIDADES SOBRE <i>Gliricidia sepium</i>	18
2 ESTUDIOS SOBRE ALBURA Y DURAMEN	25
JUSTIFICACIÓN	54
HIPÓTESIS	56
OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES	57
MATERIALES Y MÉTODOS	58
RESULTADOS	76
DISCUSIÓN	117
CONCLUSIONES	131
PERSPECTIVAS	133
REFERENCIAS	134
DIVULGACIÓN	146

ÍNDICES DE FIGURAS, TABLAS Y ECUACIONES

FIGURAS

Figura 1. Comparación de los arreglos de los vasos en las tres subfamilias. 1. Mimosoideae, 2. Papilionoideae, 3. Caesalpinoideae (Datos obtenidos de la literatura citada en la sección 1.7).

Figura 2. Índices de vulnerabilidad de Carlquist en las especies de las tres subfamilias (Datos inéditos calculados de la literatura citada en la sección 1.7).

Figura 3. Perfil de velocidad y componentes de la fuerza asociada al movimiento del fluido dentro del capilar. Fuerzas teóricas que en un capilar (vaso funcional) cuando hay agua en ascenso. (Jacobo-Villa, M.A, com. pers).

Figura 4. Sitio de colecta. Carretera Cardel-Veracruz.

Figura 5. Diagrama ombrotérmico en el que se representan los meses más calientes y los más húmedos para la zona de estudio (promedio de los años 1999-2005).

Figura 6 . Procedimiento de tinción para vasos funcionales y con aire.

Figura 7. Diagrama de flujo del proceso de deshidratación de las ramas que se emplearon para el experimento de deshidratación con el que se construyó la curva de vulnerabilidad y se hizo el conteo de vasos con tílides, con aire y funcionales.

Figura 8. Modelo simplificado del aparato de Sperry (Sperry *et al.*, 1988)

Figura 9. Experimento de inducción de tílides con dos tipos de tratamiento y dos condiciones de secado.

Figura 10. Albura. A y B. Secciones radiales, tinción Sudán III. C, E-F Duramen. C. Sección transversal, tinción hidroxilamina clorhídrica. D. Albura. Sección tangencial. E. Sección radial. D y E, tinción Ácido Tánico-Cloruro Férrico. F. Sección radial. G. Sección transversal. F y G, tinción Sudán III. L. lípidos, pe: pectinas esterificadas, pc: pectatos de calcio.

Figura 11. Tílides en desarrollo (secciones transversales). A y B. Tinción lugol, **ga**. granos de almidón, **t**. tílides, **pt**. pared de la tílides, **pv**. paredes de los vasos. C. Ácido tánico-cloruro férrico, **f**. paredes de la fibras lignificadas.

Figura 12. Tílides jóvenes. A-D. Secciones transversales que muestran tílides en vasos cercanos al cambium vascular. B y C, tinción con Azul de toluidina. E. Micro molde del interior de vasos, hechos con silicón. Las tílides en desarrollo se ven como depresiones de las paredes.

Figura 13. Tílides en desarrollo y punteaduras revestidas en albura.

Figura 14. A. Sección transversal. B. Sección radial. Tílides en zona de transición. cr, cristales, dg. depósitos de gomas, pv. pared del vaso, pt. pared de la tílides.

Figura 15. Incremento y decremento de tílides comunes y esclerosadas en vasos en tres regiones del tronco principal. Las tílides comunes disminuyen y las esclerosadas aumentan hacia el duramen. Las barras paralelas indican el error estándar.

Figura 16. Aspectos macroscópicos de la madera A. Cara longitudinal. B. Cara transversal.

Figura 17. Tipos de punteaduras en los vasos. A-D. Punteaduras revestidas de vaso-parénquima. E-F. Punteaduras revestidas de vaso-vaso.

Figura 18. A y B. Dos vasos longitudinalmente conectados. C. Punteaduras intervasculares. D. Conexión vaso-parénquima. pt. pared de la tílida. mp. membrana de la punteadura, re. revestimiento, pa. parenquima axial, cp. Canal de la punteadura.

Figura 19. Diagrama de dispersión de 396 muestras provenientes de seis árboles en un espacio discriminante definido por las dos primeras funciones del ADM que explican el 73% de la variabilidad de la matriz.

Figura 20. Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) a lo largo de la función discriminante extraída para (a) época (secas y lluvias) y (b) zona (albura y duramen). EDK generados a partir de la función ponderada de Epanechnikov con amplitud de ventana óptima de Haerdle de 0.837 (época) y 0.869 (zona).

Figura 21. Representación de los errores estándares de los índices de resistencia al colapso de vasos y fibras para los 6 árboles.

Figura 22. Curva de vulnerabilidad, los círculos son los valores experimentales y la línea continua representa los valores ajustados del modelo ($R^2=0.88$, $p < 0.05$).

Figura 23. Desarrollo de tílides con respecto al decremento de los valores de Ψ_p . Los círculos representan los valores experimentales

Figura 24. Relación entre el desarrollo de tílides y la pérdida de conductividad hidráulica .

Figura 25. Desarrollo de vasos funcionales con respecto al decremento de los valores de Ψ_x . Los círculos representan los valores experimentales.

Figura 26. Desarrollo de tílides durante la deshidratación de tallos (12 días). Los valores medios representan el porcentaje de vasos con tílides que se desarrollaron para cada día. Las barras representan el error estándar.

Figura 27. Relación entre % de tílides y el diámetro de los vasos. Los puntos son los valores relacionados x/y, la regresión se representa con la línea sólida ($R^2 = 0.05$, $p < 0.05$).

Figura 28. Valores de Flujo inicial presentados en las épocas estudiadas (las barras representan los errores estándares).

Figura 29. Área del xilema de los tallos estudiados (las barras representan los errores estándares).

Figura 30. Conductividad hidráulica (K_h) en los meses estudiados. (las barras representan los errores estándares).

Figura 31. Conductividad específica inicial (K_{si}) en los meses estudiados (las barras representan los errores estándares).

Figura 32. Máxima conductividad específica (MK_s) en los meses estudiados (las barras representan los errores estándares).

Figura 33. Potencial hídrico Ψ_p en los meses estudiados (las barras representan los errores estándares).

Figura 34. Pérdida de conductividad hidráulica (PLC) en el periodo estudiado (las barras representan los errores estándares).

Figura 35 a. Número de vasos funcionales, con tílides y con émbolos (las barras representan los errores estándares).

Figura 35 b. Dinámica de vasos funcionales, con tílides y con émbolos (las barras representan los errores estándares).

Figura 36 . Porcentaje de tílides en vasos y su relación con la pérdida de conductividad hidráulica al 50 %.

Figura 37. Valores de los diámetro de vasos en los tallos en el periodo estudiado (las barras representan los errores estándares).

Figura 38. Relación del área del xilema y el flujo inicial

Figura 39. Relación entre el área del xilema y el diámetro de vasos

Figura 40. Relación entre el área del xilema y el número de vasos con tílides

Figura 41. Efecto de tiempo en el desarrollo de tílides en vasos que eran funcionales y a los que se les extrajo el agua con vacío y se les dejó secar dentro de bolsas simulando cámaras de humedad.

Figura 42. Efecto del tiempo en el desarrollo de tílides en vasos que eran funcionales a los que se les extrajo en agua con vacío y se les dejó secar en condiciones de secado al aire libre.

Figura 43. Efecto del tiempo en el desarrollo de vasos que eran funcionales y estaban llenos de agua y se dejaron secar en un bolsas simulando una cámara de humedad como condición de secado.

Figura 44. Efecto de tiempo en el desarrollo de tílides en vasos que eran funcionales y se dejaron deshidratar al aire libre.

Figura 45. Relación de tílides formadas en vasos que eran funcionales y pérdida de humedad en los tallos estudiados.

Figura 46. Relación de tílides formadas en vasos con aire y la pérdida de humedad en los tallos estudiados.

TABLAS

Tabla 1. Intensidades de componentes histoquímicos. c = celulosa, he = hemocelulosa, pc= pectinas, ga = granos de almidón, lip= lípidos, Lig =lignina.

Tabla 2. Medias de caracteres microscópicos, pesos específicos, contenidos de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, K_h - teórica para vaso y área de albura. *significativamente diferente con respecto al duramen.

Tabla 3. Medias de caracteres microscópicos, pesos específicos, contenidos de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, K_h - teórica para vaso y área de duramen. *significativamente diferente con respecto a la albura.

Tabla 4. Comparación de valores de K_h teórica e I. V. calculados los xilemas de diferentes leguminosas.

Tabla 5. Matriz de estructura del ADM realizado con 396 muestras y 11 variables para seis individuos (árboles), dos épocas (secas y lluvias) y dos zonas (albura y duramen). Los valores representan la correlación entre las variables y las funciones discriminantes extraídas. Se muestran con negritas las variables ($r > 0.300$) que más contribuyen a la separación entre los grupos para cada función discriminante.

Tabla 6. Comparación entre la época de secas y lluvias y entre albura y duramen en el densidad relativa y el contenido de humedad. Se presentan los valores promedio (error estándar) de las variables. D.r. = densidad relativa, C. H. Contenido de humedad.

Tabla 7. Índices de correlación de las variables hidráulicas y anatómicas estudiadas que obtuvieron valor para r con $p < 0.05$.

Tabla 8. Valores de (R^2) de las variables hidráulicas y anatómicas estudiadas que obtuvieron valores > 0.1 ($p < 0.01$).

Tabla 9. Porcentajes de pérdida de agua y de vasos con tílides desarrolladas en vasos funcionales por día. T = tratamiento, C=Condición de secado, V = vacío, Cu = cuarto, BA = bajo agua, EM = embolsadas, PA = Pérdida de agua, Ti = tílides.

Tabla 10. Valores de correlación (r) por día, de los vasos que eran funcionales y desarrollaron tílides ($p < 0.01$).

Tabla 11. Índices de correlación (r) entre los vasos que desarrollaron tílides para diferentes tratamientos y condiciones de secado. . R= vasos que eran funcionales, B = vasos que ya tenían tílides, V = vasos que estaban con aire, T =tratamiento, C = condición, D = día, P.H. = pérdida de humedad.

Tabla 12. Valores de R^2 derivados de ANOVA de los vasos que formaron tílides con los tratamientos y condiciones derivados de análisis de regresión. R= vasos que eran funcionales, B = vasos que ya tenían tílides, V = vasos que estaban con aire, T =tratamiento, C = condición, D = día, P.H. = pérdida de humedad.

ECUACIONES

Ecuación 1. Ecuación de Hagen-Poiseuille.

Ecuación 2. Ecuación derivada de Hagen-Poiseuille para la conductividad hidráulica.

Ecuación 3. Ecuación de Darcy.

Ecuación 4. Densidad relativa.

Ecuación 5. Contenido de Humedad.

Ecuación 6. Área efectiva de conducción.

Ecuación 7. Ecuación de Darcy modificada para el área efectiva de conducción.

Ecuación 8. Índice de vulnerabilidad de Carlquist.

Ecuación 9. Índice de colapso de Hacke.

Ecuación 10. Conductividad hidráulica experimental

Ecuación 11. Conductividad específica

Ecuación 12. PLC experimental

Ecuación 13. Ecuación de Pammenter y Vander Willigen para PLC.

RESUMEN. El presente trabajo es el resultado del estudio comprehensivo de la anatomía funcional del xilema secundario de *Gliricidia sepium* enfocado principalmente a: los cambios en los valores de las dimensiones celulares de albura y duramen, el cálculo de los parámetros físicos como: los índices de colapso en fibras y vasos, e hidráulicos, y su relación con un xilema secundario mesomórfico que experimenta el embolismo y la cavitación en vasos muy cercanos al cambium vascular. La respuesta a dicha cavitación temprana resulta en la compartimentación de una región amplia de la albura y duramen con estructuras anatómicas conocidas como tílides.

Esta investigación se realizó con árboles de una selva baja caducifolia ubicada en La Catalana (carretera Cardel-Veracruz). Se extrajeron los troncos principales de árboles maduros para realizar el estudio anatómico, físico e histoquímicos de las células de la madera. Se midió el contenido de humedad, la densidad relativa, el índice de vulnerabilidad (I.V.), y valores hidráulicos teóricos como: la conductividad hidráulica ($K_{h\text{-teórica}}$ de vasos y por área) y los índices de resistencia al colapso ó implosión de fibras y vasos (I. C. _{fibras} e I. C. _{vasos}) en dos épocas del año: sequía y lluvia. Por otro lado mediante diversos experimentos de deshidratación de tallos en laboratorio y en campo en diferentes épocas del año, se obtuvieron parámetros hidráulicos como: flujos (F_i , F_f), conductividades hidráulicas (K_h , K_s), potenciales hídricos (Ψ_p), máximo embolismo (PLC) y embolismo al 50% (PLC₅₀).

Se observó que las tílides llegan a suberizarse hacia el duramen, desarrollan paredes gruesas con gomas o cristales. La variación intra e inter individual de las fibras, los vasos y los radios entre albura y duramen es baja. El contenido de humedad y la densidad relativa cambia entre albura y duramen, pero permanecen constantes durante las diferentes estaciones estudiadas. Los índices de colapso de vasos y fibras y los parámetros hidráulicos obtenidos experimentalmente en *G. sepium* sugieren que el xilema de esta especie es poco resistente a la cavitación y que el desarrollo de tílides puede asistir en la resistencia mecánica.

Medidas llevadas a cabo *In situ* indican que el xilema secundario de *G. sepium* cavita en condiciones de campo por arriba de -2.4 MPa, que es el valor del PLC_{50%} en condiciones experimentales. Bajo estas condiciones se observó que las tílides se desarrollan al cuarto día en un ambiente húmedo. El desarrollo de estas estructuras ocurrió después de la cavitación seguida de embolismo; encontramos que estas se pueden desarrollar gracias a la fase gaseosa que satura las cavidades de los vasos y permite que las células del parénquima permanezcan vivas.

Palabras clave: albura, duramen, tílides, arquitectura hidráulica, *Gliricidia sepium*

ABSTRACT. This work is the result of a comprehensive study of the functional anatomy of the secondary xylem of *Gliricidia sepium*. It focuses on the changes of values of the cell dimensions in sapwood and heartwood; hydraulic indexes, fiber and vessel elements collapse index and the relationship of these physical parameters with a mesomorphic secondary xylem suffering embolism and the cavitation of vessel elements near the vascular cambium. The response to early cavitation results in compartmentalization of a wide section of sapwood and heartwood with tyloses.

Trees used in this work grow in a dry forest from the State of Veracruz in a place known as La Catalana (Cardel-Veracruz highway). Mature trees were used for the anatomical, histochemical and physical studies. We measured the water content, specific gravity, vulnerability index (I.V.) and obtained several hydraulic values: hydraulic conductivity (theoretical K_h of vessel elements and *per area*) and the index of resistance to collapse or implosion (I.C.) in fibers and vessel elements, in rainy and drought seasons. By means of experimental dehydration of stems, controlled growth of stem segments and making direct *In situ* measurements in several seasons, we obtained the following hydraulic parameters: F_i , E_f , K_h , K_s , Ψ_p , maximal embolism (PCL) and PCL_{50} . We observed that tyloses tend to suberize and develop thick walls containing gums and crystals as we move into the heartwood. Fibers, vessel elements and ray stem cells do not differ significantly between sapwood and heartwood in the same individual, although variation between different trees have sometimes been observed. The water content and specific gravity are different in sapwood and heartwood, but remain constant throughout the seasons. The collapse indexes for vessels and fibers and the hydraulic parameters obtained experimentally in the stems of *G. sepium*, suggest that the xylem of this species cannot stand high degree of cavitation and that tyloses can contribute to increase mechanical resistance. Measurements carried out *In situ* indicate that the secondary xylem of *G. sepium* suffers cavitation above to -2.4 Mpa, pressure reached to PLC_{50} under experimental conditions. In this later tyloses develop within four days in ambient humidity. The development of tyloses occurred after cavitation followed by embolism; we found that these structures may develop thanks to the gas phase that saturates the vessel cavity allowing the cells to remain alive.

Key words: sapwood, heartwood, tyloses, hydraulic architecture, *Gliricidia sepium*

EFFECTO DE LA INDUCCIÓN DE TÍLIDES POR CAVITACIÓN EN LA ARQUITECTURA HIDRÁULICA DEL COCUITE, *Gliricidia sepium* (FABACEAE)

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la arquitectura hidráulica en el xilema secundario son importantes para entender las interacciones derivadas del ascenso del agua a través del sistema conductor y su repercusión en el grado de disfunción de vasos conductores. Las deformaciones de las paredes celulares de vasos y fibras derivadas del movimiento del agua en ascenso puede ocasionar fenómenos de colapso, cavitación y embolismo en las cavidades de estas células, lo que paralelamente está asociado al grado de accesibilidad del agua en el suelo y al clima. Ante estos fenómenos, cada especie responde con diversas estrategias mecánicas y anatómicas, como por ejemplo: la variación de la densidad relativa y el contenido de humedad, la variación en la cantidad de metabolitos primarios y secundarios que se depositan y transforman en las cavidades de las células de reserva en la albura y el duramen; la variación en el grado de agregación, diámetro, longitud y grosor de la pared de los capilares conductores de agua y de las células de soporte y la variación en la cantidad y el arreglo del parénquima axial y radial.

En el xilema de especies templadas y tropicales, se ha sostenido que posterior a la pérdida de conductividad hidráulica en los vasos de la albura, pueden depositarse extractivos (gomas, geles, resinas) o desarrollarse estructuras conocidas como tílides, que son intrusiones de las membranas y paredes primarias de células de parénquima hacia el interior de un vaso. En el xilema de muchas especies, los vasos que se cavitan y desarrollan tílides pronto se incorporan a la región del duramen. En el xilema de algunas especies tropicales arbóreas, como el cocuite (*Gliricidia sepium*), estas estructuras aparecen en vasos cavitados próximos al cambium vascular. El estudio de la dinámica de la formación de estas estructuras en la naturaleza puede dar luz sobre su relación con fenómenos de cavitación, con la compartimentación del xilema por envejecimiento o por disfunción de vasos hacia el

duramen con vistas a evitar la propagación de patógenos, o en la albura para asistir en la resistencia a la implosión por cavitación.

El estudio de la composición química de las paredes y contenidos celulares como son los metabolitos primarios y secundarios, y el impacto del desarrollo de las tálides, que pueden estar asociados a los cambios en los parámetros hidráulicos, parecería estar poco relacionado con las propiedades físicas y mecánicas de la madera de especies tropicales, las que se expresan por ejemplo en los índices de densidad relativa y de implosión en vasos y fibras. Actualmente se ha encontrado una fuerte relación de todos estos parámetros con el ascenso del agua y se han explorado las relaciones que tienen la densidad, el contenido de humedad, las propiedades mecánicas (módulos de elasticidad y ruptura) como indicadores de las estrategias de conducción y soporte del xilema, lo que puede dar luz sobre los mecanismos biomecánicos en la evolución de los esporofitos y la conquista del medio terrestre por las plantas.

La información deriva de la histoquímica y de la variación de las dimensiones celulares en albura y duramen de la madera de especies tropicales puede aportar información útil para entender fenómenos de diversa índole como: aspectos del desarrollo, composición química de las paredes y de los contenidos celulares en ambas regiones; sobre la historia del movimiento del agua en un tiempo y espacio determinado, y como ya se mencionó, las relaciones que tienen el sistema mecánico-hidráulico y el arreglo celular que contribuye al conocimiento de la dinámica de la transformación de albura a duramen desde una óptica fina hasta macroscópica. El conjunto de estos fenómenos puede explicar algunas de las estrategias hidráulicas en especies arbóreas tropicales de selvas bajas caducifolias.

Finalmente la posibilidad de construir modelos hidráulicos a través del análisis de la anatomía funcional del xilema secundario puede tener repercusiones importantes para la selección de especies que son capaces de sobrellevar condiciones climáticas adversas en zonas perturbadas o en proceso de perturbación. La selección de especies resistentes a la cavitación, o con características anatómico-hidráulicas que les permite tolerar el estrés hídrico es de importancia en proyectos de restauración ecológica o para la reforestación.

1 GENERALIDADES SOBRE EL COCUITE, *Gliricidia sepium* (JACQ.) STEUD.

1.1 Ubicación taxonómica. *Gliricidia sepium* pertenece a la Familia Fabaceae, y subfamilia Papilionoideae (Polhill, 1994; Schrire *et al.* 2005).

1.2 Nombres comunes: Cacahuananche (Sinaloa, Nayarit, Vertiente del Pacífico), cocuite, cocoíte (Veracruz, Puebla, Vertiente del Golfo de México), madre del cacao (Jalisco, Chiapas), yaité (Chiapas) (Pennington y Sarukhán, 2005).

1.3 Características de la especie.

Gliricidia sepium puede ser un árbol con tallas desde 5 m de altura y 15 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), hasta 20-25 m de altura y diámetros mayores a 40 cm de d.a.p., dependiendo del tipo de vegetación al que pertenece. Forma ramas gruesas ligeramente horizontales, pero las de nuevo crecimiento son verticales (Pennington y Sarukhán, 2005 y observaciones personales). Esta especie está ampliamente distribuida en Mesoamérica y ha sido introducida a África e Indonesia (Elevitch y Francis, 2006). Los árboles de esta especie florece y pierden sus hojas en época de sequía, mientras que en época de lluvia produce abundante follaje. El tronco puede torcerse, pero en general es recto en la mayoría de los individuos y la corteza del tronco principal es ligeramente escamosa, en las ramas jóvenes es verde, lisa, con lenticelas verticales y de forma oval.

1.4. Distribución geográfica.

1.4.1. Distribución original

Es una especie que ha sido cultivada desde tiempos pre-hispánicos, por lo que su distribución original es difícil precisar. Lo que se sabe es que es nativa de México (25° 30' N) y Centroamérica (7° 30' N en Panamá). Se ha especulado que también

sea nativa del norte de Sudamérica en Colombia, Venezuela y las Guayanas (Vázquez Yánez *et al.*, 1999, Pennington y Sarukhán, 2005, Elevitch y Francis, 2006).

1.4.2. Distribución actual.

Está ampliamente distribuída en América tropical , el Caribe, África y Asia. En las islas del Pacífico se encuentra en Samoa americana, las Islas Cook, Estados Federados de Micronesia, Fiji, Polinesia Francesa, Hawaii, Kiribati, Nueva Caledonia, Papua Nueva Guinea, Samoa, Islas Salomón, Tonga y Vanuatu (Vázquez Yánez *et al.*, 1999, Pennington y Sarukhán, 2005, Elevitch y Francis, 2006).

1.5. Hábitat

Su hábitat natural es semihúmedo, pero está ampliamente distribuida en México y Centro América, y dada su facilidad para establecerse y el uso extensivo que se le ha dado, se puede encontrar en dunas costeras, bancos ribereños, planicies inundables, faldas de montañas, barrancos, terrenos abiertos, terrenos inestables y áreas perturbadas (Vázquez Yánez *et al.*, 1999, Elevitch y Francis, 2006).

G. sepium se desarrolla muy bien en climas cálidos, con precipitación media anual moderada ((600-) 900-1500(-3500) mm). La duración de la sequía va de 3-9 meses con un mínimo de precipitación de 40 mm. La temperatura media anual oscila de 20-27° C. La temperatura para el mes más seco oscila de 27-36 ° C. La temperatura máxima tolerada llega a 42° C y la mínima es de 14-23° C. Es notable que puede desarrollarse muy bien en lugares donde llueve todo el año. Se encuentra entre los 0-1200 msnm (Vázquez Yánez *et al.*, 1999, Pennington y Sarukhán, 2005, Elevitch y Francis, 2006).

1.6. Suelos.

Los árboles crecen bien en suelos profundos, de textura media, bien drenados, fértiles con pH casi neutros poco ácidos y medianamente alcalino (pH de 5.0-8.5). No se desarrolla bien en suelos fríos, mojados, compactados, pobremente aireados,

muy ácidos (debajo de pH 4.2) y altamente alcalinos (arriba de pH 9.0). Toleran suelos rocosos, altos en contenido de calcio, que sean ligeros o pesados pero de texturas: arenosos, arenosos-limoso, arcillosos, arcillosos-limosos o arcillosos-arenosos y calcáreos. Puede crecer en la sombra, en suelos ligeramente salinos, ligeramente sódicos, y moderadamente infértiles.

Los árboles toleran poca sombra, las plántulas que son cultivadas en mucha sombra pueden sobrevivir pero no crecerán. Sin embargo cuando se remueve la vegetación de alrededor se desarrollan rápidamente. No toleran el frío.

Los árboles pueden tolerar lapsos breves de inundación, pero no se desarrolla en suelos compactados o propensos a inundaciones. Puede crecer en subsuelos anaeróbicos pero en esas condiciones no sobrevive por mucho tiempo (Vázquez Yánez *et al.*, 1999, Pennington y Sarukhán, 2005, Elevitch y Francis, 2006). Los árboles son moderadamente resistentes a vientos huracanados que puede hacerle perder hojas y ramas pero sobreviven. Aquellos árboles que han sido plantados por estacas son menos resistentes a los huracanes que los que provienen de semillas (Vázquez Yánez *et al.*, 1999, Pennington y Sarukhán, 2005, Elevitch y Francis, 2006).

G. sepium, originaria de América, es una buena fijadora de nitrógeno y tiene buena regeneración después de incendios, los que aparentemente favorecen su establecimiento. Aquellas que han sido introducidas a otros países requieren de inoculación con *Rhizobium*.

1.7. Anatomía de la madera.

De la subfamilia Papilionoideae han estudiado aproximadamente 25 especies en México. Haciendo una exploración general de la anatomía de las especies reportadas para esta subfamilia, se observa que su madera presenta en general, albura y duramen bien diferenciados, con porosidad difusa. Los vasos se encuentran arreglados en varias categorías: solitarios a radiales; tangenciales, agrupados y diagonales (Figura 1). El tamaño de los vasos varía dependiendo del tipo de vegetación del que procedan, pero en general de acuerdo con los datos extraídos de la literatura, se clasifican en moderadamente pequeños, medianos y algunos muy

grandes como es el caso de *Erythrina* (Barajas y León, 1989). La longitud de los vasos va de muy cortos a moderadamente cortos.

Carlquist (1977) estudió el impacto del diámetro, la longitud y la morfología de los elementos de vaso y su relación con algunos factores ecológicos, principalmente la precipitación media anual en diferentes comunidades vegetales. Este autor propuso los índices de vulnerabilidad (I. V.) y de mesomorfía (M) para construir un marco de referencia sobre la resistencia del xilema a la cavitación en especies que crecen en distintos hábitats. El I.V. es el número que resulta de la razón entre el diámetro de vaso y el número de poros presentes en un milímetro cuadrado. Asimismo el producto del índice de vulnerabilidad y la longitud de los vasos es el valor hídrico mesomórfico (M) de respuesta del xilema. De acuerdo con los valores que tomaban el I.V. y M, Carlquist propuso categorías de seguridad hidráulica, es decir, xilemas seguros (resistentes) o vulnerables a la cavitación. Desde esta perspectiva, Carlquist sostuvo que las especies cuyos xilemas presentaran valores de I. V. por arriba de 1 eran vulnerables o poco resistentes a la cavitación, la que ocurriría si había condiciones que generaran eventual estrés hídrico y cuando los valores eran menores a 1, el xilema estaba bajo condiciones de estrés hídrico, es decir, el xilema sería resistente a la cavitación. Cuando el valor de M fuera mayor a 200 el xilema se consideraría mesófito y menor a ca. 75, xerófito. Aunque ambos índices resultan del análisis anatómico y no fisiológico, lo relevante de esta propuesta es que estos índices pueden ayudar a interpretar las dimensiones de las respuestas del xilema con relación a la accesibilidad del agua en el suelo. Por ejemplo el xilema de *G. sepium* se consideraría como mesófito pues de acuerdo con lo que encontraron Rebollar y Quintanar (1998), en individuos de esta especie procedentes de Quintana Roo, tuvieron un I.V. de 46, esto es, es un xilema de pocos vasos*mm⁻² (4*mm⁻²) con un diámetro tangencial mediano (130 [75-232] μm). En contraste el xilema de esta misma especie procedente de una selva seca de Oaxaca revela un I.V. de 12 (datos inéditos, Tabla 4), esto es, un mayor número por poros*mm⁻² (11*mm⁻²) y diámetros de vaso de 90 μm en promedio, lo que es consistente con lo propuesto anteriormente por Carlquist.

En la Figura 2 se representan los valores de I. V. calculados de los datos de la literatura citada en esta sección, para especies de las tres subfamilias estudiadas en México. En dicha figura se observa, usando este criterio, que las tres subfamilias tienen valores por arriba de 1, observándose que la subfamilia Papilionoideae es la que presentan los valores de I.V. más altos, lo que sugiere los xilemas menos resistente a la cavitación con respecto a las otras dos subfamilias.

Con respecto al parénquima axial, la subfamilia muestra una gran diversidad: en bandas confluentes, aliforme, aliforme confluyente, difuso marginal y vasicéntrico.

Los radios son en general homogéneos y la mayoría pueden tener de 2 a 4 series, son extremadamente finos a moderadamente finos, extremadamente bajos y algunos casos bajos y en general numerosos, pueden presentar estratificación.

La mayoría de las fibras son libriformes y se reporta presencia de fibrotraqueidas (Cárdenas 1971; Barajas *et al.* 1979; Barajas 1980; De la Paz Pérez-Olvera *et al.* 1980; De la Paz Pérez-Olvera y Corral 1980; Corral 1985; Rebollar *et al.* 1987; Barajas y León 1989; López y Ortega 1989; Chehaibar y Grether 1990; Ortega *et al.* 1991; Santiago y Ortega 1992; De la Paz Pérez-Olvera 1993; Rebollar *et al.* 1996-1997; Rebollar y Quintanar 1998 y Razo, 2003).

De acuerdo con lo anterior *G. sepium* presenta las características generales de esta subfamilia.

Por otro lado Quintanar *et al.* (1997) describieron que la albura de *G. sepium* presenta tálides de paredes muy delgadas, generalmente haciendo series longitudinales de una a dos series. Hacia la zona de transición, la pared secundaria se engruesa y se observan depósitos de gomas o cristales. Los vasos de la albura no reciente del tronco principal están tapados por estas estructuras y el duramen está sellado con tálides esclerosadas, las que pueden ser de tres tipos: a) presentan capas de paredes formando láminas que ocluyen las cavidades de éstas, b) presentan este tipo de paredes pero la cavidad está tapada por gomas y c) el mismo tipo de paredes pero en las cavidades hay cristales. El duramen es profundamente oscuro, casi negro y presenta gomas en las cavidades de todos los tipos celulares.

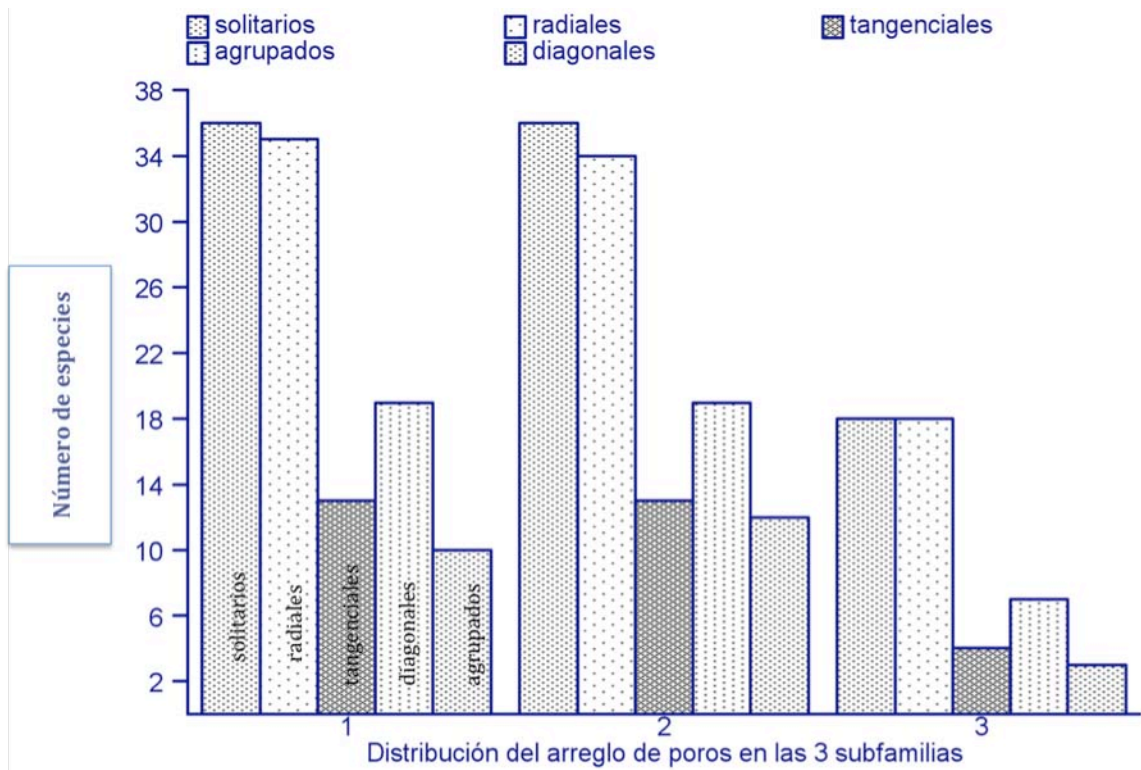


Figura 1. Comparación de los arreglos de los vasos en las tres subfamilias. 1. Mimosoideae, 2. Papilionoideae, 3. Caesalpinoideae (Datos obtenidos de la literatura citada en la sección 1.7).

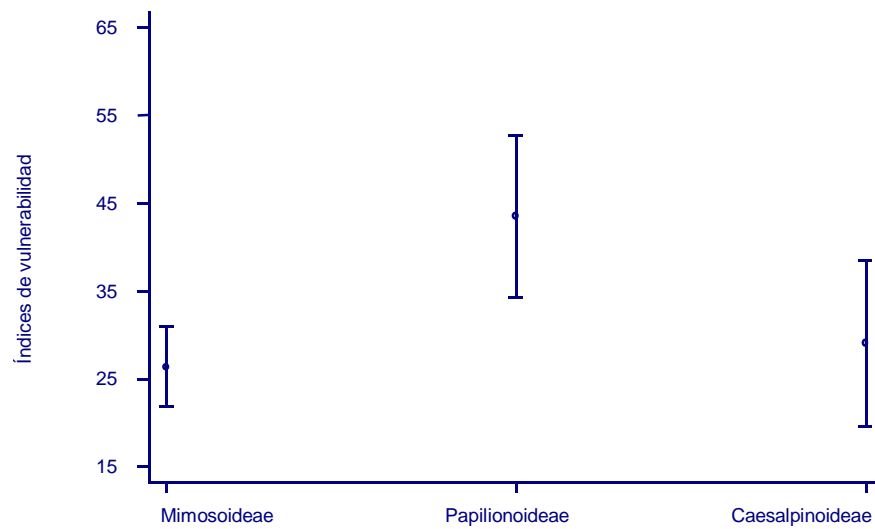


Figura 2. Índices de vulnerabilidad de Carlquist en las especies de las tres subfamilias (Datos inéditos calculados de la literatura citada en la sección 1.7).

1.8. Usos

Gilircidia sepium ha sido una especie muy usada para leña, postería y artesanía y del duramen se obtiene un colorante de color rojizo. Se le ha designado como una especie multipropósito por su empleo en agro cultivos, por ejemplo como tutor en el cultivo de vainilla, como árbol de sombra para el cacao, en barbechos, callejones, cortinas rompevientos, pero sobre todo como cercas y postes vivos por la facilidad con que se regenera a partir de estacas. Se ha usado para durmientes de ferrocarril pues es altamente durable, resistente a termitas y a hongos (Quintanar *et al.*, 1997; Vázquez Yáñez *et al.*, 1999).

En medicina las hojas y la corteza se usan como antihistamínico, antipirético, diurético, en el trabajo de parto; las hojas se usan para tratar la sarna. También son excelente como forraje para ganado (puercos, chivos, vacas y burros) ya que tiene altos rendimientos de biomasa, aunque se ha visto que éstas pueden ser tóxicas o con características alelopáticas (Elevitch y Francis, 2006). En algunos países se prepara una pasta de hojas y corteza para usarla como raticida ó insecticida, y la raíz se usa como insecticida contra los gorgojos del frijol. Es nectarífera. Las flores son comestibles para humanos, después de ser hervidas o fritas. Por estas razones y otras más se considera que es una especies potencialmente restauradora y reforestadora de ambientes perturbados (Vázquez Yáñez *et al.* 1999, Elevitch y Francis, 2006). Es una buena fijadora de nitrógeno y tiene buena regeneración después de incendios, los que aparentemente favorecen su establecimiento.

Recientemente se ha propuesto para sustituir especies comerciales duras que están escaseando en el mercado internacional (Oluwafemi y Adegbenga, 2007).

2 ESTUDIOS SOBRE ALBURA Y DURAMEN

2.1. Conceptos sobre albura y duramen.

Un tallo joven de algunos meses de edad tiene células fisiológicamente activas. Con el tiempo la parte central del tallo pierde actividad conductora y de almacenamiento de metabolitos primarios, entonces se convierte en un “esqueleto” que provee resistencia al árbol. Con la edad del árbol, dos regiones se van distinguiendo: una más clara localizada hacia la periferia, que dependiendo de la especie y la altura del tronco varía en grosor, conocida como albura y una más oscura central, conocida como duramen. En los tallos ocurren cambios bioquímicos y fisiológicos que están asociados a los tipos celulares, su morfología y abundancia.

La albura funciona como un gran órgano de almacenamiento de sustancias muy importantes para el crecimiento de todo el árbol. El crecimiento de nuevos órganos como son las hojas, implica que tanto proteínas como moléculas que son fuente de carbono como lípidos y carbohidratos, sean empleadas lo más rápido posible para evitar ser transformadas a extractivos. Durante esta actividad metabólica se forman radicales libres, muchos de los que son empleados en la síntesis de moléculas como la lignina y extractivos como gomas, geles o resinas. La albura es poco resistente al ataque de patógenos pues tiene un bajo contenido de extractivos como taninos, polifenoles, etc. (Roth, 1966; Panshin y De Zeeuw, 1980; Bamber y Fukazawa, 1985).

El duramen se localiza en la porción central del tallo, generalmente es de color más oscuro que la albura. El contenido de humedad es menor al de la albura y posee una gran cantidad de extractivos, aparentemente carece de actividad metabólica, contribuye al soporte mecánico del árbol y regula el tipo y cantidad de extractivos que se van a sintetizar, lo que definirá la durabilidad natural, la resistencia y la rigidez al tallo (Rudman, 1966, Bamber y Fukazawa, 1985).

2.2. Estudios histoquímicos de albura y duramen.

La mayoría de los estudios de albura a duramen se han enfocado al estudio de los cambios bioquímicos que experimentan los azúcares, lípidos, proteínas y

extractivos en ambas regiones debido a su posible aplicación en la agricultura y la ganadería. El parénquima axial y radial constituye el tipo celular de almacenamiento por excelencia; pueden almacenar sustancias orgánicas, como: carbohidratos no estructurales (glucosa, sacarosa, fructosa y almidón), lípidos y proteínas, y sustancias inorgánicas como sales minerales e iones. Se ha observado que estas células pueden permanecer vivas por varios años hasta que la albura se transforma en duramen (Label *et al.* 2000). Estas células están involucradas en las rutas de traslocación y distribución simplástica y/o apoplástica de los productos de la fotosíntesis (Sauter y Kloth, 1986; Hansen y Beck, 1990) y también se especializan en la eliminación de sustancias que no intervienen en los procesos metabólicos de las plantas, pero que participan en la defensa, la respiración y en los mecanismos de cierre de estomas (Fahn, 1990). El transporte apoplástico permite que materiales de reserva como el almidón, los lípidos y las proteínas que se encuentran en la albura, sean transportados a través de las células del parénquima radial hacia el duramen (Salisbury y Ross 1999; van Bel y Ehlers, 2000). El movimiento de estos materiales de reserva está relacionado con la demanda del crecimiento de hojas, tallos y raíces (Hansen y Beck, 1994).

Los factores asociados a la cantidad de albura que puede producir un árbol pueden ser entre algunos: la disponibilidad de agua en el subsuelo, el contenido de humedad del xilema, la masa foliar, la variación climática, el tratamiento silvícola, la edad, la pendiente y el tipo de suelo; de la tasa de crecimiento (diámetro) (Craib, 1923; Kort, 1993; Hazenberg & Yang, 1991; Wilkes, 1991; Wilkins, 1991; Yang *et al.* 1994).

En la albura ocurren fenómenos de almacenamiento de materiales de reserva controlados por diversos factores como el fotoperiodo, los niveles de compuestos nitrogenados, el número de anillos, la estacionalidad y la temperatura. Sobre este tema resalta los estudios sobre azúcares y proteínas (Fischer y Höll 1991, 1992; Sauter y van Cleve 1990, 1992; Harms y Sauter 1992, Kang y Titus 1980a, 1980b; Canut *et al.* 1985; Wu y Hao 1991; Hao y Wu 1993, Sauter y van Cleve 1994).

Las proteínas están asociadas al crecimiento de órganos, como fuente de Nitrógeno para construir por ejemplo: sistema de endomembranas, o citoesqueleto,

entre otros y su uso y almacenamiento depende de muchos factores, principalmente la estacionalidad. Al respecto destacan múltiples trabajos que se han realizado para comprender el papel del almacenamiento, degradación y re-uso de estas moléculas en la albura y su destino en el duramen (Greenwood, 1986; Salisbury y Ross, 1999; Van Bel y Ehlers, 2000; Wetzel *et al.* 1989; Harris y Chrispeels, 1975; Canut *et al.* 1985; Kang y Titus, 1980a, 1980b, 1980c; Viestra, 1993; Cleve van y Apel, 1993; Sauter y Wellenkamp, 1988; Sauter *et al.* 1988; Sauter y van Cleve, 1989; Cleve van y Apel, 1993; Langheinrich y Tischner, 1991; Sauter, 2000 y Ziegler, 1968).

Con respecto a azúcares como sacarosa, almidón y carbohidratos estructurales, se considera que son los más importantes pues se usan para sintetizar moléculas asociadas al metabolismo de lípidos, flavonoides y estilbenos que favorecen la transformación de albura a duramen (Wardrop y Cronshaw, 1962; Nair y Shah, 1983; Nair *et al.*, 1983; Higuchi, 1997; Magel *et al.* 1991, 1994). También se ha asociado la abundancia de estos compuestos para explicar la relación volumétrica que existe entre la albura y el duramen, así como con la relación entre la senescencia y la formación de extractivos en el duramen (Jermyn e Isherwood, 1956; Siegel y Siegel, 1957; Goodman y Siegel, 1959; Thornber y Northcote, 1961a, 1961b; Kumar y Singh, 1976; Bauch 1980; Panshin y De Zeeuw 1980; Datta y Kumar 1987; Saranpää y Höll, 1989; Fischer y Höll 1991, 1992; Sauter y van Cleve, 1994; Hillinger *et al.* 1996a, 1996b; Fukuda 1996, 1997; Pennell y Lamb 1997; Quintanar *et al.*, 1997; Label *et al.*, 2000; Magel *et al.* 1994, 2000; Schultz y Nicholas, 2000; Piispanen y Saranpää, 2001).

En cuanto a los lípidos, se han realizado estudios sobre las rutas metabólicas para definir qué enzimas son las responsables de la degradación y conversión hacia metabolitos secundarios que tienen un papel preponderante como sustancias antimicrobianas (Baqui *et al.*, 1979; Saranpää y Nyberg, 1987a, 1987b; Saranpää y Piispanen, 1994; Hillinger *et al.*, 1996a, 1996b; Higuchi, 1997).

2.3. Presencia de tálides en albura y duramen.

Las plantas con crecimiento en grosor son sistemas que han desarrollado estrategias de protección contra el deterioro producido por factores físicos y

biológicos externos como insectos, mamíferos usadores de corteza, fuego o el daño mecánico producido por el hombre, entre otros, y por tanto el inminente ataque de microorganismos. Cualquier tipo de agente deteriorante debe combatirse de manera física o química para aislar al sistema y que no logre abatirlo.

Durante años se ha manejado la idea de que las plantas compartimentan el daño, para aislar y evitar que las regiones dañadas se usen como probables entradas de patógenos a su interior. Así mismo, estos mecanismos se han asociado a la forma de crecimiento del sistema conductor, esto es, floema-xilema secundarios y los de protección (peridermis) que pueden aislar a los patógenos. Aunque este orden compartimentante de defensa se ha cuestionado recientemente (Sun *et al.*, 2008), es claro que existen mecanismos bioquímicos y anatómicos para sellar las regiones en peligro (Sun *et al.*, 2007). En los vasos conductores del xilema secundario de especies que habitan diferentes climas, puede ocurrir el bloqueo de sus cavidades con aire, entonces en ese espacio interior pueden desarrollarse estructuras conocidas como tílides ó bien llenarse de gomas o geles, como recientemente se les ha llamado.

Las tílides son intrusiones de las paredes de parénquima axial o radial hacia el interior de un vaso adyacente. Estas estructuras comienzan a desarrollarse cuando la membrana de una célula de parénquima se hincha y atraviesa la punteadura de un vaso. Esta membrana va creciendo hacia el interior del vaso hasta formar una estructura cilíndrica u oval que llega a obstruir completamente el vaso. La membrana pronto forma pared celular primaria y en algunos casos secundaria. Puede ocurrir que los núcleos de las células de parénquima migren hacia la tílida lo que permite la formación de más células en el interior del vaso y asegurar un bloqueo más eficiente. Las tílides entonces son estructuras que al bloquear los conductos por los que circulaba el agua, impiden la diseminación de microorganismos patógenos.

De acuerdo con Kollman y Côté (1968), las tílides son comunes en el duramen de muchas angiospermas o en los vasos de madera temprana y tardía de aquellas plantas que crecen en zonas templadas como es el caso del género *Quercus*. En general se acepta que la formación de estas estructuras en plantas con crecimiento

secundario está relacionado con la transformación de albura a duramen, región en la que los vasos ya no son conductores (Korán y Côté, 1965, Carlquist, 2001).

Las tílides fueron descubiertas y descritas por primera vez por la baronesa vienesa, Hermine Reichenbach, a la que hace referencia Zimmermann (1979). Ella estudió el xilema secundario de un número importante de especies de clima templado, en donde descubre la formación de estas estructuras hacia el interior de los vasos. Observa que el desarrollo de tílides comienza en octubre y termina en diciembre, esto es, cuando los vasos han dejado de conducir y ha terminado la época de lluvia. Así mismo señala que no hay duda que es el parénquima axial y radial el responsable de su desarrollo. También describe que las tílides almacenan granos de almidón y su cantidad es similar a la del parénquima adyacente. Las tílides se desarrollan a partir del parénquima cuya pared es muy delgada y muy poco lignificada. Observa que cuando las tílides ya no pueden expandirse más, sus paredes se comienzan engrosar. También observa que estas estructuras se desarrollan en vasos donde no aparecen engrosamientos anulares o helicoidales. Los descubrimientos de Hermine Reichenbach han tenido una influencia muy importante sobre este tópico por muchos años.

2.4. Desarrollo de tílides en respuesta a daños biológicos o mecánicos.

La albura y el duramen presentan mecanismos de defensa asociados a la transformación de metabolitos primarios a secundarios (producción de gomas o geles -extractivos-), engrosamiento de paredes celulares, y formación de tílides. Desde 1984 Shigo *et al.* (1984) propusieron un modelo conocido como CODIT (Compartmentalization of decay in trees), que usaron para explicar los mecanismos de defensa contra patógenos. Este modelo contemplaba la existencia de barreras físicas y biológicas de defensa relacionadas con la disposición radial, tangencial y axial de los tejidos secundarios y aspectos bioquímicos de la síntesis de resinas, gomas y látex que debían entrar en acción al existir un daño, fuese del origen que fuese (externo= biológico o físico). Este modelo consideraba que las fibras funcionaban como barreras verticales debido al engrosamiento de sus paredes longitudinales hacia el duramen, y por otro lado una mayor actividad del cambium

vascular para garantizar la producción de células de parénquima con contenidos de polifenoles que sellaran las áreas afectadas después del daño, evitando el movimiento transversal y longitudinal de patógenos. Asimismo los vasos ocluidos por tílides, gomas o resinas también funcionaban como se ha descrito.

Este modelo fue usado para explicar la rápida compartimentación en especies de interés comercial como *Ulmus pumila* (Dúchense 1988). Se observó que los vasos del xilema secundario en esta especie desarrollaban tílides, geles y gomas asegurando que con esto se evitaría la enfermedad denominada DED, causada por el hongo *Ophiostoma ulmi*, que provoca enanismo, debilitamiento y caída de las hoja. Sin embargo, en presencia de una cepa de *O. ulmi* muy agresiva, la formación de tílides no se logró correlacionar con la resistencia a la DED, lo que sugería que las tílides se forman sólo como un mecanismo menor de la resistencia a la DED.

Esta situación llevó a estudiar la composición de la pared celular de las tílides que se formaban durante la enfermedad DED en *Ulmus americana* (Dúchense 1988). Este autor observó que la pared primaria de estas estructuras presentó contenidos de celulosa y una pequeña cantidad de pectinas, lo que sugería una buena flexibilidad de esta pared para facilitar la expansión de las tílides. Este autor describió el mecanismo previo a la formación de tílides y gomas como sigue: primero se secreta una capa de pectinas que protegerá a la nueva tílida; enseguida las microfibrillas de la pared primaria se expanden hacia la cavidad del elemento de vaso. La capa de pectinas se orillan hacia zonas en las que no puede acomodarse completamente la pared primaria de las tílides, tales como: cámaras de punteaduras areoladas o semi-areoladas o en espacios vacíos dejados entre las paredes de los vasos y las tílides, las vecindades de los bordes de las placas de perforación y las áreas de los vasos donde los ángulos curvados de las paredes secundarias son muy agudos. En lugares donde las paredes primarias de las tílides tienen contacto muy cercano con las paredes de los vasos del xilema, la capa de pectina es muy delgada y difícilmente visible. Las pectinas promueven la cohesión de las paredes de las tílides a otras estructuras, por lo que los vasos quedan completamente bloqueados. Por último, después de la maduración de las tílides, aumenta la esterificación de la pared primaria, lo que puede involucrar mayor resistencia al

ataque de las pectinasas fúngicas producidas por *O. ulmi*. Al final ocurre la deposición de suberina y compuestos fenólicos en la pared secundaria, logrando aislar a los vasos. Recientemente Sun *et al.* (2008) sugieren que este modelo compartimentante es cuestionable, sin embargo ellos señalan que los geles de composición péctica aparecen en momentos previos a la formación de las tílides en *Vitis vinifera*, aunque aseguran que estos geles tienen una función de recarga de agua de los vasos embolizados. Aunque esta posición es una sugerencia, la compartimentación es una respuesta a la consecuente infección por patógenos (Clérivet, *et al.* 2000).

Bell, en Bamber y Fukazawa (1985), señaló que las tílides impiden la dispersión de conidios (de hongos), y estimulan la acumulación de fitoalexinas y extractivos (taninos) que de otra manera pueden diluirse por el torrente de transpiración, sugiriendo que su formación responde a daños mecánicos e infecciones.

Weiner y Liese (1995) estudiaron la respuesta al daño mecánico de la palma *Roystonea regia* pues su tallo se mancha en la época de la cosecha. A los tallos se le hicieron heridas desde la base hasta los 9 m de altura y observaron la aparición de sustancias fenólicas, mucilaginosas y tílides. En la base se acumularon muchas sustancias mucilaginosas, pocas tílides y pocos compuestos fenólicos; hacia la parte superior hubo mayor cantidad de compuestos fenólicos y tílides. De acuerdo con los autores estas respuestas son similares a las dicotiledóneas de crecimiento secundario cuando sufren heridas; las tílides se desarrollaron en los vasos de metaxilema y traqueidas de protoxilema con acumulación de compuestos fenólicos y mucílagos.

Babos (1993), estudió la relación de la formación de tílides y el estado de salud de *Quercus petraea* en Hungría. Observó que la altura de los árboles de encinos que forman mayor cantidad de tílides, se ven afectadas. El ataque por hongos favorece el incremento de tílides. Este autor observó que en la madera infectada hay más tílides conforme aumenta la longitud de los vasos y la edad de la planta. En árboles sanos se distinguió menor porcentaje de estas estructuras, y en árboles infectados estas estructuras aumentan hacia la copa, y con la edad los anillos se van tapando. Así mismo, el número de vasos tapados en la madera temprana de los árboles

infectados aumentó en comparación con los sanos; hacia la copa es mayor la diferencia, lo que limita la capacidad de ascenso del agua y lleva al decremento del diámetro y la altura de los árboles y a un decaimiento en la salud de los mismos.

Aleemullah y Walsh (1996) explican que cuando la papaya (*Carica papaya*) presenta el ataque por un microorganismo, sufre problemas fisiológicos que conducen a la pérdida de conductividad y, posteriormente, al desarrollo de tílides. Consecuentemente la presencia de tílides en el xilema del tejido afectado por la enfermedad “*dieback*”, que mata las células del cambium, disminuye la conductividad hidráulica del tallo, entonces las hojas comienzan a marchitarse pues hay un decremento en la conductividad hidráulica del tallo.

Calvin (1997) estudió la formación de tílides en el tallo del muérdago *Phoradendron*. Estos muérdagos forman haustorios y un sistema endofítico para el parásito. La penetración se vuelve cada vez más profunda cada año, por lo que el área vascularizada del parásito se va incrementando. En la región de la interfase hospedero-parásito los vasos van adyacentes y comparten perforaciones comunes, y ambos desarrollan tílides. Este autor propone que el parénquima del hospedero es el responsable de la formación de las tílides en los vasos del parásito. Describe que casi todas las tílides del hospedero se encuentran en los vasos de madera temprana junto a vasos del parásito, los que también presentaron tílides. El autor resaltó que hay una fuerte relación entre vasos de diámetros grandes y presencia de tílides y vasos angostos y presencia de gomas y que la misma relación se presenta con la apertura de las punteaduras. A este respecto, Bonsen y Kucera (1990) propusieron valores de diámetro de los vasos y de apertura de punteaduras adecuados (83 μm y 6 μm , respectivamente) para que se propicie la formación de tílides. A pesar de que los vasos de *Phoradendron* están dentro de estos valores y presenta tílides, Calvin resalta que éstas las ha formado el parénquima del hospedero, puesto que los núcleos de las células de transferencia del parásito son muy grandes para atravesar la punteaduras. Calvin (1977), también encontró que los haustorios del parásito presentan bajos potenciales hídricos, por tanto alta transpiración, entonces la hipótesis es que el tejido del parásito se une a los vasos del hospedero, formados en sequía, para impedir el embolismo del hospedero. Calvin concluye que en una

asociación parasítica, las tílides tienen orígenes y funciones que varían y son parte integral del tejido parásito/hospedero en las asociaciones de las angiospermas parásitas.

Kaus *et al.* (1996), describen el problema de la pudrición de árboles de *Quercus robur* L. por ataque de diversos hongos. En estos árboles se observó que las tílides aumentaban tanto en madera temprana como en tardía cuando hay un alto grado de daño y el duramen está sellado con tílides. Se observó que los vasos de los dos anillos más jóvenes estaban bloqueados por tílides y éstas se incrementa desde la base del tallo hacia la base de la copa, así como el manchado. Al incrementarse el daño aparecían más hifas en la albura y el contenido de almidón decrecían hacia el duramen. Los árboles sanos presentaron pocas tílides, y los vasos de los últimos 5 o 6 años no desarrollaron tílides. En árboles sanos se observaron pocas hifas en la albura, y ninguna en el duramen. Los autores proponen que la oclusión de los vasos ocurre como reacción al daño provocado por el aumento de hifas, ya que éstas disuelven la pared de las punteaduras, penetrando el lumen y acumulándose hasta ocluir los vasos, lo que ocasiona que el tallo deposite suberina y se manche. Por otro lado se observó que la formación de tílides aumentó con la altura del árbol, lo que ocasionó un disturbio en la capacidad de transferencia del agua, interrumpiendo el flujo de agua y aislando las partes altas del árbol, para bloquear las entradas del patógeno desde la copa. Los vasos de los árboles dañados fueron colonizados por hifas, algunas veces de manera tan extensa, que la transferencia de agua fue dramáticamente dañada, incrementando el estrés hídrico, que ocasionó un disturbio en el estatus del agua en el árbol y por tanto el decaimiento del árbol

2.5. Mecanismo de defensa contra patógenos

Se ha sostenido que la formación de tílides es parte del proceso de envejecimiento del xilema secundario o duraminización. Raven *et al.* (1999) señalan que cuando el xilema envejece, gradualmente se vuelve no-funcional en la conducción y el almacenaje, se pierden sustancias de reserva y se depositan aceites, gomas, resinas y taninos que van formando el duramen. Esto significa que

la planta remueve metabolitos, que pueden ser tóxicos para las células vivas, a regiones de crecimiento secundario.

La aparición de tílides en el duramen se asocia frecuentemente a la pérdida de la función conductora y se considera en general como un mecanismo de defensa contra patógenos para inhibir la dispersión de estos a través del xilema, por lo que su presencia sugiere que este es un mecanismo de 'duraminización' inducido.

Bamber y Fukazawa (1985) señalan que cuando las tílides se encuentran asociadas a la formación del duramen, no se presentan en la albura. Esto es, las especies que presentan tílides en la parte más externa de la albura pueden no haberlas producido en años anteriores, por lo que no necesariamente las tienen en el duramen o no están asociadas a él. Aunque a estas especies les nombran precoces, pueden estar asociadas a heridas y a la presencia de patógenos como *Ceratocystis ulmi* en *Ulmus americana*, como se mencionó anteriormente.

Ishida *et al.* (1976) examinan el desarrollo estacional en la zona externa de la albura de *Robinia pseudoacacia* y establecen que las tílides se forman a partir del último anillo (agosto) de la madera temprana y su crecimiento es interrumpido durante la hibernación y durante la siguiente estación de crecimiento. Sin embargo, para la misma especie, Fujita *et al.* (1978), reportan que las tílides, formadas por el parénquima axial crecen en septiembre y alcanzan su madurez en el último anillo (diciembre). Estos resultados son importantes porque enfatizan que la formación de duramen y de tílides ocurre como respuesta a los cambios metabólicos normales, debido al crecimiento estacional y por tanto pueden cambiar de acuerdo con las condiciones climáticas.

Ziegler (1968) sostiene que la albura tiene dos regiones: la conductora y la de reserva. La conductora la reconoce como una zona de transición hacia el duramen, y señala que las tílides se forman de manera independiente de la formación del duramen. Esto último es interesante, pues existen especies, como *G. sepium*, que forman tílides en vasos de albura cercanos al cambium vascular, esto es, en vasos aparentemente funcionales y hacia el duramen las paredes de las tílides experimentan esterificación –proceso en el que se unen el grupo carboxilo de ácidos grasos con grupos hidróxilo de algún polímero aromático que va conformando la

suberina (Gandini *et al*, 2006)-, y la lignificación –proceso de polimerización de monolignoles (Held, 2005)-. En esta especie las tílides del duramen son de tipo esclerosadas y aparecen en su lumen cristales y gomas (Quintanar *et al.*, 1997, 2003, 2009). En estos trabajos se observó que las punteaduras vaso-parénquima en la albura son mayores a 10 μm , y los diámetros de vaso mayores a 80 μm , lo que sugiere que los vasos tienen un gran potencial para formar tílides.

Chattaway (1949) demostró que las tílides son susceptibles de formarse cuando existen punteaduras mayores a las 10 μm . Presumiblemente cuando la apertura de las punteaduras es menor, sus membranas de las punteaduras son más resistentes a la presión de crecimiento de la célula del parénquima adyacente, entonces los vasos se tapan con polifenoles o materiales gómicos. Este autor sugiere dos mecanismos para la formación de tílides: que las membrana de las punteaduras se rompa por el crecimiento de la tílida y entonces la capa protectora prolifera al interior del vaso, y la otra es que esa membrana va creciendo debido a la síntesis de pared depositada por vesículas en el citoplasma del parénquima, lo cual se ha observado en *Populus* sp. (Mía, 1973). Chattaway (1949) consideraba que la pared de las tílides era químicamente similar a la de las paredes de las células de xilema secundario, pues ésta comprendía una lámina media y dos láminas de paredes secundarias, por lo que planteó que las microfibrillas estaban arregladas azarosamente, de forma distinta a la de las células promotoras. En este sentido Meyer y Côté (1968) aseguran que el desarrollo de las paredes de las tílides conllevan la ruptura de la membrana de las punteaduras pues la presión de turgor de la célula formadora de parénquima rompe los enlaces entre las microfibrillas, lo que permite el desarrollo de la capa protectora hacia la cavidad del vaso, la que eventualmente experimenta lignificación.

Fujita *et al.* (1975), incubaron cubos de *Quercus serrata* durante el invierno. Observaron el desarrollo de las tílides cada seis horas, encontrando que el parénquima radial introducía pequeñas yemas en las primeras 24 horas. Señalan que la tiliificación puede estar regulada por la vacuolación. Los autores reconocen dos tipos de células asociadas a la formación de tílides: las de contacto y las de no contacto; durante estas 24 horas las primeras incrementan y transforman el aparato

de Golgi y el retículo endoplásmico para desarrollar membranas. Las células de no contacto pierden sus granos de almidón, los que pueden ser usados para las formación de paredes y el metabolismo de las tílides recientemente formadas.

En *Quercus rubra*, se ha visto que la actividad cambial en la primavera está involucrada en el desarrollo de tílides en las primeras seis horas. Esta actividad se incrementa en el verano y entonces estas estructuras aparecen durante las primeras 2.5 horas. Cuando el cambium vascular está menos activo (durante el invierno), las tílides tardan en aparecer hasta un mes y medio, lo que tiene un significado funcional muy importante para tallos de especies de clima frío, muy seco o extremo (Murmanis, 1975).

Shibata *et al.* (1978, 1980, 1981 y 1982) investigaron la estructura y el desarrollo de las tílides en *Quercus serrata* y *Castanea crenata* cuando ocurrían traumas, mostrando que éstas presentan todas las fases del desarrollo de una tílida normal: alargamiento, engrosamiento y lignificación.

El alargamiento de las paredes de las tílides ocurre igual que el de la capa protectora de la célula del parénquima que la origina, y sus microfibrillas son pocas, pero arregladas azarosamente. Durante el engrosamiento de las paredes de las tílides las microfibrillas se orientan para formar paredes multilaminadas con estructuras similares a punteaduras. Asimismo, se observó que la lignificación de las paredes fue similar a la que ocurre en las traqueidas normales. Tanto el engrosamiento y la lignificación de las paredes celulares del binomio "tílida-célula de parénquima" se dio simultáneamente. Estos autores sugieren que las tílides formadas en la albura se originan por daño o se por una inducción por incubación en el interior de la albura.

Foster (1964) encontró en tílides maduras que las paredes consisten de dos capas: una capa más externa que se muestra amorfa y una lámina interna multilaminada, en las que se alternan microfibrillas en las láminas adyacentes. Esto se observó en las tílides esclerosadas de *E. miniata* en las que la lámina multilaminada contribuyó al engrosamiento de la pared. La estructura de la lámina interna no fue tan similar a la de la pared secundaria de la célula de parénquima de donde proviene, y más bien semeja a las de algunas algas verdes como *Valonia*.

Foster (1964) observó que las paredes de las tílides son continuas, no como las primarias o secundarias de las células madre, sino con una capa distinta, que se encuentra por dentro de la pared secundaria de la célula de radio. Pareciera que la pared de las tílides se origina de la base de la membrana de las punteaduras; Sin embargo, concluye que la pared de las tílides se origina de la síntesis de microfibrillas que realiza la célula madre y que podría encontrarse esta última en el proceso de lignificación, por lo que la síntesis de pared de la tílides es una reversión hacia un mecanismo de síntesis de pared primaria, ya que el arreglo tan suelto de las microfibrillas semeja al presentando por algunas algas verdes, siguiendo inmediatamente la plasmólisis de la célula.

Ranjani y Krishnamurthy (1988), realizaron un estudio sobre las tílides de *Cassia fistula* y observan, durante la transformación de albura a duramen, tres tipos de vasos: sin depósitos, con gomas y con tílides. Los dos últimos tipos de vasos se presentaban en el duramen. Resalta que en algunas partes de los vasos había tílides y en otra parte del vaso, gomas (depósitos fenólicos). Resalta esta especie, pues es de las pocas que presentan tílides en la subfamilia Caesalpinoideae y que los radios son los asociados a su desarrollo.

La presencia de tílides esclerosadas es extremadamente rara y se pueden encontrar en: *Mangifera altísima*, algunas especies de encinos, *Sabinea florida* (Metcalf y Chalk, 1950; Sano & Fukazawa, 1991), *Chrysophyllum africanum* (Record, 1939) y *G. sepium* (Quintanar *et al.*, 1997).

Calvin (1997) ha observado que los elementos traqueales del xilema primario pueden presentar tílides sin presentar punteaduras. Observa que se pueden describir características generales de las tílides como: cantidad, agrupamiento, grosor de la pared (delgadas o gruesas), con o sin punteaduras, con o sin almidón, cristales, gomas u otro producto del almacenamiento. Con base en esto observó que las tílides de las Juglandaceas son generalmente de paredes delgadas, y su presencia puede ser variable en familias como: Viscaceae, Oleaceae y Santalaceae. Señala que son escasas en las Loranthaceae. Sugiere que la presencia de tílides en estas familias está relacionado con el diámetro de los vasos, que van desde las 25 hasta 100 μm .

Carlquist (1988) y Saitoh *et al.* (1993), sostienen que la presencia de tílides está relacionada con el tamaño de las punteaduras de vaso-radio y vaso-parénquima. En grupos que son muy primitivos existe mayor posibilidad de encontrar estos contenidos; sin embargo, en grupos más actuales su presencia es menos frecuente. Saitoh *et al.* (1993), hacen un análisis muy interesante sobre la presencia de tílides y gomas en especies japonesas. Plantean algunas características de las células responsables de su formación, la correlación de vasos con el tamaño de las punteaduras del parénquima y la formación de tílides, la diferencia entre la morfología de las tílides en el duramen entre especies, y su ubicación en el xilema partiendo de la corteza. Muestran que que las tílides se presentan predominantemente en vasos más largos y las gomas en vasos más cortos. Estas se desarrollan en vasos de madera temprana y en los de madera tardía aparecen tiempo después. Los autores observaron que *Salix sachalinensis* y *Juglans ailanthifolia* forman fácilmente tílides a la mitad de la albura y señalan que existe un par de punteaduras entre las tílides y las células formadoras que pueden ser células procumbentes, cuadradas o verticales de radios heterogéneos u homogéneos, así como de parénquima axial, por lo que suponen que no existe una diferencia funcional. Al hacer la correlación entre el diámetro mínimo y máximo de la apertura de la puntuación, encontraron que existe un tamaño crítico mínimo ($> 3 \mu\text{m}$) de apertura de punteadura entre el vaso y la célula de parénquima, por arriba del cual se forman tílides, y otro tamaño crítico máximo debajo del cual se desarrollan gomas. Al respecto, Chattaway (1949) consideró que el valor crítico para la aparición de tílides debía ser de $10 \mu\text{m}$.

Bonsen y Kucera (1990) propusieron por arriba de $3 \mu\text{m}$ para las tílides y menor a $3 \mu\text{m}$ para las gomas. Estos mismos autores proponen una clasificación para la descripción de las tílides, que está relacionada con el bloqueo de los vasos de manera longitudinal:

1. Empaquetadas aglomeradamente, tapando la cavidad de los vasos por completo.
2. Empaquetadas aglomeradamente, ocluyendo los vasos pero en intervalos longitudinales irregulares.

3. Formando una fila uniseriada, tapando los vasos por completo en sentido longitudinal.
4. Formando una fila uniseriada tapando a intervalos irregulares los vasos en sentido longitudinal.
5. Tíldes colapsadas que no ocluyen los vasos.

Encontraron que las especies con porosidad difusa presentan los tipos de tíldes 3 y 4. Las especies con porosidades circulares presentan los tipos 1 y 3 en vasos de madera temprana, pero en la madera tardía son los tipos 3 y 4 los que se asocian con el diámetro de los vasos.

También encontraron que existe una relación entre el tipo de tílide y el tipo celular de parénquima; que el parénquima de contacto (parénquima paratraqueal) se encuentra en casi todos los tipos de tíldes y que el tipo apotraqueal difuso lo relacionan con las tíldes de tipo 4.

Zürcher *et al.* (1985) en Ranjani y Krishnamurthy (1988) establecen que durante la formación del duramen los vasos con punteaduras menores a 8 μm generalmente se llenan de exudados de naturaleza química variable, provenientes de las células adyacentes, mientras que los vasos con punteaduras de diámetro mayor a 8 μm se llenan de tíldes. Sugieren que el que se presenten los dos tipos de oclusiones no está relacionado con la apertura de las punteaduras. También señalan que los radios son las células involucradas. Propusieron las siguientes categorías de tíldes:

1. De paredes delgadas sin contenidos
2. De paredes delgadas con cristales romboidales de oxalato de calcio y/o depósitos fenólicos.
3. De paredes esclerosadas con o sin lúmen y a veces con cristales.

2.6. Formación de tíldes por cavitación.

La Baronesa Reichenbach (Zimmermann, 1979), hizo observaciones importantes sobre las posibles causas para el desarrollo de tíldes. Ella señaló que estas estructuras se formaban en vasos que ya no eran conductores, es decir, reconoció que incrementaban en la época de sequía. Estos datos fueron recogidos por Klein (1923) para establecer que el parénquima debía permanecer vivo para poder

desarrollarse hacia el interior del vaso, planteamiento que lo llevó a desarrollar los experimentos de inducción de tílides por cavitación. Él sostuvo que el desarrollo de tílides estaba relacionado con el cambio de la fase líquida a la gaseosa dentro de los vasos y se enfocó a demostrarlo. Este autor trató de mostrar el efecto del O₂ y del CO₂ en la formación de las tílides en tallos de varias especies europeas de clima templado. Observó que ningún daño mecánico, ni la introducción de gases a los vasos en concentraciones más altas a las que existen dentro del tallo, causaban la formación de estas estructuras. Él estableció que el contenido de vapor de agua dentro del vaso cavitado ayudó a mantener vivas las células del parénquima. Este planteamiento lo llevó a sostener que cuando se desarrollan estas estructuras ha ocurrido un cambio a fase gaseosa.

Por otro lado la formación de estas estructuras se ha atribuido a cambios en el potencial hídrico en los vasos. Se ha propuesto que cuando el valor de la presión de turgencia dentro de una célula de parénquima se hace mayor al potencial de presión de un elemento de vaso adyacente, ya sea por aire (embolias), bloqueo o heridas a los elementos de vaso, la presión más baja en el elemento de vaso inicia la distensión, hacia el interior del vaso (Desch, 1981). En este mismo tenor Kozlowski y Pallardy (1997) también proponen que las tílides se forman cuando la presión de turgor que genera el citosol de la célula del parénquima, induce a su membrana a atravesar las punteaduras hacia el lumen del vaso adyacente. Este fenómeno puede obedecer a un mecanismo en el que participan enzimas que degradan la membrana de la pared primaria de las punteaduras (Desch, 1981; Leitch y Savidge, 1995; Leitch *et al.* 1999).

Cochard & Tyree (1990) estudiaron la formación de tílides en ramas de varias edades en *Quercus rubra* y *Quercus alba*, encontrando que los vasos de un año anterior estaban completamente bloqueados, pero el 85% de sus vasos formados recientemente estaban abiertos. Así mismo encontraron que los vasos bloqueados por aire, desarrollaron eventualmente tílides. Esto puede ser una indicación de que la cavitación ocurre primero y después se desarrollan estas estructuras. Al respecto Fujita *et al.* (1975) reportaron que las tílides formadas en *Quercus serrata* se desarrollaron en cuestión de horas en la madera temprana. Mencionan además que

este fenómeno puede estar relacionado con el diámetro de vaso, el contenido de humedad del xilema y la especie.

Indira (1978) estudió la resistencia a la salinidad mediante diferentes tratamientos en cultivos de cassava (*Manihot* spp), de la que se extrae la tapioca. Se observó que los vasos de las raíces de plantas sometida a salinidad, desarrollaron tílides, mientras que las del control no las formaron. Sostiene que la salinidad hace que la planta desorganice el parénquima cortical y desarrolle tílides.

Schmitt & Liese (1994) indujeron tílides a través de daño mecánico en la madera temprana de *Robinia pseudoacacia*. Las tílides se formaron en los primeros días en vasos del último año, cerca al área afectada. Veinte días después las tílides ocupaban mayor área de xilema. Observaron que la mayoría de los vasos cercanos al área dañada estaban ocluidos con tílides. La proliferación de las tílides en una vasta área del tallo puede deberse a la existencia de una fase gaseosa que mantiene vivas las células del parénquima, aunque en sus resultados no queda claro si ha ocurrido la cavitación con antelación.

Canny (1997) examinó la presencia de tílides en el metaxilema de vasos en peciolo y hojas en el girasol proponiendo, como lo hiciera Klein (1923), que los vasos afectados primero fueron bloqueados por aire, manteniendo una fase gaseosa. Este autor argumenta que esos vasos se llenaron con tílides ya que los vasos fueron vulnerables durante el primer estrés evaporativo del día. También remarcó que hubo tílides que se desarrollaron en vasos conductores. Asimismo propone que cuando los vasos más internos dentro del tallo se llenan de aire se tifican. Él propone que este mecanismo es una vía para recargar de agua los vasos vacíos. Aparentemente la presión tisular osmóticamente generada en el peciolo fuerza al agua por osmosis opuesta (inversa) a salir de las células del parénquima hacia los espacios vacíos de los vasos embolizados. Parece que la fuente primaria de esta presión tisular la estaría generando el floema y una secundaria sería la hidrólisis del almidón contenido en las células de la vaina del haz vascular. Dicha hidrólisis se podría ajustar cuando se incrementa la demanda evaporativa, aumentando la presión osmótica dentro de estas células. De acuerdo con esta hipótesis, la vulnerabilidad de los vasos del metaxilema más internos, se debe a su

lejanía del floema, cuya presión es especialmente importante en el día. Estos vasos, al pasar más tiempo del día con gas más que con agua, experimentan inducción de tílides.

Los estudios de Sun (2008) en *Vitis vinifera* revelan el desarrollo de geles y tílides en vasos boqueados por aire, lo que han relacionado con la recarga de agua cuando se secretan geles previamente a las tílides o con el sellado de los vasos para impedir el transporte de patógenos, idea que no se contrapone a los resultados de Dúchense (1988) de la compartimentación. Así mismo, señalan que las tílides se producen durante el verano con mayor intensidad y las geles en invierno, pero ambas durante el mismo año.

Tyree & Zimmermann (2002) consideran que la formación de tílides no está relacionada con la pérdida de conductividad hidráulica dado que la tensión dentro del vaso conductor es mayor que cuando deja de funcionar. Esto significa que la diferencia de presiones entre un vaso y la célula de parénquima bajo las condiciones de un flujo continuo, induciría la succión de las membranas de la célula de parénquima hacia la cavidad del vaso, formando una tílida, lo que consideran físicamente imposible.

Quintanar *et al.* (2009) estudiaron las tílides de *G. sepium* (Jacq.) y encontraron que los vasos de la albura cercanos al cambium vascular pueden presentar estas estructuras. Parece que el árbol sella regiones, sacrificando ramas o áreas con xilema recientemente formado, sin dejar de garantizar regiones de xilema conductor. Quintanar y Jacobo-Villa (2009, com. personal) propusieron algunas consideraciones teóricas que sobre el fenómeno físico asociado a la formación de estas estructuras. Asumiendo que el agua circula por un conducto tan pequeño, entonces el flujo que se forma es de tipo laminar, y en la capa límite, la velocidad del agua es cero. De acuerdo con la ley de la viscosidad de Newton se tiene que:

$$\tau = \eta \frac{dv}{dr},$$

donde τ es el esfuerzo cortante, η es el coeficiente de viscosidad dinámica, v la velocidad del flujo a una distancia r de la pared. La fuerza que ejerce el fluido sobre la pared interna de un capilar, está formada por dos componentes: la fuerza tangencial denominada también esfuerzo cortante y la fuerza normal que es

perpendicular a la pared (Streeter *et al.* 2000; Quintanar y Jacobo-Villa, com. pers.).

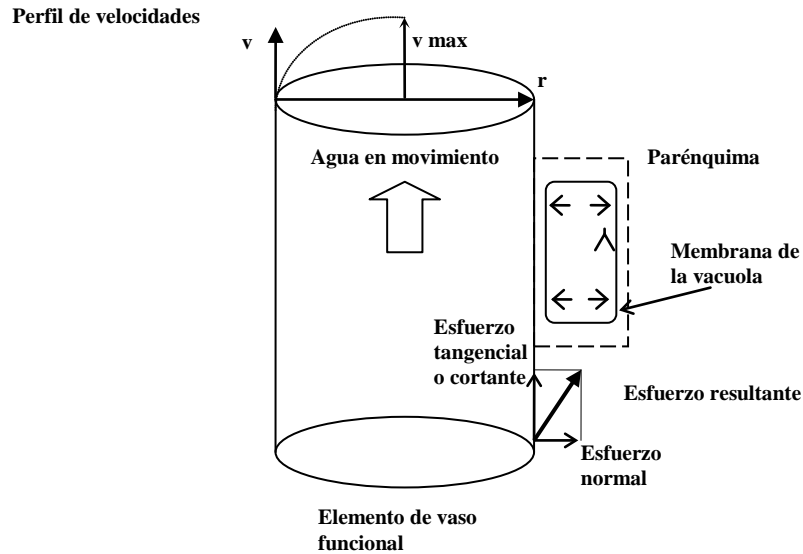


Figura 3. Perfil de velocidad y componentes de la fuerza asociada al movimiento del fluido dentro del capilar. Fuerzas teóricas que en un capilar (vaso funcional) cuando hay agua en ascenso. (Jacobo-Villa, M.A, com. pers.).

En la Figura 3, se observa que el componente tangencial se conoce como esfuerzo cortante (Streeter *et al.* 2000). La resultante de la tangencial y la normal hace que la pared del vaso se deforme y presione hacia la pared del parénquima. Las flechas en el interior de la membrana de la vacuola suponen la presión de turgencia. En teoría, en estas condiciones, la membrana plasmática del parénquima no puede introducirse a la cavidad del vaso.

Lo anterior está sugiriendo que cuando un vaso conductor cavita, el aire que aparece en su interior tiene un valor de viscosidad m muy bajo (menor al del agua), entonces el efecto de la fuerza resultante es muy pequeña, lo que puede explicar en términos teóricos la posibilidad de que la membrana plasmática del parénquima adjunto se libere del esfuerzo y de la deformación que ejercía el agua en esas condiciones y entonces, dadas las dimensiones suficientemente grandes de las punteadura, desarrolle tílides.

Los fenómenos físico o bioquímico asociados a la formación de tílides requieren de una revisión profunda y experimental. De acuerdo con la bibliografía citada, los estudios se han enfocado a la descripción de la morfología y desarrollo dentro de las cavidades de los vasos, algunos autores proponen pero no está claro si éstas se forman antes o después de la cavitación.

3. PROPIEDADES FÍSICAS Y MECÁNICAS. PROPORCIÓN DE LA ALBURA Y DURAMEN Y SU RELACIÓN CON LA CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA.

3.1. Propiedades físicas y mecánicas de albura y duramen.

Las propiedades físicas y mecánicas de albura y duramen de especies templadas y tropicales han sido ampliamente estudiadas para conocer: diferencias entre el contenido de humedad, la densidad relativa, la durabilidad natural, la resistencia al deterioro, a la flexión, la tracción y la compresión en diferentes sentidos. Estas diferencias han limitado el uso de especies para su comercialización. En este sentido, desde principios del siglo XX se reportan estudios sobre estas diferencias y tendencias. Para Record (citado en Panshin y de Zeeuw, 1980) no existían diferencias microscópicas ni mecánicas entre albura y duramen, pero argumentaba que la albura ... "se seca mejor y más fácilmente, sufre menos contracciones y menor ruptura y ablamientos que el duramen, ... la albura es más permeable al aire, aún en madera verde, es más susceptible de pudrición y puede ser impregnada con mejores resultados". Kollman y Côté (1968) reportan que la albura presenta mayor contenido de humedad y el duramen mayor densidad relativa, por tanto las propiedades de contracción e hinchamiento se incrementan hacia la albura. De acuerdo con Panshin y de Zeeuw (1980) la alta durabilidad del duramen se debía a que el contenido de humedad afectaba el balance de aire y agua necesarios en el crecimiento de agentes biológicos, por lo que la albura era más vulnerable al ataque biológico.

Recientemente se han estudiado las diferencias entre módulos de elasticidad y ruptura para ramas y fustes de algunas especies tropicales como *Aningeria robusta* y *Terminalia ivorensis*. Los valores de estos módulos fueron menores en la albura y el

duramen de las ramas comparados con los de fuste principal cuando fueron sometidos a pruebas de resistencia a la flexión estática. También los valores de resistencia a la compresión y al corte paralelo al grano de las ramas de ambas especies fueron más altos que los del fuste; los valores en la flexión estática, la compresión y la ruptura paralela al grano fueron menores en las ramas y en la albura de tronco que el duramen (Okai, *et al.* 2004). Lo anterior significa que los valores mecánicos están directamente relacionados con el contenido de humedad; esto es, las regiones de albura o ramas sin duramen son básicamente conductoras, almacenadoras de agua y por tanto más elásticas. El duramen tiene una baja capacidad para almacenar agua y mayor resistencia al deterioro debido al tipo de sustancias que allí se encuentran: extractivos hidrofóbicos, geles, tálides suberizadas y lignificadas.

En el estudio de las características tecnológicas de albura y duramen de *G. sepium* introducida a Nigeria, Oluwafemi y Adegbeniga (2007) encontraron que ambas regiones son muy similares en propiedades mecánicas y físicas, y que la cantidad de extractivos encontrados en esta especie están relacionados con la alta densidad de esta madera y su posible resistencia al deterioro. Esto es interesante dados los resultados reportados para la misma especie en Veracruz, en la que se observaron pocas diferencias significativas de los valores mensurables de caracteres anatómicos en ambas regiones y diferencias significativas en el contenido de humedad entre regiones y épocas (Quintanar *et al.* 2009).

Recientemente se ha vinculado la importancia de las propiedades mecánicas y físicas con los aspectos hidráulicos de especies procedentes de diferentes tipos de clima.

3.2. Relación entre las propiedades físicas y la conductividad hidráulica.

La información derivada de las propiedades físicas y mecánicas de ambas regiones se ha usado principalmente para definir el destino de la madera en rollo de cualquier especie para algún aspecto utilitario para el hombre. Sin embargo, la información derivada de estos estudios está directamente ligada a los aspectos fisiológicos, en donde la regionalización del tallo explica por qué la albura es un lugar

de almacenamiento de metabolitos primarios, agua, soporte y conducción, y que el duramen sea la región del sostén y almacenamiento de extractivos por excelencia, que responde al ataque biológico y al deterioro; estas condiciones hacen que la albura y el duramen varíen en el contenido de humedad y en densidad relativa, como se ha explicado ampliamente en las secciones precedentes.

De acuerdo con el planteamiento de esta sección, la albura es la región conductora y almacenadora de agua del tallo. Esta característica hace que el diseño y la estrategia anatómica estén relacionadas con la estrategia conductora de cada especie y entonces sea capaz de resistir los esfuerzos de deformantes por el ascenso del agua. La densidad de la madera es un índice de resistencia a la deformación mecánica, esto es, de los valores mecánicos expresados en los módulos de ruptura y elasticidad en diferentes planos, lo que está asociado a las dimensiones de las células de soporte y por tanto, con el fenómeno de colapso o implosión de los vasos, por las presiones negativas causadas por la evapotranspiración (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2005). La densidad del xilema secundario es una propiedad relacionada con las capacidades hidráulicas del tallo y la resistencia mecánica de la planta, es decir, sugiere que la densidad favorece un xilema seguro (Swenson y Enquist, 2007).

3.3. Vascularización vs. soporte.

La eficiencia en el ascenso del agua está ligado a la vascularización en las plantas. Sperry (2003) analiza la tasa de intercambio de moléculas de agua por CO₂ planteando que en la actualidad las plantas donan a la atmósfera entre 300 y 400 moléculas de agua por una de CO₂ asimilada, situación que repercute en la capacidad transformadora de albura a duramen. Ésto está estrechamente vinculado con las estrategias hidráulicas de conducción y propiedades físicas y mecánicas del xilema que tiene cada especie para fijar este gas y garantizar el crecimiento y producción de ambas zonas en el xilema.

Desde el punto de vista mecánico, el ascenso del agua provoca la deformación de las células que transportan agua -desde un hidróide en una briofita hasta un vaso de madera temprana en una angiosperma-. Esta deformación puede lograr el colapso

o implosión de la célula, lo que pudo repercutir desde el Silúrico hasta el Terciario en la selección de las morfologías celulares para resistir los esfuerzos y deformaciones implicados en el ascenso de agua, inicialmente a cortas distancias y posteriormente a largas distancias (Sperry 2003). Raven (2002) planteó las hipótesis sobre el origen de los estomas, su morfología y las condiciones atmosféricas requeridas para transformar una estructura laminar de dos células de grosor hacia láminas de un número mayor de células que permitieran la formación de cavidades de aire para la difusión del CO₂ atmosférico. Una condición de la función de los estomas es el tiempo de su apertura, que estaría directamente relacionado con la cantidad de CO₂ difundido y el fijado hacia el interior de la lámina y con la cantidad de agua perdida o intercambiada, pero con un posible colapso y cavitación de las células conductoras del xilema. La exposición de las moléculas de agua líquida en el xilema de las hojas a la atmósfera garantizan su gasificación hacia el mesófilo y su salida a través de los estomas y por tanto el ascenso de agua líquida desde las raíces. Varios aspectos se ensamblan en el complejo de la transpiración: las características morfológicas y las dimensiones de los capilares, el tipo del mesófilo y el tiempo de apertura de los estomas. La cantidad de agua susceptible de evaporarse, si las raíces se encuentran sin estrés hídrico, estaría en función del diámetro y la longitud del capilar, la cantidad de espacios intercelulares dentro del mesófilo, la diferencia de potenciales que se establece al abrirse los estomas y el tiempo y densidad de apertura. Visto en función sólo de estas variables, el crecimiento de la planta dependería de la cantidad de agua que fuese capaz de donar por CO₂. Sin embargo el agua en el suelo puede estar o no disponible a las raíces en función de las variables climáticas del año, lo que amenaza las estrategias xilemáticas del ascenso.

En las selvas bajas caducifolias muchas especies regulan la pérdida de agua tirando las hojas durante la época de sequía: disminuyen el diámetro y la longitud máxima de vasos (asociación axial de elementos de vaso), incrementan la longitud de cada elementos de vaso y su agregamiento. Muchas de estas plantas sacrifican su crecimiento durante los meses más secos y utilizan la reserva de agua para la floración y la fructificación, como es el caso de *G. sepium* y muchas especies de la familia Fabaceae. La garantía de esta estrategia se enfoca a sacrificar el menor

número de vasos funcionales. En caso de establecerse una diferencia de potenciales ($\Delta \Psi_p$) muy grande entre el suelo, la planta y la atmósfera, los capilares experimentan deformaciones que pueden causar colapsos de las paredes celulares y rompimiento de la columna de agua.

Estos colapsos no dejan disfuncionales los vasos conductores, esto es, pueden volverse a llenar de agua mediante varios mecanismos. Es posible que un vaso conductor pueda llenarse de agua varias veces, sin embargo, las paredes se van fatigando hasta que quedan disfuncionales. La posibilidad de que un vaso pueda resistir al colapso está ligada directamente con un sistema de soporte básicamente representado por las fibras y por el grosor de las paredes del parénquima asociado a los vasos (parénquima paratraqueal). La prevención de la implosión de un vaso en la albura depende de la relación entre el grosor de la doble pared de vasos vecinos y el diámetro del vaso ($(t/b)^2$, donde t es el grosor de las paredes y b el área medida) con el área de la pared de la fibra (Baas *et al.*, 2004), con el binomio como: pared de vaso-pared del parénquima axial o radial y finalmente con el binomio: pared de vaso con tálides-pared de vaso. En el duramen todo el xilema funciona como sistema de soporte y de defensa.

Es necesario suponer que un xilema muy conductor posee un sistema de soporte poco eficiente y viceversa, entonces un sistema con un soporte minimizado puede ser más vulnerable al colapso y a la cavitación que si se ha priorizado el soporte, lo que se puede traducir en un sistema principalmente conductor, con tallas mayores, menor formación de duramen pero de vida corta y viceversa. Esto explica que existan individuos de diferentes especies con tallas similares, unos con o sin duramen. Los primeros de mucha edad y los segundos relativamente jóvenes.

Con respecto a la proporción entre albura y duramen, en algunas especies tropicales que se han estudiado, se sostiene que, en general que el volumen del duramen en un árbol se incrementa exponencialmente con el aumento del diámetro a la altura del pecho (Kollman y Cotê, 1968). Al respecto Bamber y Fukazawa (1985) sostiene que esto es un mecanismo de regulación fisiológica para asegurar cierto volumen de copa y soporte en tanto se incrementa el grosor del árbol, lo que regula el volumen de albura. Por ejemplo Knapic *et al.* (2006) observaron en *Acacia*

melanoxylon que el duramen disminuyó hacia la copa y la albura se incrementó, y reportan que el duramen prácticamente no varía dentro de los individuos, ni entre los sitios estudiados. Sin embargo Pérez-Cordero *et al.* (2002) reportan que en *Tectona grandis* el duramen se incrementa con la edad, pero disminuye en sitios más húmedos, independiente de la edad y el tamaño. Aunque en general la densidad de la madera se incrementa con la edad.

De las secciones anteriores se interpreta que los fenómenos hidráulicos a los que se han enfrentado las plantas vasculares están relacionados con las propiedades y cantidad de agua en ascenso, que se expresa en diversos arreglos celulares, función y capacidad de transporte de diversos volúmenes de agua que cambiarán dependiendo de muchos factores externos a la planta.

En las siguientes subsecciones se hacen las definiciones necesarias para comprender los parámetros y fenómenos hidráulicos empleados en este estudio.

3.4. Ecuación de Hagen Poiseuille.

Esta ley expresa la cantidad de masa (Q) o flujo que atraviesa el área de cualquier capilar. La expresión matemática la define como:

$$Q = \frac{D^4}{128 \cdot L} \frac{\Delta p \cdot \pi}{\mu} \quad \text{Ec. (1)}$$

Donde μ es la viscosidad cinemática, L la longitud característica, D el diámetro del capilar, p la presión, 128 es una constante y π es la relación del diámetro con el perímetro.

La anterior expresión matemática se conoce como la ley de Hagen-Poiseuille. Esta Ley considera que el flujo de masa de un líquido que atraviesa un área determinada dentro de un capilar, es decir, el volumen de un fluido que se mueve por unidad de tiempo en un cilindro, es proporcional a la cuarta potencia de diámetro del tubo o capilar y se ajusta a un flujo laminar y a superficies más bien lisas.

Como se observa en la ecuación anterior se usa la viscosidad cinemática, que equivale a la viscosidad dinámica (η) por la densidad. De manera que sustituyendo queda:

$$K = \frac{D^4}{128 \cdot L} \frac{\Delta p \cdot \pi}{\eta} \frac{1}{\frac{dP}{dL}} \quad \text{Ec. (2)}$$

Considerando esta ecuación es posible hacer un cálculo teórico de la conductividad hidráulica que puede ocurrir dentro de un capilar y requiere únicamente del valor del diámetro de éste. El análisis dimensional de la ecuación resulta en unidades de: $m \text{ kg MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$

3.5. Ecuación de Darcy.

Esta ley se ha usado para entender cómo se mueve un flujo de agua en medios porosos, principalmente en el suelo. Si se considera una columna de longitud L en una área de sección transversal A , entonces la ley establece que,

$$Q = -KA \frac{h_2 - h_1}{z_2 - z_1},$$

donde Q es la cantidad de agua por segundo, esto es flujo, K es la conductividad hidráulica (la ley define a K), h son las alturas que desciende o asciende el flujo másico y z las distancias que recorre. En la ecuación de Darcy la cantidad $\frac{h_2 - h_1}{z_2 - z_1}$ se conoce como gradiente hidráulico i y la razón $\frac{Q}{A}$ es el flujo por unidad de sección transversal o densidad de flujo ($\text{cm}^3 \text{ s}^{-1}$) cm^{-2} .

Esta razón frecuentemente se conoce como velocidad de Darcy v_D . Esta ley también puede escribirse como $v_D = -K i$.

Considerando las ecuaciones de Hagen Poiseuille y Darcy (Streeter *et al.*, 2000 y Bird, 1960) y asumiendo el tratamiento matemático adecuado se obtiene que la Conductividad hidráulica (K_h) experimental puede calcularse a través de:

$$K_h = Q \, dL/dP$$

ó

$$Q = K \, dP/dL,$$

entonces, la K queda como:

$$K_h = Q \, dL/dP \quad \text{Ec. (3)}$$

donde Q es el flujo de masa de agua, dL es la diferencia de alturas y dP la diferencia de presiones. El análisis dimensional de esta ecuación resulta en: $m\ kg\ MPa^{-1}\ s^{-1}$. Tanto la ecuación de Hagen Poiseuille y Darcy han sido las herramientas con las cuáles determinar teórica y experimentalmente el flujo y la conductividad hidráulica del xilema de especies de diferentes grupos botánicos.

3.6. Cavitación.

El agua en un capilar puede experimentar presiones cercanas a cero, entonces las presiones pueden ser iguales o menores que la presión de vapor del agua. Cuando esto ocurre el líquido se convierte rápidamente en vapor, es decir, se forma una bolsa o cavidad de vapor en rápida expansión; a este fenómeno se le conoce como cavitación. Esta bolsa o cavidad puede ser arrastrada desde su punto de origen para entrar a regiones donde el flujo tiene presiones mayores que la presión de vapor, en ese momento la cavidad colapsa (Bird, 1960 y Streeter *et al.*, 2000). La cavitación en vasos conductores de plantas es un fenómeno de cambios de la presión de vapor del gas disuelto en la solución y la presión del líquido.

Tyree y Zimmermann (2002) señalan varias hipótesis para explicar los fenómenos de cavitación que pueden ocurrir entre un vaso lleno y uno vacío:

1. La germinación de una burbuja en la columna de agua debido a cambios bruscos en el gradiente de presiones.
2. La germinación de una burbuja en el menisco de la membrana de la punteadura debido al arrastre ascendente.
3. La germinación de una burbuja debido a la ruptura de la pared del vaso funcional.
4. La germinación debido a la ruptura en la adherencia de la capa límite que choca con algún defecto del material hidrofóbico.

Las células conductoras cuyos fluidos están sometidos a esfuerzos cortantes también se encuentran sometidos a presiones ascendentes y gravitacionales. En términos evolutivos el ascenso de agua a largas distancias generó la aparición de problemas como la cavitación, esto es germinación de burbujas dada cualquier condición anteriormente descrita.

En este sentido Maherali *et al.* (2004), señalan que el tipo de estrategia xilemática tuvo que ser altamente selectiva, esto es, xilemas altamente resistentes a la cavitación, lo que plantea un problema serio: alta cavitación y baja conductividad vs. baja cavitación y alta conductividad. La cavitación produce disfuncionalidad en los vasos conductores. Esta disfuncionalidad puede resolverse temporalmente a través de la recarga nocturna, por capilaridad y presiones positivas, salvando sus elementos conductores, hasta que éstos fallen por fatiga y colapso (Hacke *et al.* 2001).

3.7. Pérdida de conductividad hidráulica (PLC).

Los estudios sobre conductividad hidráulica y cavitación en angiospermas y gimnospermas han producido información importante sobre la resistencia a la cavitación del xilema en distintos ambientes. Esta resistencia se puede medir como la pérdida de conductividad hidráulica (PLC) en términos del potencial del agua del xilema Ψ_p . El valor de PLC_{50%} es un valor que se ha estandarizado para comparar las resistencias a la cavitación de muchas especies. Maherali *et al.* (2004) recogen en una base de datos el Ψ_p a un PLC_{50%} de 167 especies de angiospermas que varía entre -0.18 a -9.9 MPa. Observan que los Ψ_p de especies provenientes de bosque tropical seco, (19 especies reportadas) van de -2.4 a -14 MPa, con una media de -2.5 MPa aproximadamente. Ambos datos significan que hay especies muy poco resistentes a la cavitación (datos cercanos a -2.5) y otras muy resistentes a la cavitación (datos cercanos a -14 MPa), lo que significa alta o baja conductividad hidráulica respectivamente.

Como se ha dicho, la K_h se puede calcular con el diámetro del conducto, pero de acuerdo con la ecuación de Darcy es posible calcular la K_h experimental. En teoría, entre más grande el radio de un conducto, el valor de la K_h será mayor, pero como se explicó anteriormente, la posibilidad de cavitación es mayor en capilares más anchos, lo que explica las tendencias de diámetros de vaso menores y su agregación en ambientes como selvas bajas caducifolias. En especies como *G. sepium* los diámetros van de medianos a grandes (Comité de la IAWA, 1989), por lo

que se esperaría que tenga un xilema poco resistente a la cavitación, K_h mayores a las de especies de vasos pequeños y tílides.

Por observaciones personales varias especies que habitan este tipo de vegetación como *Ceiba pentandra*, *Euphorbia schlechtendalii* o *Ipomea* spp. con vasos de medianos a grandes (Comité de la IAWA, 1989), suelen desarrollar tílides, al igual que *G. sepium*.

JUSTIFICACIÓN

Gliricidia sepium es una especie tropical de la Familia Fabaceae, subfamilia Papilionoideae y su distribución actual es amplia en la América tropical. Durante la época de sequía es caducifolia y florece durante el invierno. Esta especie es muy abundante en selvas bajas caducifolias y se desarrolla fácilmente en localidades perturbadas tropicales que presentan suelos arenoso-arcillosos. Es de fácil propagación durante la época de sequía y tiene muchos usos medicinales. Es formadora de suelo, madre del cacao y se usa en agroforestería. La madera de esta especie presenta características mesomórficas, expresadas en el tamaño de mediano a grande de sus vasos, que correspondería a un xilema secundario con fácil acceso al agua, pero desarrolla tílides en vasos recién cavitados y próximos al cambium vascular. Su madera tiene densidades de medianas a altas; las paredes de sus fibras y parénquima son gruesas con extractivos, como gomas y cristales, que se incrementan hacia el duramen. La presencia de tílides en esta especie sugiere que el xilema es poco resistente a la cavitación y que el desarrollo de estas estructuras, está interrelacionado con sus características anatómicas, hidráulicas y mecánicas.

Las causas de este fenómeno han sido poco exploradas en la naturaleza y a nivel experimental. Se han sugerido mecanismos físicos y biológicos para explicar la presencia de estas estructuras en vasos conductores recién formados, pero no existe un modelo que explique si su desarrollo está asociada a condiciones previas o posteriores a la cavitación.

La capacidad de establecimiento que *G. sepium* presenta en sitios perturbados tropicales de dunas antiguas, como en la costa de Veracruz, es notable dada la clara diferencia en los valores de precipitación pluvial y los factores climáticos de las épocas de sequía y lluvia. Lo anterior condicionan el acceso al agua, por lo que el estudio de la arquitectura hidráulica, con énfasis en el desarrollo de tílides, hacen atractivo al xilema de esta especie para explorar los fenómenos hidráulicos y construir modelos que expliquen este tipo de estrategias en especies de clima tropical seco. De esta manera es posible proponer un proyecto de restauración

ecológica o reforestación usando este tipo de especies en zonas tropicales perturbadas.

El aporte de esta investigación es contribuir al conocimiento de los mecanismos asociados al desarrollo de tálides en *G. sepium*, especie tropical de una selva baja caducifolia perturbada del estado de Veracruz, desarrollando una metodología que considera los aspectos de la arquitectura hidráulica, morfo-anatómicos, histoquímicos y de índices físicos y mecánicos de su xilema secundario.

HIPÓTESIS

Durante el ascenso del agua en el xilema de *G. sepium* se desarrollan tílides en vasos muy cercanos al cambium vascular, fenómeno que estará asociado con: al incremento del volumen almacenador de agua, de metabolitos primarios y en el refuerzo mecánico que estará directamente relacionado con la densidad de la madera.

Las dimensiones de los vasos determinan que el xilema de esta especie será poco resistente a la cavitación, por lo que al aplicar poca presión negativa, en condiciones experimentales, el xilema alcanzará el 50 % de pérdida de conductividad hidráulica (PLC₅₀) relativamente rápido. Esta pérdida inducirá el desarrollo e incremento de las tílides debido al gradual establecimiento de la fase de vapor de agua en las cavidades de los vasos, por lo que, la cavitación de un vaso será una condición previa, *a Fortiori*, para el desarrollo de estas estructuras. En la naturaleza el xilema de esta especie puede recurrir a la recarga de sus vasos mediante tejido accesorio o llegar a la fatiga y llenarse de tílides. La resistencia al colapso de vasos por deformación debido a la cavitación es contenida con la densidad de la madera, que es la expresión física de la transformación anatómica e histoquímica de albura a duramen y de la resistencia mecánica a la cavitación. Dentro de las estrategia del xilema de esta especie, las tílides serán la respuesta a la recarga de vasos, para asistir contra el colapso de vasos funcionales anexos y evitar, por daño mecánico, la dispersión de patógenos.

OBJETIVOS GENERALES

1. Hacer el análisis comprensivo de la arquitectura hidráulica del xilema secundario de *Glicidia sepium*, para explorar si la cavitación de vasos cercanos al cambium vascular ocurre como un condición *a Fortiori* al desarrollo de tílides.
2. Estudiar la inducción de tílides a nivel experimental y en su ambiente.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Estudiar el arreglo, la organización, la histoquímica y las variaciones de las dimensiones de todos los tipos celulares en la albura y el duramen de *G. sepium* en lluvia y en sequía.
2. Obtener y analizar los índices hidráulicos y mecánicos: de vulnerabilidad, de colapso de vasos, de conductividad teórica, la densidad relativa y el contenido de humedad en lluvia y en sequía.
3. Inducir el desarrollo de tílides por cavitación mediante la deshidratación gradual de tallos y calcular el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica que ocurre en éstos para relacionar ambos eventos.
4. Estudiar la dinámica de tílides y los parámetros de la arquitectura hidráulica en su ambiente durante un ciclo anual.
5. Inducir tílides aplicando vacío y bajo dos tipos de condiciones de deshidratación.

MATERIALES Y MÉTODOS

1 SITIO DE ESTUDIO

El sitio de colecta se encuentra aproximadamente a 2.6 km de la playa y a 2.8 km del río 'La Antigua', ubicada al Suroeste de la Laguna "La Catalana", carretera Cardel-Veracruz, a una latitud de 19° 16' 51.6" al Norte y longitud de 96° 17' 20.28" al Oeste; con una elevación de 76 msnm (Figura 4). En este sitio domina una selva baja caducifolia en condición perturbada por el pastoreo extensivo, la extracción de madera para leña, postería y la lotificación. Además se encuentran leguminosas como *Acacia* y *Mimosa* entre otros géneros de la familia Fabaceae (Rzedowski, 1978). El suelo es de tipo regosol calcárico, con fase textural gruesa. La unidad geológica está formada por rocas sedimentarias y volcánicas sedimentarias debido al acarreo y retrabajo de arenas litorales por acción eólica (antiguas dunas fijas). Las arenas son de grano grueso, medio a fino compuestas por feldespatos, micas, fragmentos de roca, cuarzo y conchas (INEGI. Carta geológica y edafológica, s/a). Los promedios de precipitación y temperatura registrados para los meses de enero y agosto son: 30.5 mm y 21.7° C; y 383 mm y 27.8° C respectivamente (Figura 5) (Meltrether, K. comunicación personal, 2007).

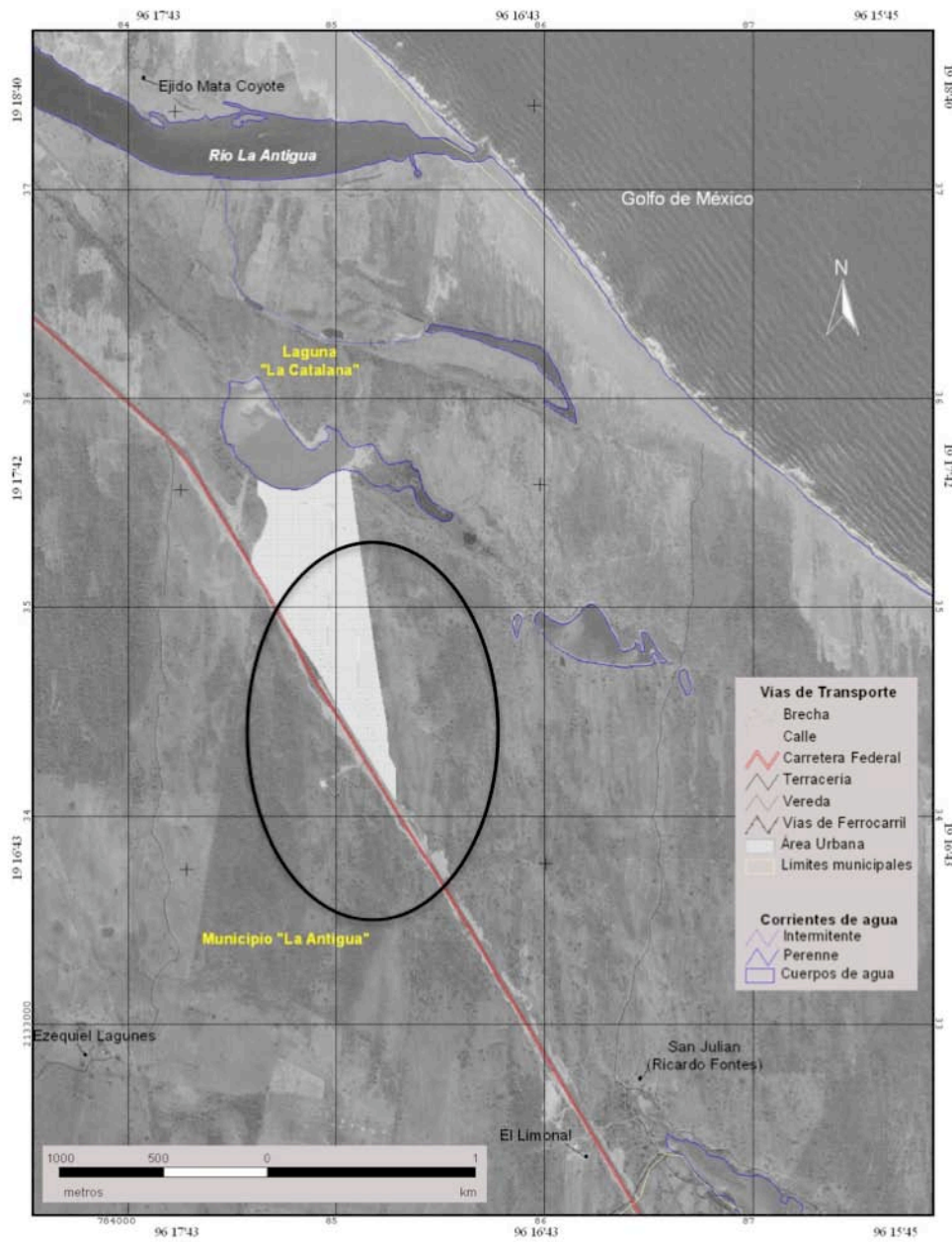


Figura 4. Sitio de colecta. Carretera Cardel-Veracruz.

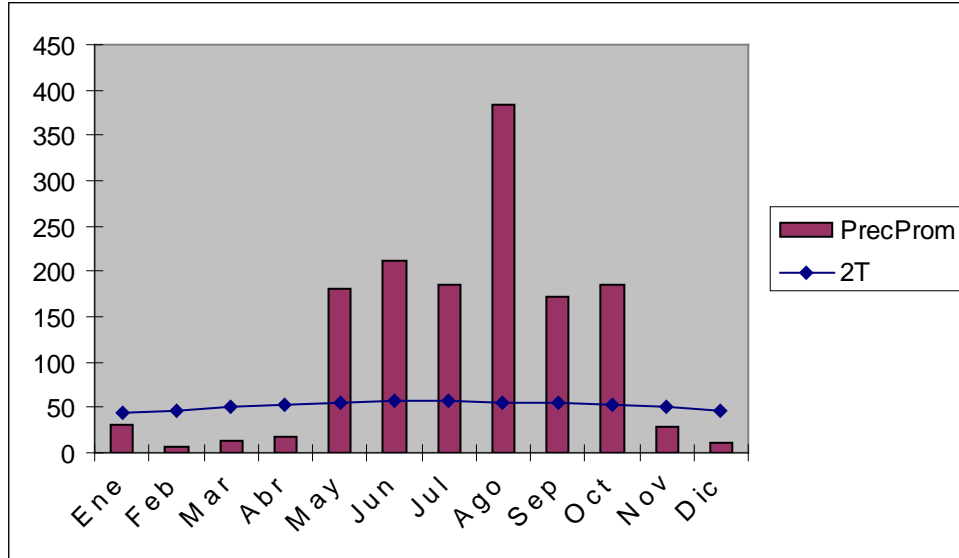


Figura 5. Diagrama ombrotérmico en el que se representan los meses más calientes y los más húmedos para la zona de estudio (promedio de los años 1999-2005).

2 ESTUDIOS HISTOQUÍMICO Y ANATÓMICO DE LA ALBURA Y EL DURAMEN.

En el sitio de muestreo se colectaron los fustes rectos de tres árboles maduros representativos de *G. sepium*, de 7 m de alto en promedio, en el mes de enero (época de secas) y tres árboles en el mes de agosto (época de lluvias) con las mismas características. Los árboles tuvieron de 20 a 25 cm de ancho a la altura del pecho. Se cortaron rodajas transversales del tronco principal de 2 cm de grosor a 1.30 m del suelo, para los siguientes estudios:

1.1 . Descripción histoquímica de tálides de albura y duramen.

De los árboles recolectados se obtuvieron rodajas de 2 cm de grosor y de éstas, cubos de 2 cm de cada lado en albura y duramen. De cada cubo se elaboraron secciones transversales, radiales y tangenciales de 10 a 15 μm con un criostato Marca Leica, sin usar técnicas de ablandamiento, para hacer el estudio histoquímico con el que se observaron las diferencias citoquímicas de las células de la albura y el duramen. Las reacciones histoquímicas se seleccionaron por su especificidad o su capacidad policromática en el tejido. Para identificar hemicelulosa (lila), celulosa (azul), pectinas (lila rosa) y lignina (turquesa) se empleó Azul de Toluidina. Con

Sudán III se observaron lípidos y ácidos grasos (anaranjados). Para identificar pectinas esterificadas se usó hidroxilamina clorhídrica (depósitos rojos). Para observar pectatos de calcio se usó ácido tánico-cloruro férrico (azul a violeta o gris). Con el lugol se identificó: almidón (azul), lignina, taninos, polifenoles (amarillo-rojizo). Los cortes se secaron y montaron en resina. Para la intensidad de las reacciones se usó el símbolo (+) y se designó como: + baja, ++ mediana, +++ intensa (Paredes *et al.*, 2001).

1.2. Estudio anatómico de los elementos celulares que componen la madera de albura y duramen.

Para el estudio anatómico microscópico se obtuvieron cubos de 1 cm de lado de albura y de duramen de los seis árboles colectados. Cada cubo se ablandó usando una solución de alcohol-glicerol-agua (a.g.a.) infiltrado al vacío durante una semana. El a.g.a. se removió infiltrando una solución de PEG 2000 al 5% con golpes de vacío, durante varios días y se seccionaron a -20°C en un Criostato Marca Leica. Se elaboraron cortes transversales, tangenciales y radiales; las muestras se pegaron en portaobjetos, se tiñeron con azul de toluidina, se lavaron y se dejaron secar. Se aclararon con xilol y se montaron en resina sintética Entellan (Merck). De los cubos se obtuvieron astillas que se sometieron a disociación con una solución de Jeffrey. Las células disociadas se montaron en portaobjetos y se cubrieron con gelatina glicerinada de acuerdo con Johansen (1940).

En las secciones transversales de albura y duramen de los seis árboles estudiados se midieron las siguientes características: el diámetro de los vasos y su número por mm^2 , el número de vasos con tálides en albura, hacia la zona de transición y en el duramen; en la sección tangencial se midieron: la altura y anchura de radios así como el número de radios por mm y la longitud de vasos. En el material disociado se midieron: la longitud, grosor y diámetro de fibras. En la sección radial se midieron la altura y la anchura de las punteaduras intervasculares. Se hicieron al menos 30 mediciones por cada carácter. La clasificación de los tamaños se hizo de acuerdo a Chattaway (1932). Los caracteres cualitativos se describieron de acuerdo con la lista de características microscópicas del Comité de la IAWA (1989). Las

unidades empleadas para los caracteres anatómicos mensurables están dadas en micras (μm).

En las caras transversales de rodajas bien pulidas se obtuvo el porcentaje de vasos con tálides en albura y duramen, así como el porcentaje de albura y duramen.

Para el estudio macroscópico se obtuvieron muestras de madera longitudinales radiales y tangenciales de 15 X 7 X 1 cm con albura y duramen de los seis árboles estudiados; el hilo, la textura y el veteado se determinaron de acuerdo con Tortorelli (1956) y el color se determinó usando las Tablas de color de suelo Munsell (Munsell Color Co., 1954).

3 CÁLCULO DE ÍNDICES FÍSICOS E HIDRÁULICOS

1.1 . Densidad relativa y contenido de humedad.

De las rodajas de los árboles cortados se obtuvieron cubos de albura y duramen de 2 cm³ con los que se calculó la densidad relativa y el contenido de humedad. Se obtuvieron los siguientes valores: peso del volumen desplazado, peso verde y peso seco final.

Para el cálculo de los valores se emplearon las siguientes ecuaciones:

$$\text{Densidad relativa (P.E.)} = \text{peso anhidro} / \text{peso del volumen verde} \quad \text{Ec. (4)}$$

$$\text{Contenido de Humedad (C.H.)} = \frac{(\text{peso verde} - \text{peso anhidro})}{\text{peso anhidro}} \quad \text{Ec. (5)}$$

3.2. Comparación de densidad relativa y contenido de humedad

Usando un análisis de la t de Student, se comparó la densidad relativa y el contenido de humedad (con transformación arco seno) de 112 muestras entre zonas de albura y duramen (n = 59 y n = 53, respectivamente) y entre muestras de árboles en la época seca y la temporada de lluvias (n = 58 y n = 54, respectivamente). El análisis se realizó utilizando el programa xlStat-Pro 3.0 (Fahny, 1997).

3.3. Conductividad hidráulica teórica $K_{h\text{-teórica}}$

Se obtuvo usando los datos del diámetro y número de vasos* mm^{-2} , con los que se calculó el área efectiva teórica de conducción, que se definió como la porción de la superficie de la sección transversal que está ocupada por vasos y que permite el paso del fluido. La representación de esta característica se asoció a una superficie de sección circular, que se llamó área efectiva (Baldor, 2008, Jacobo, M. 2005, comunicación personal):

$$A_{\text{efectiva}} (A_e) = (\# \text{ poros} * \text{mm}^{-2}) * (\pi d_{\text{vaso}}^2) / 4 \quad \text{Ec. (6)}$$

Usando este valor se estimó el diámetro equivalente a través del cual ocurre el flujo de agua y que está asociado a la sección transversal, quedando expresado como $D_{\text{eq sec}} = (4 * A_{\text{efectiva}} * \pi)^{0.5}$. Con este diámetro, que equivale a la sección conductora, se obtuvo la ecuación de flujo que considera el principio de conservación de la masa o continuidad y la ecuación de Darcy (Ec. 3), esto es:

$$m \dot{t} = \rho \pi D^4 (128 * \mu)^{-1} dP / dl = \rho \pi r^4 (8 * \mu)^{-1} dP / dl, \quad \text{Ec. (7)}$$

donde m es la masa del fluido, t el tiempo, dP el cambio de la presión, dl la longitud del segmento de tallo, D el diámetro del vaso o el equivalente ($D_{\text{eq sec}}$), r el radio de esa misma sección, μ la viscosidad dinámica del fluido y ρ la densidad del fluido (Streeter y Wyllie, 1985). Las unidades empleadas para diámetro de vaso y área efectiva son en m^2 .

3.4 Índices de vulnerabilidad y de colapso.

El índice de vulnerabilidad (Carlquist, 1977) se calculó de acuerdo con la ecuación:

$$\text{I.V.} = (\text{diámetro de vaso}) / (\text{número de vasos}) \quad \text{Ec. (8)}$$

y el índice de resistencia al colapso (Hacke *et al.*, 2001) o implosión :

$$\text{I.C.} = (\text{grosor de dos paredes contiguas} / \text{diámetro celular})^2 \quad \text{Ec. (9)}$$

Tanto las $K_{h\text{-vaso}}$, $K_{h\text{-área}}$, los IC_{vaso} , IC_{fibra} y el I.V., sólo se calcularon para los vasos de la albura, pues el duramen ha dejado de conducir agua. Para comparar los valores de las conductividades de vasos y áreas ($K_{h\text{-vaso}}$, $K_{h\text{-área}}$) de *G. sepium*, se obtuvieron los de otras especies de leguminosas incluyendo a *G. sepium* procedentes de una selva baja caducifolia del estado de Oaxaca (datos inéditos) y

de *G. sepium* de Yucatán (Rebollar y Quintanar, 1998) con el fin de comparar los valores de I. V. La relación $K_h\text{-área} / K_h\text{-vaso}$, se usó para tener un parámetro comparativo entre las especies. El análisis dimensional para K_h y para K_s resulta en: $m \cdot kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ y $kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$, respectivamente.

3.5. Análisis estadístico de las características anatómicas, de los índices físicos e hidráulicos.

Se estimaron las medias, las desviaciones estándar y los errores estándar para obtener las categorías numéricas y la clasificación de las características anatómicas mensurables, así como los valores medios de los pesos, contenidos de humedad, $K_{h\text{-teórica}}$, índices de vulnerabilidad e implosión con los que se hicieron las gráficas considerando los siguientes niveles: entre árbol, entre albura y duramen (zonas) y entre estaciones (sequía y lluvia).

Para evaluar las diferencias entre características anatómicas microscópicas, la densidad relativa, el contenido de humedad, la conductividad hidráulica (K_h), el I. V. y los índices de resistencia al colapso (I. C.) de vaso y fibras, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) considerando la época de colecta, albura y duramen y los árboles como variables categóricas. Para ambos análisis se usó el programa Stata 7 (StataCorp., 2001).

Se realizó también un análisis multivariado de las características anatómicas microscópicas con el propósito de detectar diferencias de los caracteres microscópicos mensurables en los niveles: 1) entre árboles, 2) entre albura y duramen y, 3) entre la temporada seca y la de lluvias, e identificar a las variables causantes de estas diferencias. Se realizaron análisis discriminantes múltiples (ADM) sobre una matriz de 396 muestras y 11 variables anatómicas. El criterio utilizado para evaluar las diferencias entre los grupos fue la λ de Wilks que tiende a tomar valores cercanos a cero cuando los grupos están bien definidos en función de las variables consideradas y tiende a uno cuando los grupos no están bien definidos (Tatsuoka, 1970).

Se realizaron tres análisis discriminantes: (i) considerando a los seis árboles muestreados como grupos diferentes, (ii) separando a las muestras por zonas de

albura y duramen, y (iii) evaluando las diferencias entre las muestras provenientes de la temporada de sequía y la de lluvias. Se extrajeron las funciones discriminantes correspondientes (cinco en el primer caso y una en los otros dos), se evaluaron las diferencias entre los grupos analizados y se identificaron aquellas variables que más contribuyen a la separación entre grupos. Los ADM se realizaron con el paquete estadístico SPSS 12.0 (SPSS Inc., 2003).

Para el caso del análisis con solo dos grupos (entre albura y duramen y entre sequía y lluvias), considerando que el ADM solo extrae una función discriminante, se generaron estimadores de densidad por kernel (EDK) para poder observar las diferencias entre los grupos a lo largo de la función discriminante extraída. Se obtuvieron los EDK a partir de la función ponderada de Epanechnikov, con una amplitud de ventana óptima de Haerdle, utilizando el programa EDK2000 (Salgado-Ugarte, 2000). En el caso del análisis con seis grupos esta observación se realizó al graficar las dos primeras funciones discriminantes.

4 INDUCCIÓN DE TÍLIDES POR DESHIDRATACIÓN

El objetivo de esta sección fue obtener los parámetros de la arquitectura hidráulica de *G. sepium* y usarlos para demostrar que las tílides se desarrollan en vasos que han cavitado.

El experimento de deshidratación, que conlleva la construcción de la curva de vulnerabilidad, implica medir los flujos iniciales, segundos y terceros con el aparato de Sperry *et al.* (1988). La tinción de segmentos de tallo con fucsina-verde rápido revela de manera simple qué vasos desarrollaron tílides, tenían aire o eran funcionales. En esta sección se hicieron las mediciones para calcular: flujos iniciales (nativos), segundos y terceros (F_i , F_1 , F_3). La Medición y cálculo de: conductividad hidráulica ($K_{h-nativa}$, K_{h1} y K_{h2}), Máxima conductividad hidráulica (MK_h), conductividades específicas ($K_{snativa}$, K_{s1} y K_{s2}), Máxima Conductividad específica (MK_s). Cálculo de PCL_{50} . Construcción de la Curva de vulnerabilidad. Conteo de vasos funcionales, embolizados y con tílides.

4.1. Obtención de la longitud máxima de vasos.

Para establecer las longitudes mínimas de ramas recomendadas para esta especie y para nuestros experimentos, se midió la longitud máxima de los vasos, empleando el método neumático descrito por Ewers y Fisher (1989). Este método consiste en inyectar aire a presión a las ramas para determinar la longitud máxima que puede alcanzar una asociación longitudinal de elementos de vaso. Teniendo este valor, se evita embolizar el mayor número de vasos conductores. Para esto se colectaron 30 ramas de 3 m de largo. Se encontró que las longitudes máximas de vasos alcanzan hasta 1.7 m de largo en esa localidad, en el mes de agosto.

4.2. Procedimientos para teñir segmentos de tallo y conteo de vasos.

Para demostrar que un vaso funcional puede formar tílides después de ser inducida la cavitación, se tiñeron los vasos funcionales, utilizando fucsina básica, que es un pigmento que se difunde libremente por la cavidad y tiñe las paredes de los vasos. Esto significó que habría vasos no funcionales que se encontrarían tapados por estas tílides o con émbolos, por lo que permanecerían sin teñir. En este trabajo se recurrió a la técnica de doble tinción desarrollada por Hargrave *et al.* (1994) que consiste en teñir diferencialmente los vasos que llevan agua y los vasos que se han embolizado. Los procedimientos de tinción en general fueron los siguientes:

4.2.1. Tinción de vasos funcionales.

Para teñir vasos funcionales se usó fucsina básica. El tamaño de las partículas de este colorante es suficientemente grande para no atravesar los poros de las membranas de las punteaduras, y para no tapar los elementos de vasos. Se preparó una solución acuosa de fucsina básica al 0.1 %. Esta solución se introdujo en el extremo de un segmento de tallo de 10 cm de longitud conectado a una manguera de 5 cm de largo. El segmento se mantuvo vertical, con 1 cm del extremo distal inmerso en agua durante todo el proceso de tinción. El colorante se dejó fluir durante 10 minutos, tiempo suficiente para que los vasos funcionales se tiñeran (Figura 6 A).

4.2.2. Tinción de vasos bloqueados por aire.

Para teñir los vasos llenos de aire, se removieron los émbolos con agua a 0.1 MPa de presión durante 1 minuto. Para ello se conectó una manguera en el extremo del segmento ya teñido con fucsina, con lo que los vasos que estaban con aire se llenaron con agua. Para teñir estos vasos se repitió el mismo procedimiento de tinción pero se usó una solución de verde rápido acuoso al 0.1% (Figura 6 B y C).

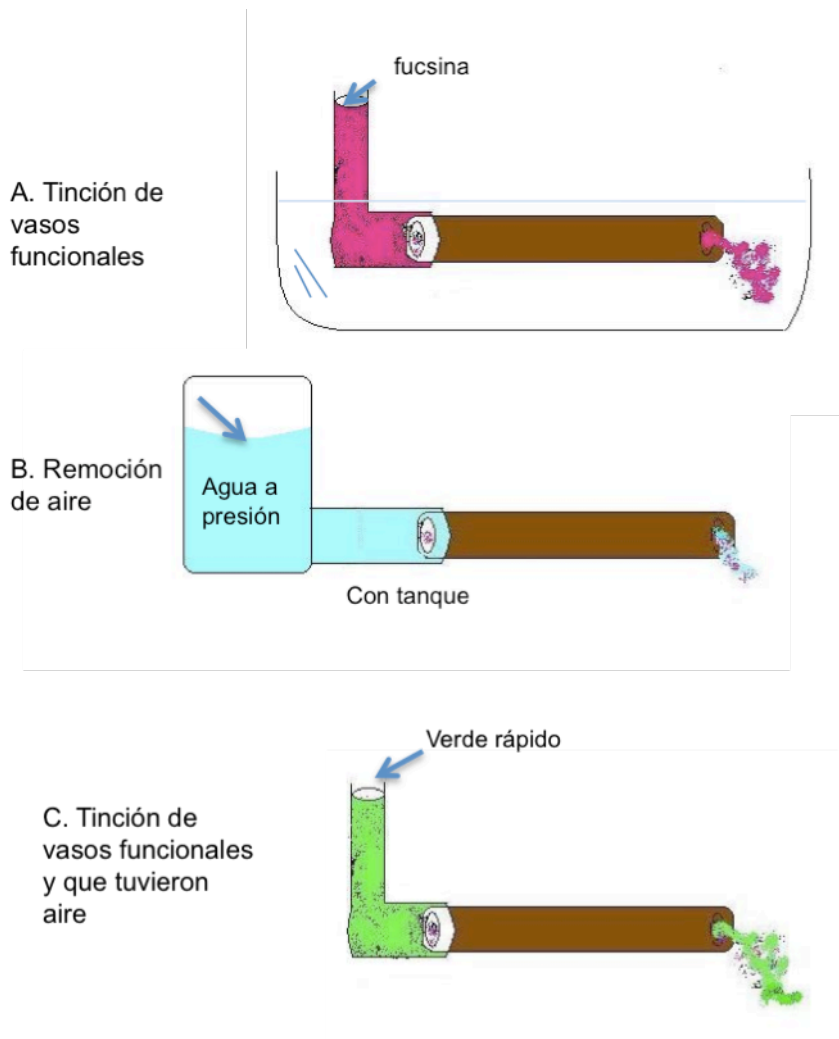


Figura 6 . Procedimiento de tinción para vasos funcionales y con aire.

4.2.3. Conteo de vasos funcionales, con aire y con tálides.

Los segmentos teñidos de tallo se cortaron transversalmente en la parte media; los cantos cortados se pulieron con una navaja de un filo para contar los vasos bajo

el microscopio estereoscópico: el número de vasos funcionales (vasos teñidos de color rojo-morado), el número de vasos con aire (teñidos de verde) y el número de vasos que no se tiñeron, que debían estar ocupados por tílides (de color blanco). Se obtuvo el total de vasos presentes en el área del xilema y se sacaron los valores ponderados con el área del xilema para cada tipo de vaso.

Dependiendo de cada experimento se hicieron algunas modificaciones menores para adaptar la tinción al experimento. Para todos los segmentos teñidos, se obtuvo el diámetro del tallo, el área total del xilema, el diámetro promedio de los vasos.

4.3. Experimento de deshidratación. Curva de vulnerabilidad.

A continuación se describen los procedimientos que se hicieron para obtener los segmentos de tallo requeridos para construir la curva de vulnerabilidad usando el aparato de Sperry (Sperry *et al.*, 1988); los parámetros hidráulicos y las tinciones aplicadas para obtener los conteos de vasos con aire, funcionales y con tílides.

4.3.1. Tamaño de las ramas empleadas para todos los experimentos.

Se colectaron ramas de 2.5 m de largo, de allí se seleccionaron las ramas más jóvenes de aproximadamente 1 cm de diámetro. Las ramas se introdujeron en una tina con agua y se cortaron secciones de 20 y 40 cm de longitud, dependiendo del experimento. Bajo agua, se hicieron segmentos finales de 10 cm que se emplearon para los tres experimentos que se describen a continuación.

4.3.2. Deshidratación, procesamiento y seccionamiento de ramas.

Para poder construir la curva de vulnerabilidad, observar el desarrollo de tílides como resultado de la deshidratación de ramas y calcular los parámetros hidráulicos que se requieren para calcular la $PLC_{50\%}$, se colectó una rama con follaje de 140 árboles. Cada una se guardó en una bolsa de plástico negro y todas se trasladaron al laboratorio de la Estación Biológica 'La Mancha' del Instituto de Ecología A. C. Las primeras doce ramas colectadas y embolsadas se dejaron reposar aproximadamente 4 horas para equilibrar la columna de agua dentro de toda la longitud del xilema,

después se les midió el Ψ_p a sus hojas empleando una bomba de Scholander. Este lote de ramas se consideró el representante del tiempo cero (Figura 7).

El resto de las ramas se deshidrataron al aire libre. Después de varias horas de deshidratación se seleccionó otro lote de doce ramas que tuvieran Ψ_p más negativos que las del primero, aproximadamente del orden de -5 bares más bajos. Las ramas se embolsaron durante 4 horas. Cada lote de doce ramas seleccionadas y reposadas en bolsas negras se usaron para obtener segmentos de tallo de 20 cm de longitud para emplearse en las tinciones y para mediciones de flujo, como se explica en la siguiente sección. Después de horas o días de deshidratación, las ramas restantes experimentaron mayor tensión en las columnas del xilema, de manera que los valores de Ψ_p fueron cada vez más negativos. Cada día se fueron seleccionando lotes de doce ramas deshidratadas que tuvieran Ψ_p más negativos a los lotes anteriores. La deshidratación y selección de tallos duró aproximadamente 15 días hasta que las últimas doce ramas ya no tuvieran hojas. El Ψ_p de las ramas sin hojas se obtuvo de los tallos apicales más delgados (Figura 7).

4.3.3. Preparación de segmentos y obtención de flujos.

Todos los segmentos de 20 cm de longitud obtenidos de las ramas deshidratadas y mantenidos bajo agua, se tiñeron con fucsina básica, después se cortaron bajo agua en dos porciones de 10 cm cada una. Una de las porciones se usó para la calcular los embolismos anatómicos, de acuerdo con el procedimiento antes descritos. La otra porción se usó para medir los embolismos fisiológicos, como se describe a continuación.

4.3.4. Embolismos fisiológicos. Modelación usando la ecuación de Pammenter y Vander Willigen (1998).

Las porciones de tallos usados para medir los embolismos fisiológicos se pulieron en sus cantos con un navaja de un filo, y se les removió 0.5 cm de la corteza. Estos segmentos se instalaron en las mangueras del sistema diseñado por Sperry *et al.* (1988) (Figuras 7 y 8). El primer flujo se obtuvo pesando el volumen de agua por tiempo (F) que saldría de cualquier tallo instalado en el sistema de Sperry (Figura 8).

Para obtener el segundo flujo fue necesario sacar, de los segmentos, las burbujas de aire como sigue: el tanque de Nitrógeno mueve a presión (entre 0.1 y 0.15 MPa) el agua que se encuentra en el tanque de aire cautivo, este agua pasa a través de los segmentos y remueve el aire interno de los vasos. Para obtener el tercer flujo se repitió la operación descrita para el segundo flujo. Posteriormente se desmontaron los segmentos, a los que se les pasó verde rápido usando una manguera montada en un extremo del segmento (Figura 6 C).

Para calcular el área real del xilema, se midieron los diámetros totales de los segmentos, el del xilema y de la médula empleando un vernier. Después estos segmentos se cortaron transversalmente a la mitad para contar con un microscopio estereoscópico: los vasos funcionales, embolizados y con tílides.

Empleando los valores del área real del xilema de cada tallo, el número de vasos con tílides, el de los funcionales y el de los embolizados se calcularon los valores ponderados para cada tipo de vaso.

Con los valores medidos de flujos iniciales (nativos), segundos y terceros (F_i , F_1 , F_3), se calcularon los valores experimentales de conductividad hidráulica ($K_{hnativa}$, K_{h1} y K_{h2} ; ver Ec. 3) y la Máxima conductividad hidráulica (MK_h). Por otro lado se calcularon los valores de conductividades específicas ($K_{snativa}$, K_{s1} y K_{s2} ; usando K_h / área real de xilema) y la Máxima Conductividad específica (MK_s). Con los valores nativos y máximos de K_s se obtuvo la pérdida de conductividad hidráulica (PCL) para cada segmento.

Para el cálculo de las conductividades hidráulicas experimentales iniciales y finales se usó la ecuación:

$$K_{h-exp} = Fdx/dp, \quad \text{Ec. (10)}$$

donde F es el flujo obtenido con el aparato de Sperry, dx es la longitud del segmento de tallo (10 cm), dp es la presión hidrostática del agua a cierta altura.

Para el cálculo de la conductividad específica se usó la siguiente ecuación:

$$K_{s-exp} = K_{h-exp}/A_x, \quad \text{Ec. (11)}$$

donde A_x es el área que ocupa el xilema.

Con los valores de las conductividades específicas finales e iniciales ($K_{s-final}$ y $K_{s-inicial}$) se calculó la pérdida de conductividad hidráulica (PLC) usando la siguiente ecuación:

$$PLC = (K_{s-final} - K_{s-inicial}) / K_{s-inicial} * 100 \quad \text{Ec. (12)}$$

Con los valores calculados de PLC y los de Ψ_p , para cada segmento de rama se obtuvo la ecuación para a un modelo de tipo sigmoideal de la pérdida de conductividad hidráulica (PLC vs. Ψ_p) para el xilema de *G. sepium* de acuerdo con la ecuación de Pammenter y Vander Willigen (1998), usando el programa Stata 7 y de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$PLC = b1 / (1 + \exp(b1 * (y - b2))), \quad \text{Ec. (13)}$$

Se elaboraron las gráficas para obtener el valor del potencial hídrico al 50 % de PLC y determinar la resistencia a la cavitación del xilema. También las gráficas entre Ψ_p y el desarrollo de tálides, la pérdida de vasos funcionales en el tiempo de deshidratación y la formación de émbolos

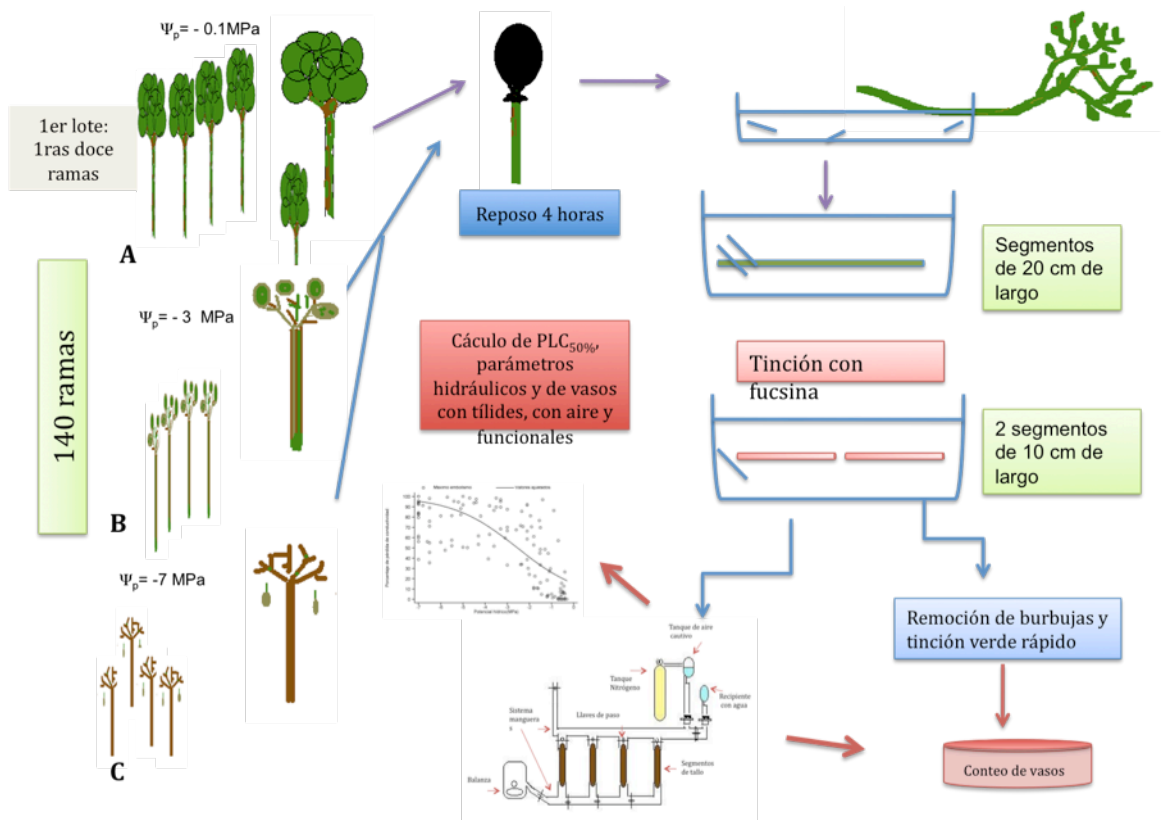


Figura 7. Diagrama de flujo del proceso de deshidratación de las ramas que se emplearon para el experimento de deshidratación con el que se construyó la curva de vulnerabilidad y se hizo el conteo de vasos con tñides, con aire y funcionales.

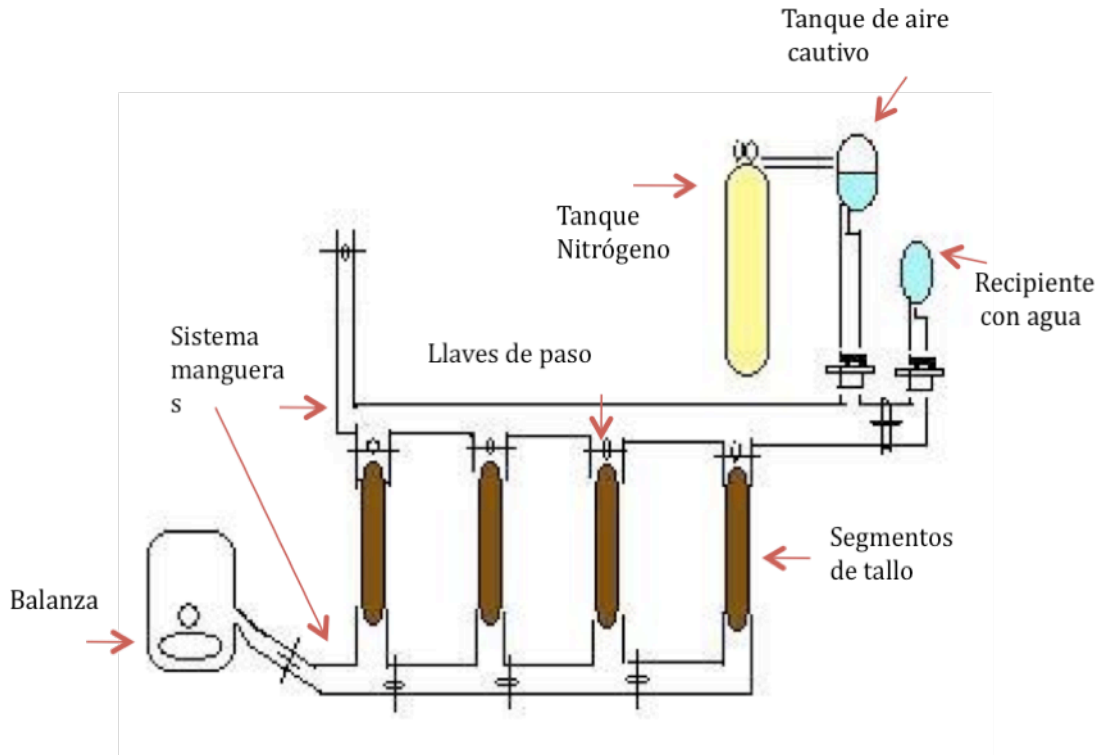


Figura 8. Modelo simplificado del aparato de Sperry (Sperry *et al.*, 1988)

5 DINÁMICA ESTACIONAL DE TÍLIDES

5.1. Recolecta de material biológico.

Se colectaron aproximadamente cada dos meses de 30 a 85 ramas de 2.5 a 3 m de longitud. Los meses del año colectados fueron: agosto y noviembre del año 2003; enero, marzo, mayo y julio del siguiente año. La preparación de las muestras fue similar a la realizada para el experimento de deshidratación, de manera que también se obtuvieron valores para F_i , F_1 , F_2 , K_{hi} , K_{h1} y K_{h2} , MK_h , K_{si} , K_{s1} , K_{s2} , MK_s , PCL y ψ_p (Figura 7). Se hizo el cálculo ponderado de vasos con tílides, vasos funcionales y con aire con respecto al área del xilema.

5.2. Análisis estadístico.

Se hicieron análisis de varianza, de regresión y multivariado, con análisis discriminante, para observar qué variables explican el fenómeno de formación de tílides. Se usaron los programas StataCorp. (2001) y SPSS (2003).

6 INDUCCIÓN EXPERIMENTAL DE TÍLIDES USANDO VACÍO Y DESHIDRATANDO EN CÁMARA HÚMEDA O AL AIRE LIBRE.

6.1. Procedimiento para cavitación y deshidratar usando vacío.

En la Figura 9 se muestra el procedimiento que se realizó para este experimento. Se colectaron 50 ramas provenientes de distintos árboles, de 2 a 2.5 m de largo con diámetros en su sección media de 1 cm y corteza de color verde claro, se guardaron en bolsas de plástico negras y se trasladaron al laboratorio. Considerando que la longitud máxima de vasos para esta especie es mayor a 1.50 m, entonces un vaso funcional, uno con tálides o uno con émbolos recorren una porción central mínima en cada rama colectada de 40 cm de longitud. Por lo anterior las ramas se redimensionaron bajo el agua quedando 50 tallos de 40 cm de longitud dentro de un depósito con agua. Cada uno de estos nuevos tallos se cortaron transversalmente en cuatro segmentos de 10 cm de longitud que se etiquetaron con el mismo número (4 con el número 1, 4 con el número 2, hasta completar 50; en total 200 segmentos de tallo). Cuatro segmentos del mismo número se usaron para comparar el efecto de dos tratamientos (U = bajo el agua y V = vacío) y dos condiciones de secado (D = secado al aire libre y W = cámara húmeda) sobre los tres tipos de vaso presentes en estas porciones de tallo. El procedimiento fue el siguiente: los 200 segmentos fueron inicialmente teñidos con fucsina. De los cuatro segmentos, dos permanecieron bajo el agua, mientras que a los otros dos se les extrajo el agua con vacío durante 1 minuto usando una bomba de vacío a 0.1 MPa de presión. Dos segmentos, uno conservado bajo agua sin vacío (U) y otro pasado por el vacío (V) se dejaron secar al aire libre (D); los otros dos segmentos (U y V) se dejaron secar en una bolsa simulando una cámara húmeda (W), como se muestra en la Figura 9. En cuatro categorías de tiempo se hicieron las cuatro repeticiones de experimentos de inducción: día 0 (segmentos 1-10), día 2 (11-20), día 4 (21-30), día 8 (31-40), día 16 (41-50). Estos intervalos se eligieron como los tiempos necesarios para permitir el crecimiento de las tálides, de acuerdo con los resultados de la curva de

vulnerabilidad. Cumplido el tiempo de secado por categoría, cada grupo de segmentos se congeló a -20°C para interrumpir el crecimiento de las tóides.

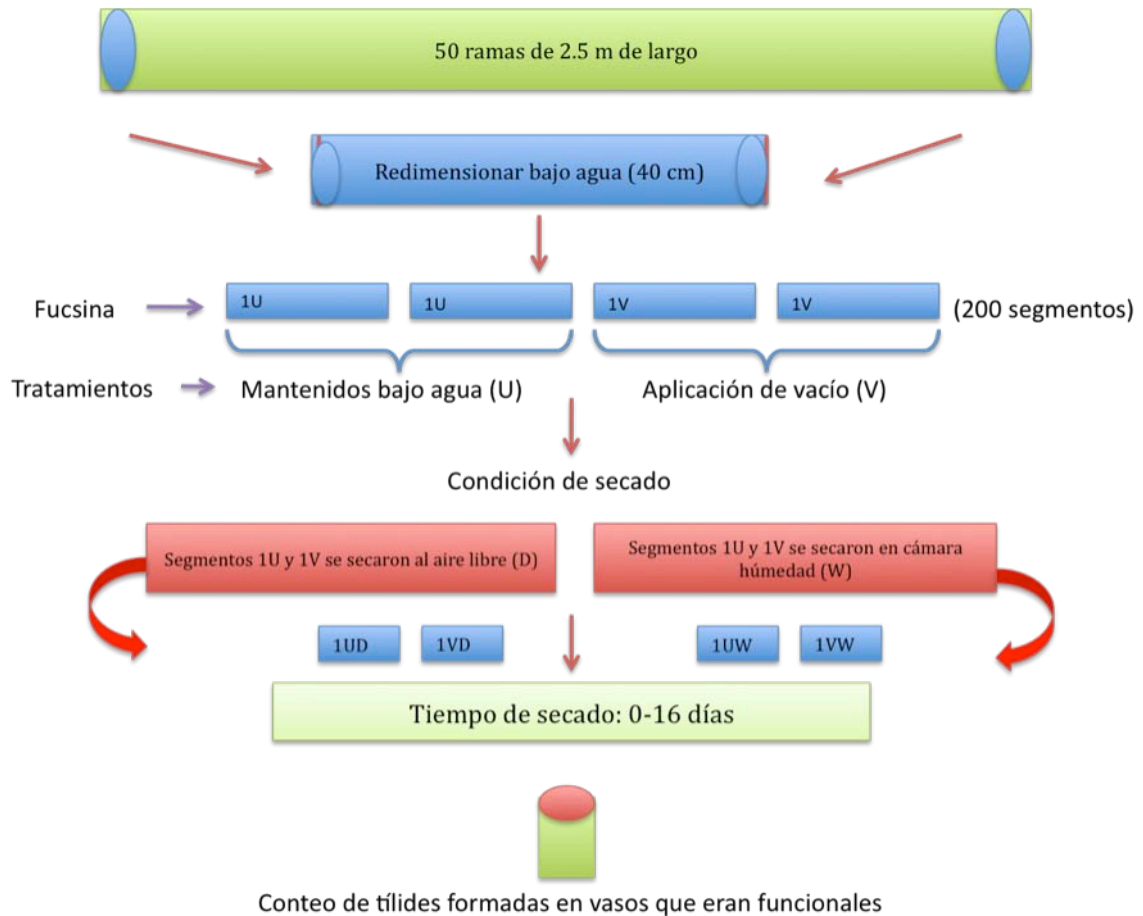


Figura 9. Experimento de inducción de tóides con dos tipos de tratamiento y dos condiciones de secado.

6.2. Análisis estadístico.

Se hicieron los análisis de varianza y de regresión para conocer si la pérdida del contenido de humedad y las dos condiciones de secado de los tallos explicaban el desarrollo de las tóides.

1 CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS E HISTOQUÍMICAS DE ALBURA Y DURAMEN CON ESPECIAL ÉNFAIS EN LAS TÍLIDES.

1.1. Características histoquímicas de tílides, parénquima y fibras.

De acuerdo con los resultados de esta sección se observó que las tílides presentes en vasos cercanos al cambium vascular, son de paredes primarias, y contienen almidón en su interior (Tabla 1). Las paredes de las tílides presentes en vasos de albura más interna se engruesan y lignifican conteniendo gomas de origen polifenólico o cristales romboidales. Las tílides de vasos de duramen presentan paredes gruesas con cristales romboidales y algunas gomas. Se observa que hay presencia de abundantes lípidos en el parénquima de albura y se observan en menor cantidad hacia el duramen. Se observa un incremento en la intensidad de pectinas esterificadas y ácidos grasos y un decremento de pectatos de calcio hacia el duramen, lo que es consistente con lo descrito por Kaus, *et al.* (1996) (Figura 10).

Las células del parénquima axial y radial presentan características histoquímicas similares a las de las tílides en la albura; hacia el duramen ambos tipos de parénquima se lignifican más que las paredes de las tílides. Se observa que las paredes de las fibras se lignifican con mayor intensidad hacia el duramen (Tabla 1).

1.2. Características morfológicas de tílides de albura y duramen.

Los vasos de *G. sepium* forman tílides muy cerca del cambium vascular, éstas provienen del parénquima axial y del radial. Aparecen como pequeñas yemas acompañadas de secreciones de pectinas (Tabla 1 y Figura 11) y se puede apreciar su desarrollo en vasos que podrían estar llenos de aire de tallos de pequeñas dimensiones (Figuras 11 y 12). La presencia de yemas en vasos jóvenes de albura que están llenos de aire sugiere la potencialidad de la relación estructural punteaduras de vaso-parénquima, que tiene como consecuencia el bloqueo de vasos recientemente disfuncionales (Figuras 13, 14).

Hacia el duramen las tílides presentan paredes más gruesas y se aprecian depósitos de gomas de origen polifenólico o cristales hacia sus cavidades (Figura 14, Tabla 1). Hacia el duramen se observa que las tílides conservan los grosores alcanzados en la zona de transición pero presentan mayor lignificación y depósitos de ácidos grasos en las paredes. Se distinguen dos tipos de tílides por sus contenidos: algunas con gomas y la mayoría con cristales romboidales (Figura 14). En secciones longitudinales se aprecia que el número de series de tílides sugiere una relación con el diámetro de los vasos.

Adicionalmente se observó que las tílides aumentan hacia la región del duramen (Figura 15) y que la albura en estos árboles ocupa aproximadamente el 35% del xilema secundario, y el 65% de duramen. En el análisis de las tílides de la albura se apreció en secciones transversales que el 60 % de la albura presenta vasos bloqueados totalmente con tílides.

Tabla 1. Presencia y grado de intensidad de componentes histoquímicos. c = celulosa, he = hemocelulosa, pc= pectinas, ga = granos de almidón, lip= lípidos, Lig =lignina

		Azul de T	Lugol	Sudán	Hidroxilamina Clorhídrica	Ac Tánico-Cloruro Férrico
Albura	Tílides	c, he, pc +++	ga +++	lip +	pe +	pc +++
	Fibras	lig ++		lip +	pe +	pc +
	P.A	c, he, pc ++	ga +++	lip +++	pe +	pc +++
	P.R	C, he, pc ++	ga +++	lip +++	pe +	pc +++
Duramen	Tílides	Lig +++	L +++	lip ++	pe ++	pc +
	Fibras	Lig +++	Lig +++	lip +	pe ++	
	P.A	Lig +++	Lig +++	lip ++	pe ++	pc +
	P.R	Lig +++	Lig +++	lip ++	pe ++	pc +

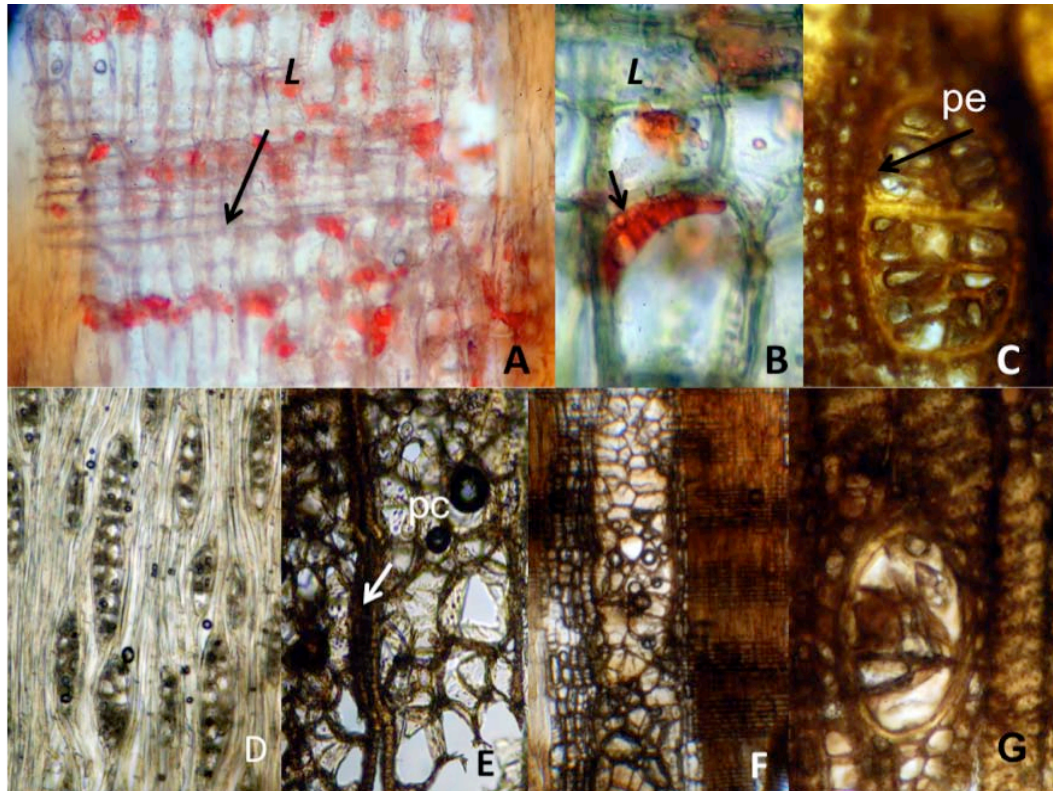


Figura 10. Alburia. A y B. Secciones radiales, tinción Sudán III. C, E-F Duramen. C. Sección transversal, tinción hidroxilamina clorhídrica. D. Alburia. Sección tangencial. E. Sección radial. D y E, tinción Ácido Tánico-Cloruro Férrico. F. Sección radial. G. Sección transversal. F y G, tinción Sudán III. L. lípidos, pe: pectinas esterificadas, pc: pectatos de calcio.

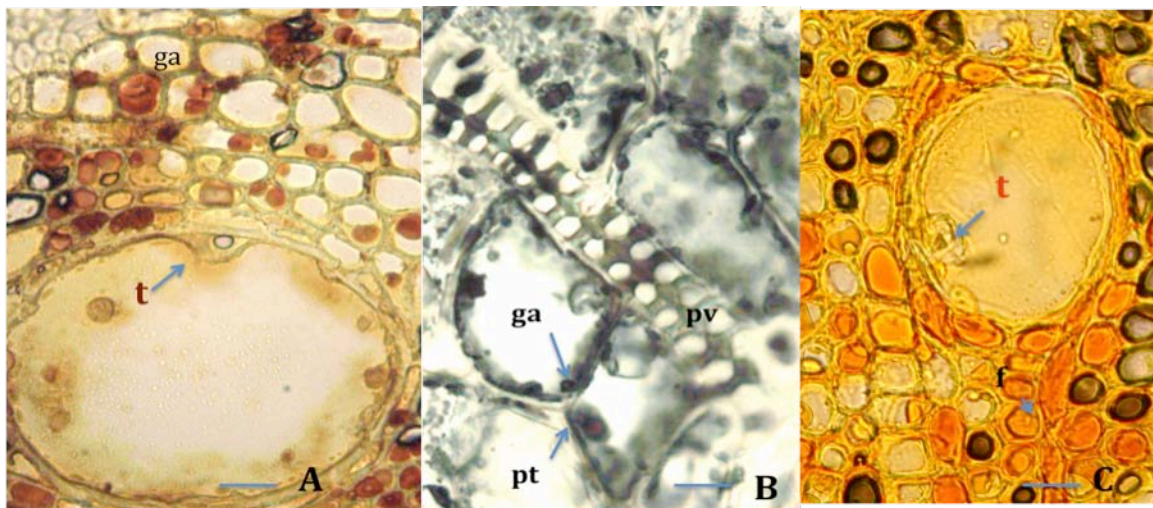


Figura 11. Tánidos en desarrollo (secciones transversales). A y B. Tinción lugol, **ga**. granos de almidón, **t**. tánidos, **pt**. pared de la tánidos, **pv**. paredes de los vasos. C. Ácido tánico-cloruro férrico, **f**. paredes de la fibras lignificadas.

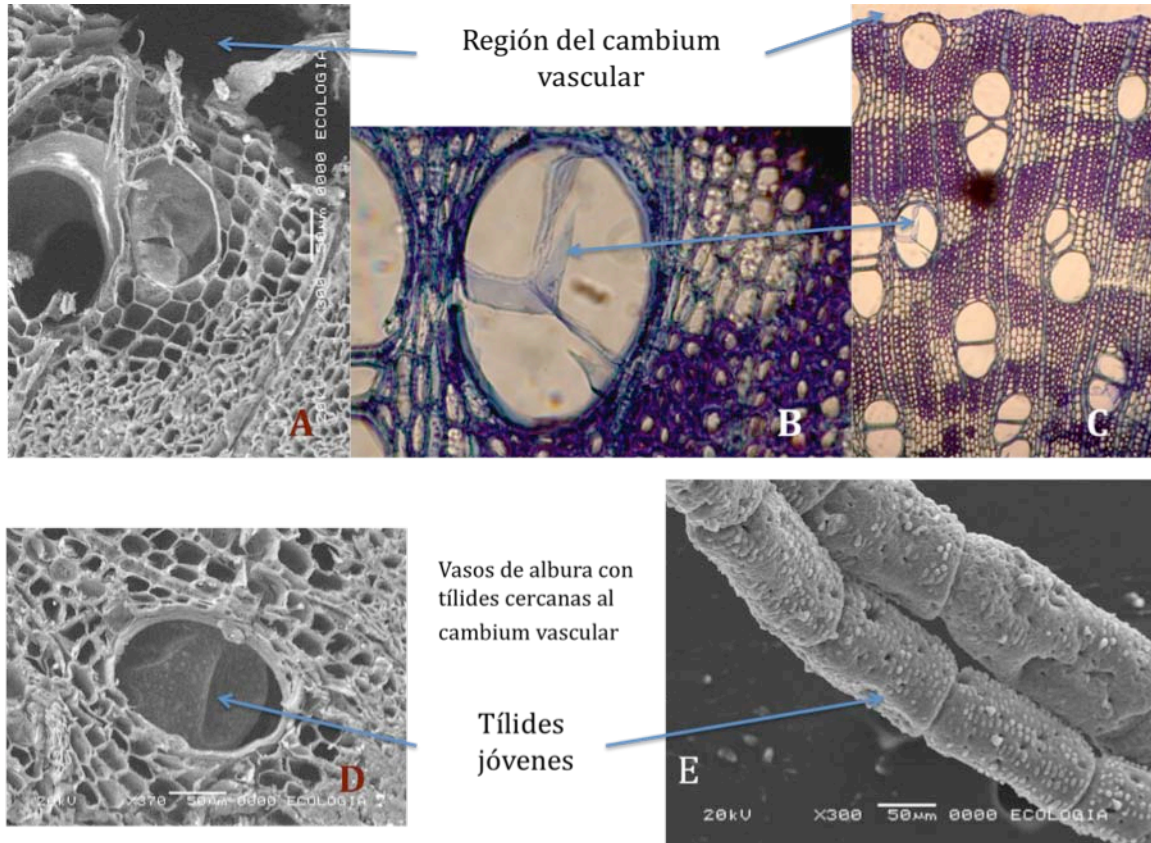


Figura 12. Tílides jóvenes. A-D. Secciones transversales que muestran tílides en vasos cercanos al cambium vascular. B y C, tinción con Azul de toluidina. E. Micro molde del interior de vasos, hechos con silicón. Las tílides en desarrollo se ven como depresiones de las paredes.

Tíldes de albura

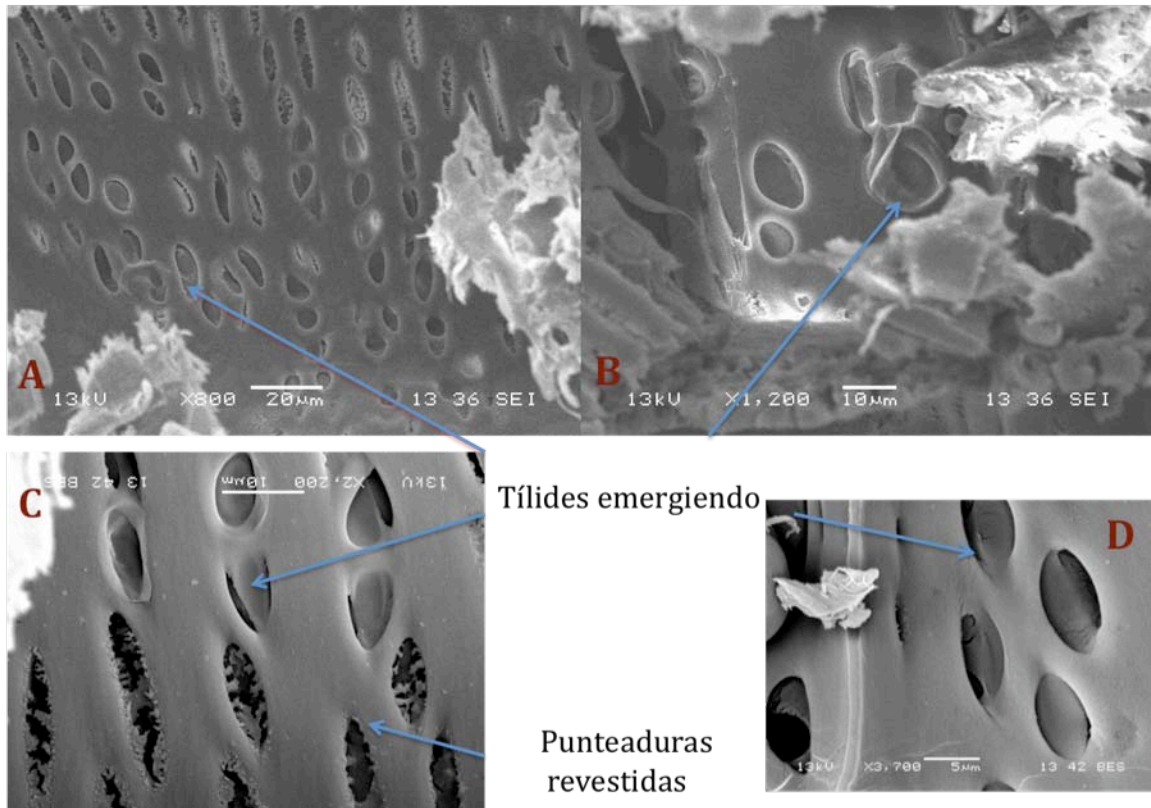


Figura 13. Tíldes en desarrollo y punteaduras revestidas en albura.

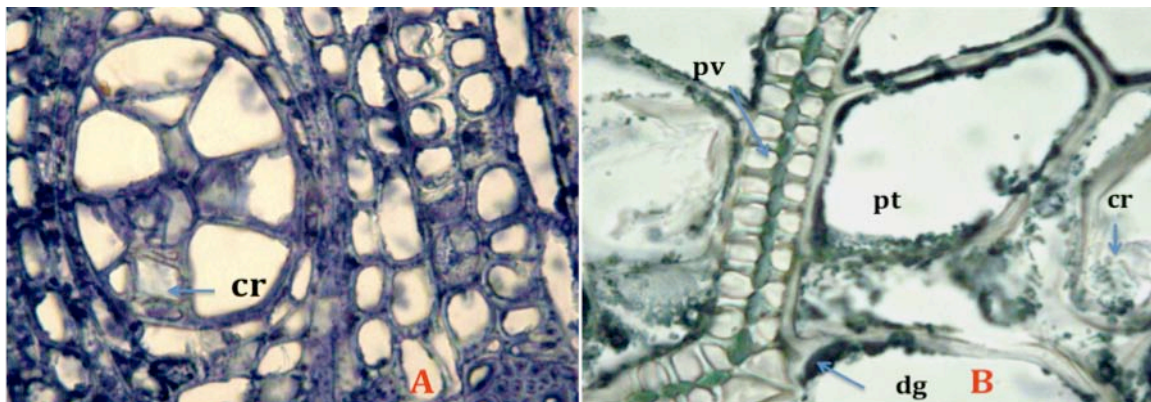


Figura 14. A. Sección transversal. B. Sección radial. Tíldes en zona de transición. cr, cristales, dg, depósitos de gomas, pv, pared del vaso, pt, pared de la tíldes.

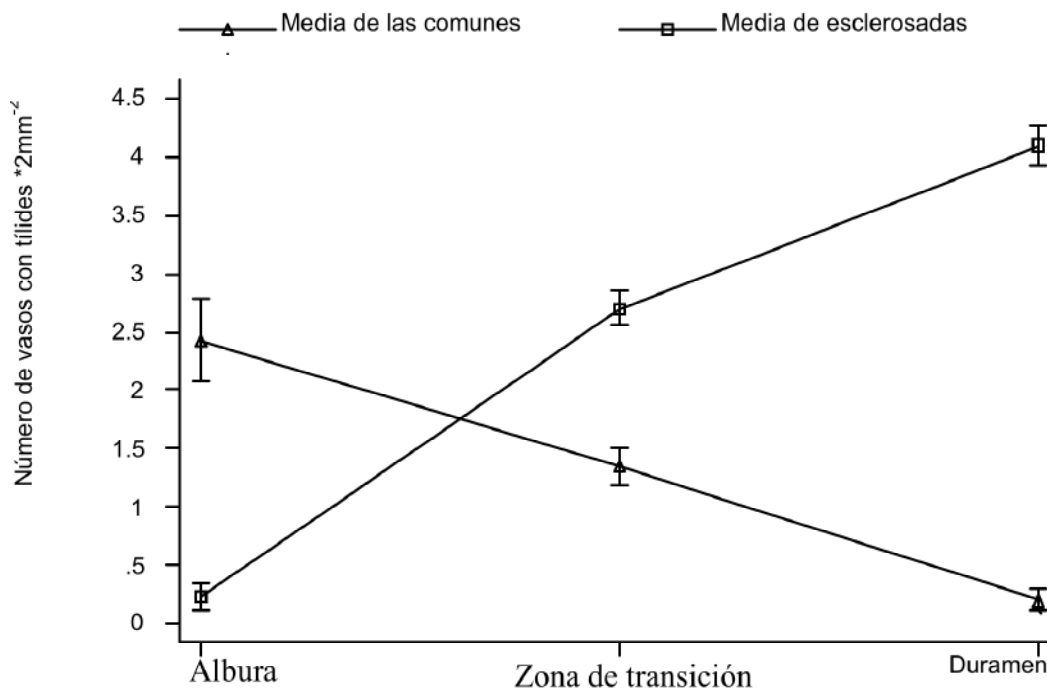


Figura 15. Incremento y decremento de tílides comunes y esclerosadas en vasos en tres regiones del tronco principal. Las tílides comunes disminuyen y las esclerosadas aumentan hacia el duramen. Las barras paralelas indican el error estándar.

2 ANATOMÍA DE LA MADERA DE *Gliricidia sepium*.

2.1. Características macroscópicas.

La madera no presenta zonas de crecimiento definidas. Presenta diferencias marcadas entre albura y duramen. La albura presenta vetas de color castaño muy pálidas (10 YR 8/4) a amarillas (10 YR 8/6) y el duramen vetas de color castaño oscuro amarillentas (10 YR 4/4) y castaño amarillentas (10 YR 5/4). La textura es mediana, el hilo es entrecruzado, el veteado es pronunciado, el olor y el sabor son característicos (Figura 16). No existen diferencias marcadas entre zonas de crecimiento. Los vasos y el parénquima axial son visibles a simple vista. El duramen presenta fluorescencia.

2.2. Características microscópicas (Tablas 2 y 3).

La porosidad es difusa. Los elementos de vaso son múltiples radiales, de dos a tres y solitarios, en ocasiones hasta cuatro, muy pocos de $2(1-5) \cdot \text{mm}^{-2}$,

extremadamente cortos de 180 (80-280) μm , y de diámetro mediano de 179 (68-272) μm . Las punteaduras intervasculares son revestidas (Figuras 17 C-D) y las de campo de cruzamiento vaso-radio tienen rebordes internos bien distinguibles (Figura 17 E-F), similares a las intervasculares. Las punteaduras miden de alto 4.3 (2-10) μm y de ancho 10.8 (6-20) μm , por lo que se consideran de tamaño grande; se presentan tanto en caras radiales como en tangenciales (Figuras 14 y 17). La pared del vaso posee punteaduras intervasculares formadas por un canal central con ornamentaciones internas, el que abre hacia el interior formando una cavidad oval interrumpida perpendicularmente por la membrana de la punteadura. En las de vaso-vaso ambas cavidades están separadas por las membranas primarias (Figura 18 A); en las de vaso-parénquima sólo se observa una cavidad (Figura 18 B).

El parénquima axial es aliforme y aliforme confluyente de varias células de ancho (Figuras 12 B-C, 14 A). En caras tangenciales se presentan en cordones de más de 8 células de longitud. Presentan cristales romboidales de oxalato de calcio.

Los radios son de 3(2-4) series, moderadamente finos de 33 (16-66) μm , extremadamente bajos de 171(96-360) μm y numerosos de 10 (7-13)* mm^{-1} . Presentan una ligera estratificación; conteniendo granos de almidón en albura y gomas en duramen (Figura 11 B, Tabla 1).

Las fibras son de tipo libriforme, de longitud mediana de 1178 (860-2000) μm , de diámetro fino de 19(8-30) μm y paredes gruesas de 7(2-14) μm . Presentan gomas en el lumen hacia el duramen.

Densidad relativa : Albura 0.73 (mediana) y duramen 0.75 (alta) (IAWA, 1989). El índice de vulnerabilidad es de 93.



Figura 16. Aspectos macroscópicos de la madera A. Cara longitudinal. B. Cara transversal.

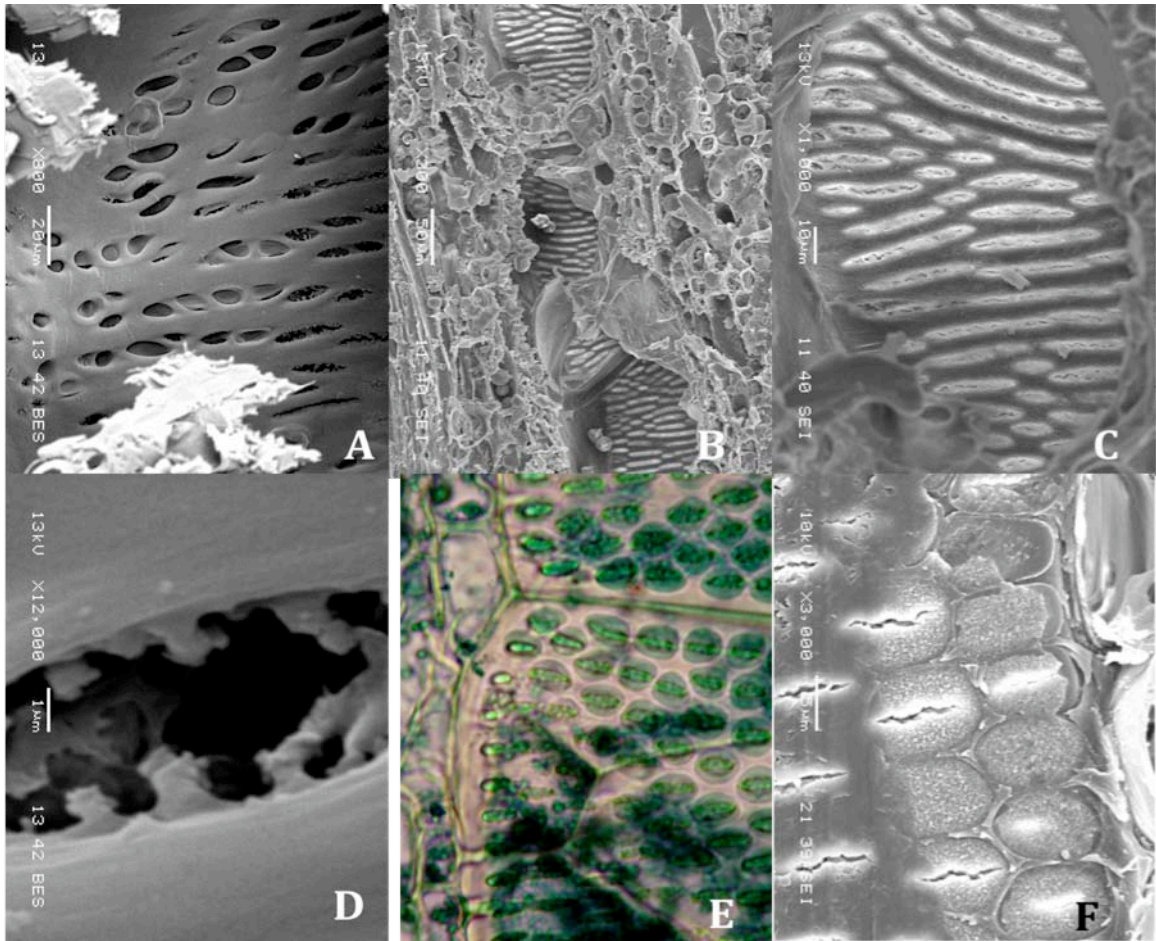


Figura 17. Tipos de punteaduras en los vasos. A-D. Punteaduras revestidas de vaso-parénquima. E-F. Punteaduras revestidas de vaso-vaso.

2.3. Diferencias en las características anatómicas microscópicas (Tablas 2 y 3).

Se encontraron tres grupos de características significativamente diferentes.

1. Entre las zonas, entre árboles y en la interacción árboles-zona para: la altura de las punteaduras ($R^2 = 0.40$, $p < 0.01$).

2. Entre árboles y entre la interacción árboles*zona para: el número de vasos / mm^2 ($R^2 = 0.12$, $p < 0.01$), el diámetro de vaso ($R^2 = 0.18$, $p < 0.01$), la anchura de las punteaduras ($R^2 = 0.18$, $p < 0.01$), el número de radios / mm ($R^2 = 0.42$, $p < 0.01$), la altura de radios ($R^2 = 0.21$, $p < 0.01$), la anchura de radios ($R^2 = 0.48$, $p < 0.01$), la longitud de fibras ($R^2 = 0.35$, $p < 0.01$) y el grosor de las fibras ($R^2 = 0.58$, $p < 0.01$).

3. Entre árboles para: la longitud de vasos ($R^2 = 0.26$, $p < 0.01$) y el diámetro de fibras ($R^2 = 0.12$, $p < 0.01$). En general se observa que aunque existen diferencias

significativas de las características anatómicas en los diferentes niveles, éstas son muy bajas.

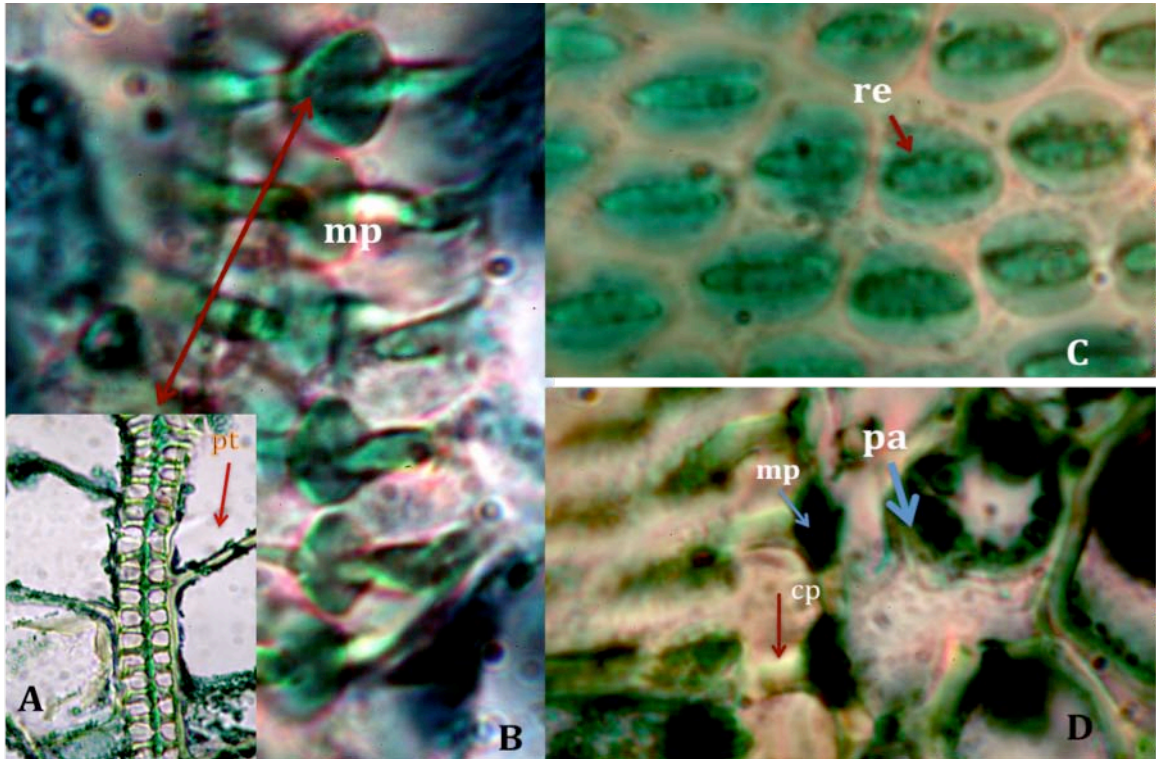


Figura 18 A y B. Dos vasos longitudinalmente conectados. C. Punteaduras intervasculares. D. Conexión vaso-parénquima. pt. pared de la tálide. mp. membrana de la punteadura, re. revestimiento, pa. parenquima axial, cp. Canal de la punteadura.

Tabla 2. Medias de caracteres microscópicos, densidad relativa, contenidos de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, $K_{h-teórica}$ para vaso y área de albura. *significativamente diferente con respecto al duramen ($p < 0.05$)

Albura	Árbol 1	Árbol 2	Árbol 3	Árbol 4	Árbol 5	Árbol 6
Vasos*mm ⁻²	2.2	2.1*	2.1	2.5*	1.8	2.3
Diámetro de vaso	169*	195.5	171.15	192	176.24*	158*
Longitud de vaso	155	166	193	174*	211.6*	183
Altura de punteadura	4.4	3.51	5.85	7*	6*	4.07
Anchura punteadura	11.9	9.09*	10	13.8*	11.5	9.48
Anchura de radio	41*	24*	26*	38	33*	37*
Altura de radio	149*	187	180	178	170*	160*
# de radios*mm ⁻¹	10*	11*	10	8*	10*	11
Diámetro de fibra	20.4	18.9	18	19.3	20.44	20.29
Grosor de la pared de la fibra	7.5	8.6*	4*	8*	5*	6*
Longitud de la fibra	1283*	1228	1130*	1115*	1060*	1163*
Í. V.	93	98	82	87	107	76
Í. C vasos	0.028	0.0254	0.01213	0.0228	0.0088	0.015
Í. C fibras	0.40	0.38	0.25	0.43	0.027	0.25
Densidad relativa	0.81	0.65	0.70	0.762	0.742	0.713
Contenido de humedad.	27	38	34	40	38	40
$K_{h-teórica}$ (vaso) $mkgMPa^{-1}s^{-1}$	2.44×10^{-11}	4.02×10^{-11}	2.56×10^{-11}	4.4×10^{-11}	2.72×10^{-11}	1.79×10^{-11}
$K_{h-teórica}$ (área) $mkgMPa^{-1}s^{-1}$	1.30×10^{-10}	2.01×10^{-10}	1.38×10^{-10}	3.38×10^{-10}	1.05×10^{-10}	1.01×10^{-10}

Tabla 3. Medias de caracteres microscópicos, densidad relativa, contenidos de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, $K_{h-teórica}$ para vaso y área de duramen. *significativamente diferente con respecto a la albura ($p < 0.05$)

Duramen	Árbol 1	Árbol 2	Árbol 3	Árbol 4	Árbol 5	Árbol 6
Vasos*mm ⁻²	2.3	2.6*	2.5	1.9*	1.6	2.2
Diámetro de vaso	197*	191.3	178	199	172*	139*
Longitud de vaso	172	162	209	189*	237*	179
Altura de punteadura	4.46	3.57	4.66	2.33*	4.84*	3.39
Anchura punteadura	11.38	12.54*	10.66	9.81*	10.5	9.82
Anchura de radio	47*	29*	30*	36	27*	28*
Altura de radio	174*	175	177	169	212*	126*
# de radios*mm ⁻¹	9*	10*	10	10*	9*	11
Diámetro de fibra	20.7	16.36	18.5	20.24	19.89	19.82
Grosor de la pared de la fibra	8	6*	7*	4*	7*	4*
Longitud de la fibra	1291*	1223	1114*	1125*	1298*	1026*
Densidad relativa	0.87	0.77	0.77	0.73	0.749	0.75
Contenido de humedad.	16.4	23.9	21.7	34.1	32	28.2

Tabla 4. Comparación de valores de K_h teórica e I. V. calculados para xilemas de especies de la familia Fabaceae procedentes de Veracruz, Oaxaca y Yucatán

Valores de K_h $mkgMPa^{-1}s^{-1}$	<i>Gliricidia</i> <i>sepium</i> Veracruz	<i>Gliricidia</i> <i>sepium</i> Yucatán ¹	<i>Gliricidia</i> <i>sepium</i> Oaxaca	<i>Piptadenia</i> <i>flava</i> Oaxaca	<i>Prosopis</i> <i>laevigata</i> Oaxaca	<i>Acacia</i> <i>farnesiana</i> Oaxaca	<i>Cercidium</i> <i>plurifoliolatum</i> Oaxaca
de vaso	$2,98 \times 10^{-11}$	$1,38 \times 10^{-11}$	$2,85 \times 10^{-12}$	$4,36 \times 10^{-12}$	$1,16 \times 10^{-11}$	$2,52 \times 10^{-12}$	$5,05 \times 10^{-12}$
de área	$1,68 \times 10^{-10}$	$2,33 \times 10^{-10}$	$1,5 \times 10^{-09}$	$8,42 \times 10^{-10}$	$7,48 \times 10^{-10}$	$2,03 \times 10^{-10}$	$1,07 \times 10^{-09}$
² K_h área / K_h vaso	5.4	13	139	183	67	152	199
² I. V.	94	46	12	8	17	8	8

¹ Datos de *Gliricidia sepium* de Quintana Roo (Rebollar y Quintanar, 1998), ² el valor de r para I.V. y la K_h área / K_h vaso = - 0.5, $p < 0.001$.

2.4. Análisis multivariado de las características anatómicas.

2.4.1 Comparación entre árboles.

En la figura 19 se presenta la dispersión de las 396 muestras en un espacio definido por las dos primeras funciones del Análisis multivariado (ADM). Las dos primeras funciones discriminantes explican el 72.6% de la variabilidad observada y ambas son significativas ($p < 0.0001$). Aunque la λ de Wilks para las dos primeras funciones es relativamente baja (0.303) y significativa ($p < 0.0001$), se puede observar que existe una muy alta heterogeneidad dentro de los seis grupos (árboles) en las variables consideradas, de tal manera que los grupos no se separan claramente en el espacio discriminante (Figura 19).

En la Tabla 5 se presenta la matriz de estructura con los valores de correlación entre las variables originales y las dos primeras funciones del ADM. Las variables anatómicas que más contribuyen a la separación entre los grupos fueron, para la primera función en sentido positivo: el grosor de las fibras, la anchura de radios y la longitud de las fibras y en sentido negativo la longitud de los vasos. Para la segunda función en sentido positivo: la anchura de los radios y la altura de las punteaduras y en sentido negativo el número de radios* mm^{-1} .

2.4.2. Comparación entre épocas y entre zonas.

El ADM realizado para comparar registros de la estación seca con los de la estación lluviosa muestra que, aunque la separación entre grupos es significativa ($p < 0.01$), esta separación es muy poco clara, lo que se refleja en un λ de Wilks de

0.774. Esto se observa claramente en la figura 20 a, donde se aprecia la pobre, aunque significativa, separación entre los grupos. Considerando las correlaciones entre las variables y la función discriminante (Tabla 5), se obtiene que los tejidos de los árboles muestreados en la temporada de lluvias estarían caracterizados por una mayor longitud de los vasos ($r=-0.416$) y diámetro de las fibras ($r=-0.347$), mientras que en la temporada seca aumenta la longitud de las fibras ($r=0.655$).

En el caso de la comparación entre zonas de albura y duramen se presenta una situación muy similar pues aunque la λ de Wilks es significativa ($p<0.001$), su valor es muy cercano a la unidad (0.838). Esto también revela una muy pobre separación entre grupos (Figura 20 b). En este caso, la separación entre ambas zonas estaría determinada por la altura de la punteadura y el grosor de las paredes de las fibras, sin embargo se sugiere un mayor tamaño de muestra para sustentar la tendencia de estas variable.

Tabla 5. Matriz de estructura del ADM realizado con 396 muestras y 11 variables para seis individuos (árboles), dos épocas (secas y lluvias) y dos zonas (albura y duramen). Los valores representan la correlación entre las variables y las funciones discriminantes extraídas. Se muestran con negritas las variables ($r > 0.300$) que más contribuyen a la separación entre los grupos para cada función discriminante.

		ÁRBOL		ÉPOCA	ZONA
Variable		ADM1	ADM2	ADM1	ADM1
Características de elementos de vaso	Número / mm ²	0.091	-0.251	0.285	-0.021
	Diámetro	0.219	-0.053	0.260	-0.073
	Longitud	-0.349	0.399	-0.416	-0.289
	Altura punteadura	-0.113	0.412	-0.097	0.628
	Anchura punteadura	0.185	0.084	0.060	0.132
Radios	Anchura	0.557	0.445	0.005	0.035
	Altura	-0.101	0.071	0.098	-0.051
	Número / mm	-0.294	-0.440	-0.167	0.251
Fibras	Diámetro	0.011	0.242	-0.347	-0.018
	Grosor de pared	0.569	-0.199	0.282	0.314
	Longitud	0.311	0.089	0.655	-0.138

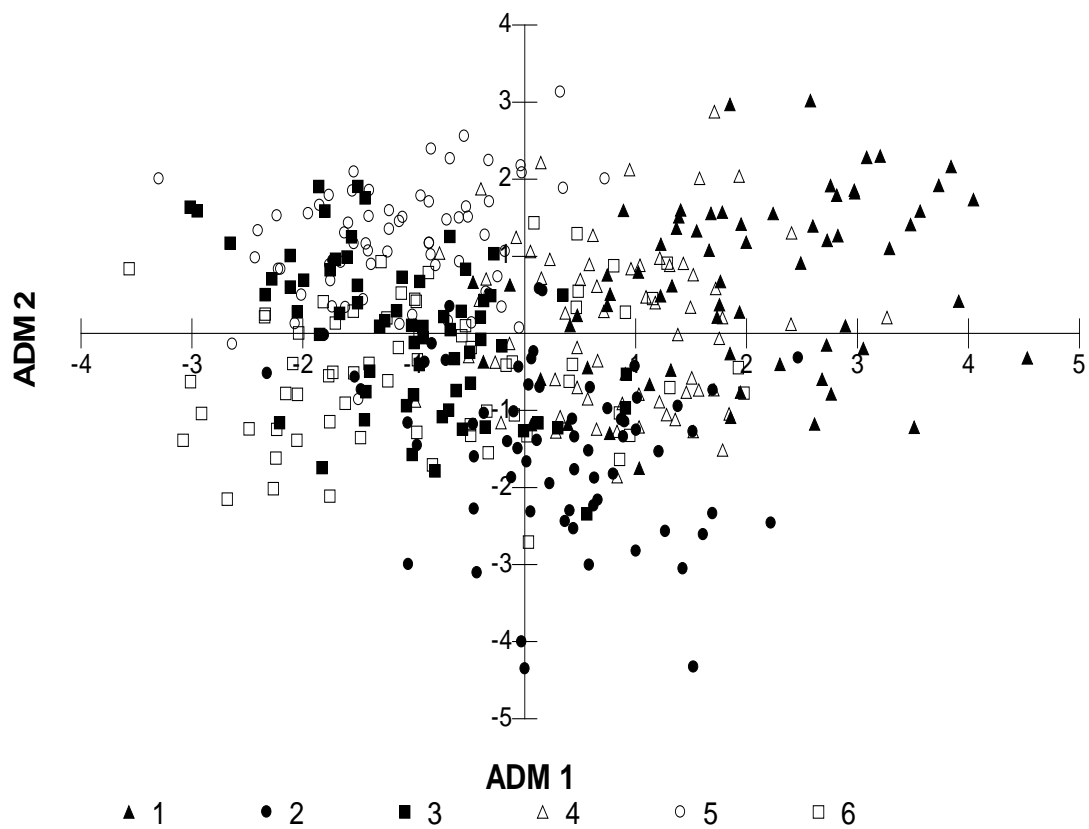


Figura 19. Diagrama de dispersión de 396 muestras provenientes de seis árboles en un espacio discriminante definido por las dos primeras funciones del ADM que explican el 73% de la variabilidad de la matriz.

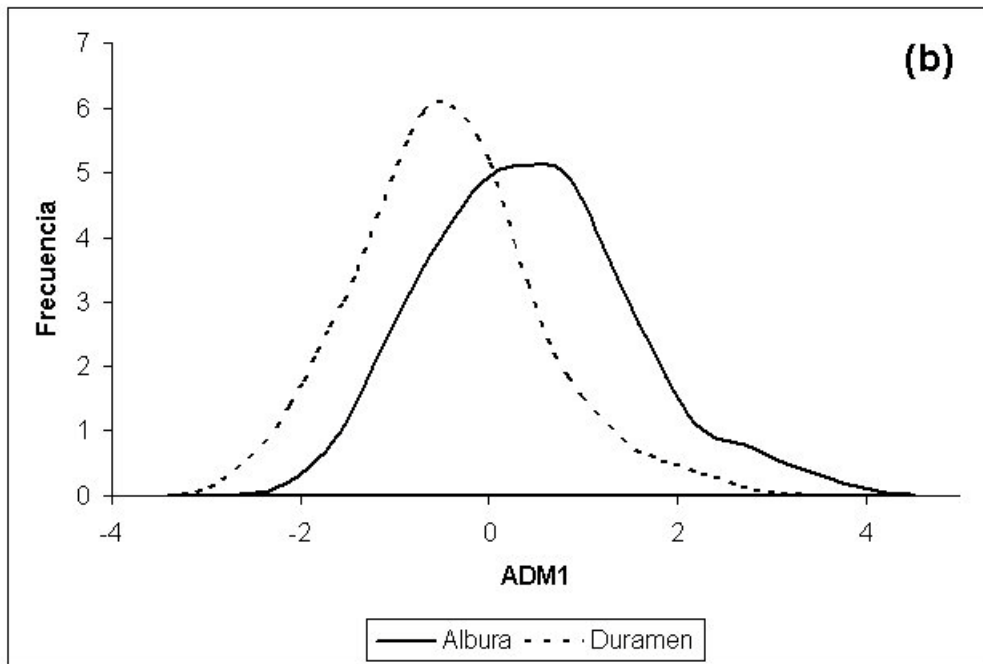
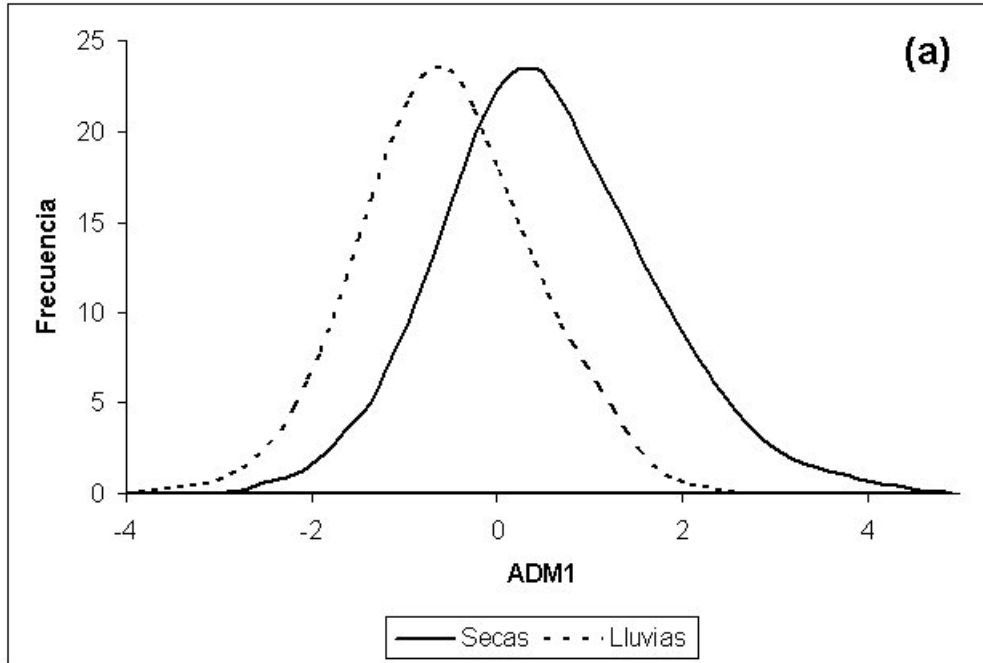


Figura 20. Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) a lo largo de la función discriminante extraída para (a) época (secas y lluvias) y (b) zona (albura y duramen). EDK generados a partir de la función ponderada de Epanechnikov con amplitud de ventana óptima de Haerdle de 0.837 (época) y 0.869 (zona).

3 PROPIEDADES FÍSICAS E HIDRÁULICAS

3.1 . Índices de vulnerabilidad, de colapso de fibras y vasos.

Con los ANOVA se encontró que para el índice de vulnerabilidad y de resistencia al colapso en vasos sólo hay diferencias significativas entre árboles ($R^2 = 0.72$, $p < 0.01$, $R^2 = 0.18$, $p < 0.01$). En la Tabla 4 que el valor más alto de I. V. es para la *G. sepium* procedente de Veracruz comparado con los valores de las *G. sepium* de Yucatán y Oaxaca.

Para el índice de colapso de fibras las diferencias estuvieron entre árboles, entre zonas y en la interacción árbol*zona ($R^2 = 0.44$, $p < 0.01$) (Figura 21 y Tablas 2 y 3).

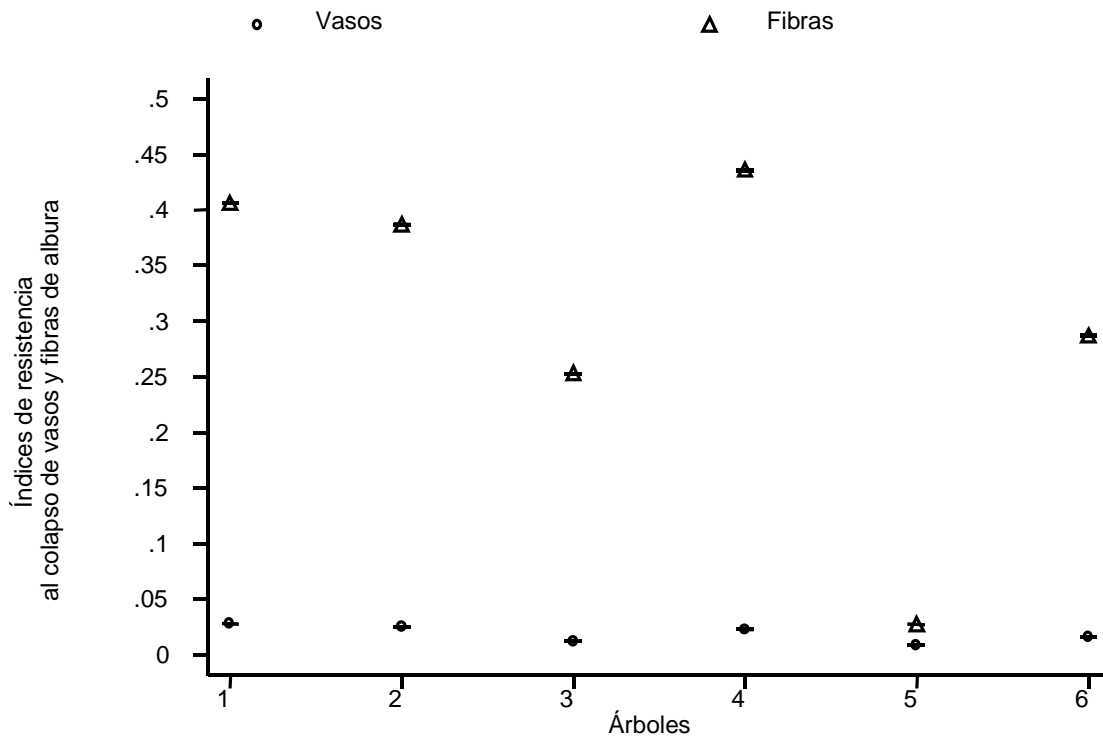


Figura 21. Representación de los errores estándares de los índices de resistencia al colapso de vasos y fibras para los 6 árboles.

3.2. Conductividad hidráulica teórica.

En la conductividad hidráulica de vaso ($K_{h \text{ vaso}}$) ($R^2 = 0.16$, $p < 0.01$) y de área ($K_{h \text{ área}}$) ($R^2 = 0.06$, $p < 0.01$) solo hubo diferencias entre árboles y en la interacción árbol*zona (Tablas 2 y 3). Los valores comparativos de $K_{h \text{ teórica}}$ calculada para vasos

y para el área que ocupan éstos revela que la densidad de vasos impacta el valor de K_h teórica en xilemas de leguminosas procedentes de selvas secas o de selvas medianas (*G. sepium* de Yucatán) (Tabla 4). Estos resultados sugieren que el xilema de *G. sepium* de Veracruz es más vulnerable o que el acceso al agua es seguro.

3.3. Densidad relativa y Contenido de Humedad

Los resultados de los análisis de varianza para la densidad relativa ($R^2 = 0.58$, $p < 0.01$) y para el contenido de humedad: ($R^2 = 0.85$, $p < 0.01$) sugieren que hay diferencias significativas entre árboles, entre zonas y entre su interacción (Tabla 2 y 3).

En la Tabla 6 se presenta la comparación entre las medias de la densidad relativa por épocas (secas y lluvias) y zonas (albura y duramen). Se puede apreciar que es significativamente mayor el contenido de humedad en las muestras provenientes de la temporada de lluvias que en las de secas, aunque no se observaron diferencias significativas en la densidad. Por otro lado, observamos claras diferencias entre la albura y el duramen para ambas variables.

Tabla 6. Comparación entre la época de secas y lluvias y entre albura y duramen en el densidad relativa y el contenido de humedad. Se presentan los valores promedio (error estándar) de las variables. D.r. = densidad relativa, C. H. Contenido de humedad.

	Secas	Lluvias	p	Albura	Duramen	p
D. r.	0.759	0.743	0.7576	0.728	0.776	0.0005
S/U	(0.0008)	(0.0437)		(0.0005)	(0.0006)	
% C. H.	27.174	35.714	0.00001	36.174	25.856	0.0005
	(7.410)	(3.085)		(4.069)	(6.568)	

4 CAVITACIÓN Y DESARROLLO DE TÍLIDES

4.1. Inducción de tílides usando diversas técnicas de deshidratación.

4.1.1. Deshidratación empleando la curva de vulnerabilidad.

La curva de vulnerabilidad para *G. sepium* se construyó empleando los datos de Ψ_p y el valor del porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PLC) que se

obtiene de la diferencia relativa entre la K_s final y la inicial. Los resultados relacionan la cantidad de aire dentro de cada segmento de tallo con respecto a su Ψ_p .

Considerando los valores de PLC y Ψ_p y de acuerdo con el modelo propuesto por Pammenter y Vander Willigen (1998), se obtuvo lo siguiente:

1. El xilema secundario de *G. sepium* es vulnerable al estrés hídrico a un $PLC_{50} = -2.4 \text{ MPa}$ y que el xilema secundario de esta especie pierde el 50 % de la conductividad al cuarto día del proceso de deshidratación. Esta situación se muestra en la figura 22 y de la ecuación 4.10 resulta:

$$PLC = b_1 / (1 + \exp(b_1 * (y - b_2))), \quad \text{Ec. (13)}$$

Por lo tanto,

$$PLC_{50} = 100 / (1 + \exp(.0637653 * (-2.4 + 35.822))).$$

2. El evento de pérdida de agua en movimiento en los vasos del xilema está asociado al desarrollo eventual de tílides (Figuras 23 y 24).

3. *G. sepium* pierde vasos funcionales y desarrolla tílides independientemente del diámetro de los vasos. (Figuras 25 y 26).

4. La cavitación ocurre como condición previa al desarrollo de estas estructuras, según se muestra en las Figuras 22, 23, 24 y 26).

5. A un $\Psi_p = -2.4 \text{ MPa}$, se observa que hay desarrollo de tílides entre el 30 y 95% de los vasos bloqueados por aire. Conforme los valores de 'x' son más negativos, estas estructuras ocupan hasta el 80% de los vasos del xilema, sin embargo alcanzan el 100% de bloqueo en un intervalo muy amplio de 'x' (Ψ_p). Esto sugiere que todos los vasos embolizados del xilema de *G. sepium* se ocluirán eventualmente independientemente de su diámetro (Figura 27).

6. Entre los días 0 y 3 de este experimento, entre el 20 y el 40% de los vasos están ocluidos con tílides: en el cuarto día ocurre un incremento notable de estas estructuras, lo que se observa en la figura 26, que muestra el desarrollo de tílides en el tiempo, bajo el efecto de la deshidratación.

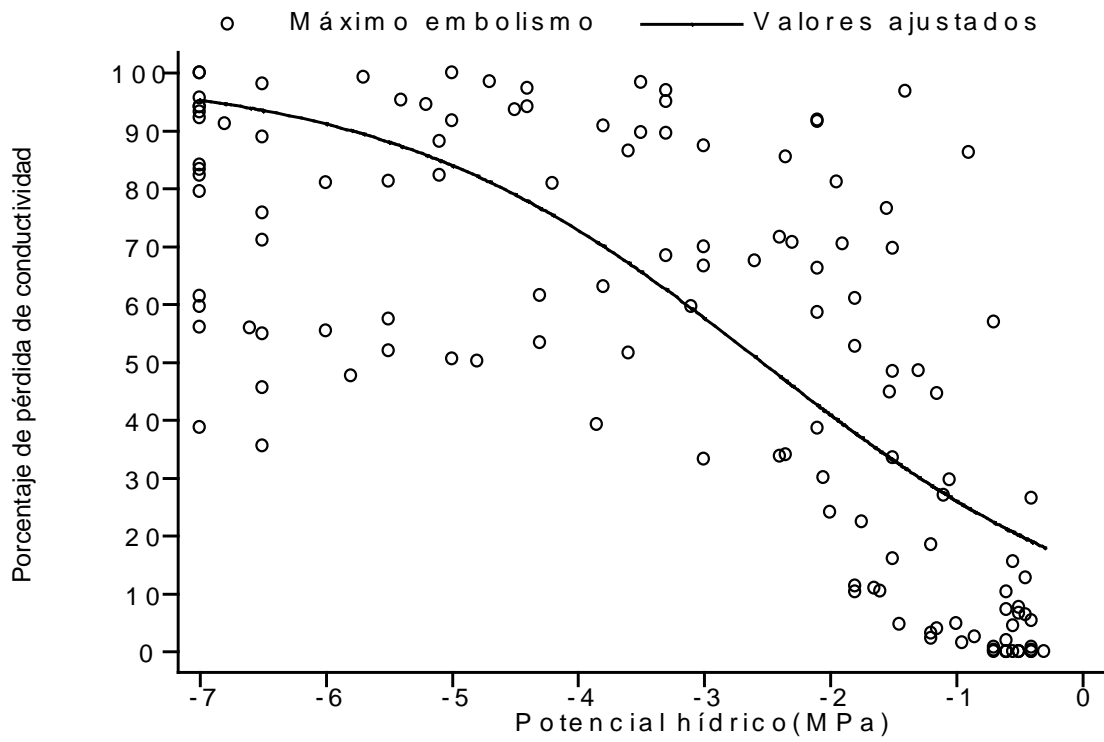


Figura 22. Curva de vulnerabilidad, los círculos son los valores experimentales y la línea continua representa los valores ajustados del modelo ($R^2=0.88$, $p < 0.05$).

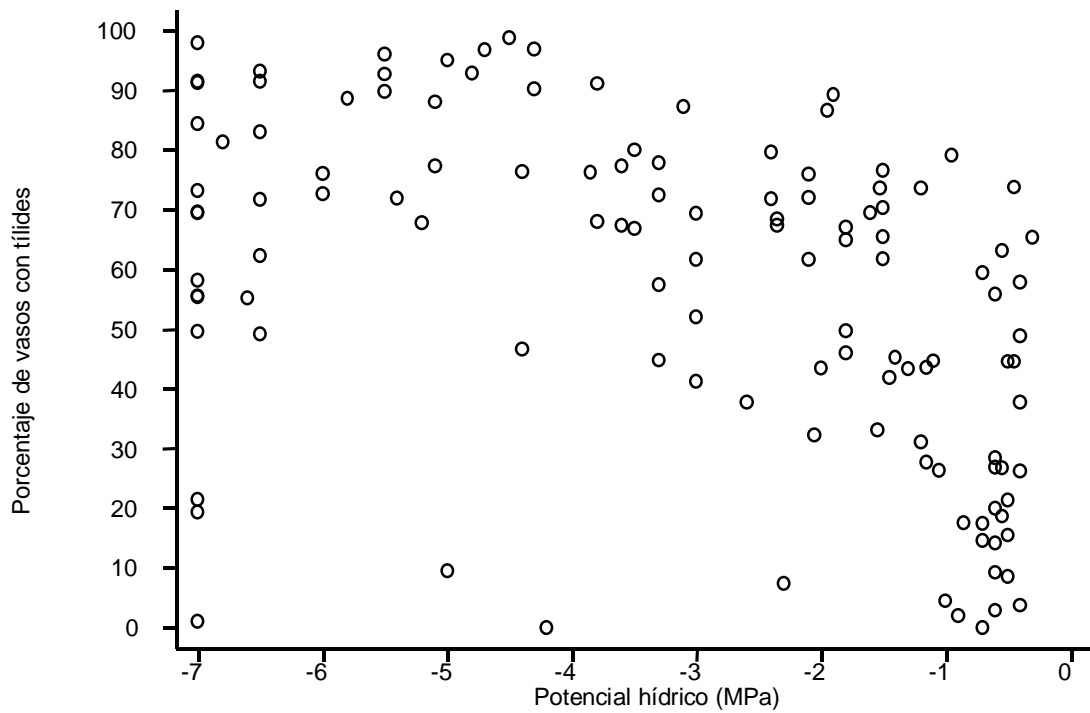


Figura 23. Desarrollo de tílides con respecto al decremento de los valores de ψ_p . Los círculos representan los valores experimentales

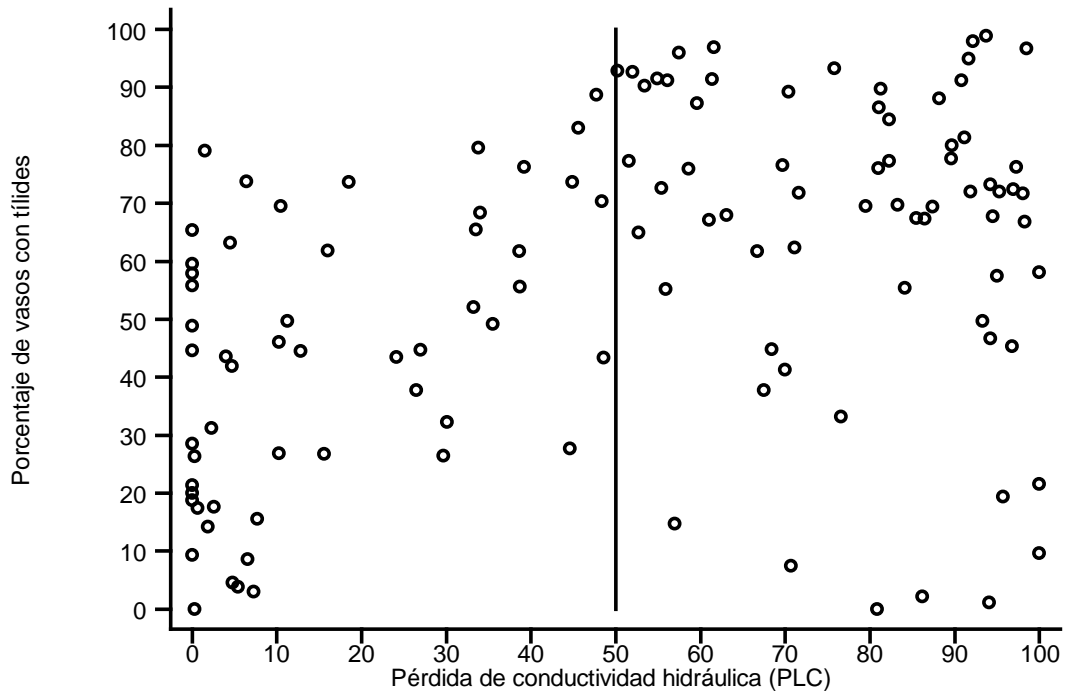


Figura 24. Relación entre el desarrollo de tiliades y la pérdida de conductividad hidráulica.

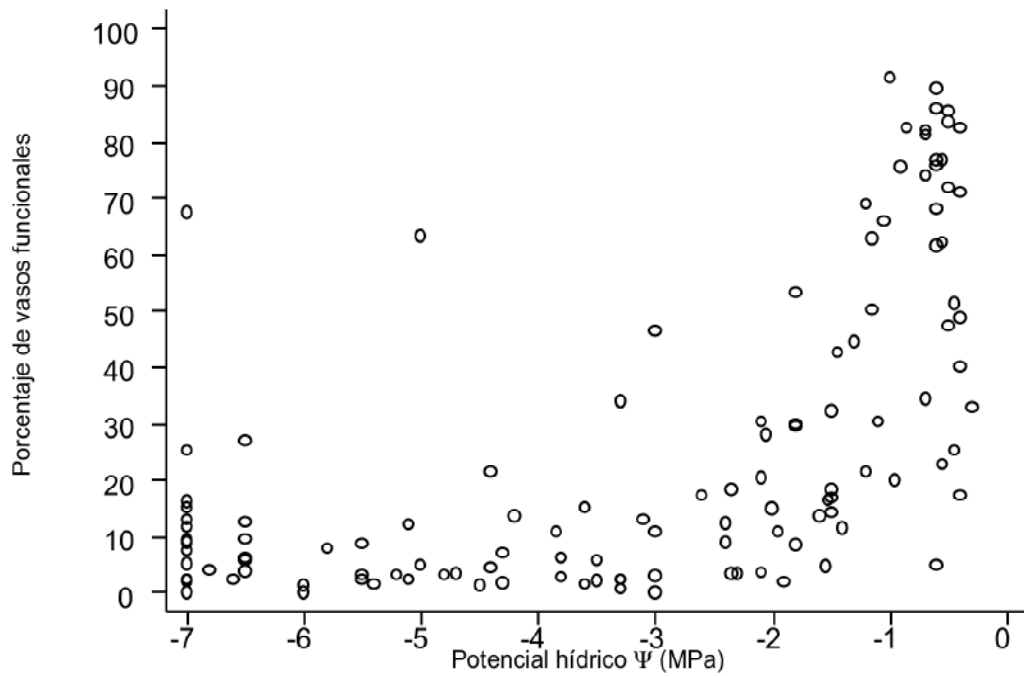


Figura 25. Desarrollo de vasos funcionales con respecto al decremento de los valores de Ψ_x . Los círculos representan los valores experimentales.

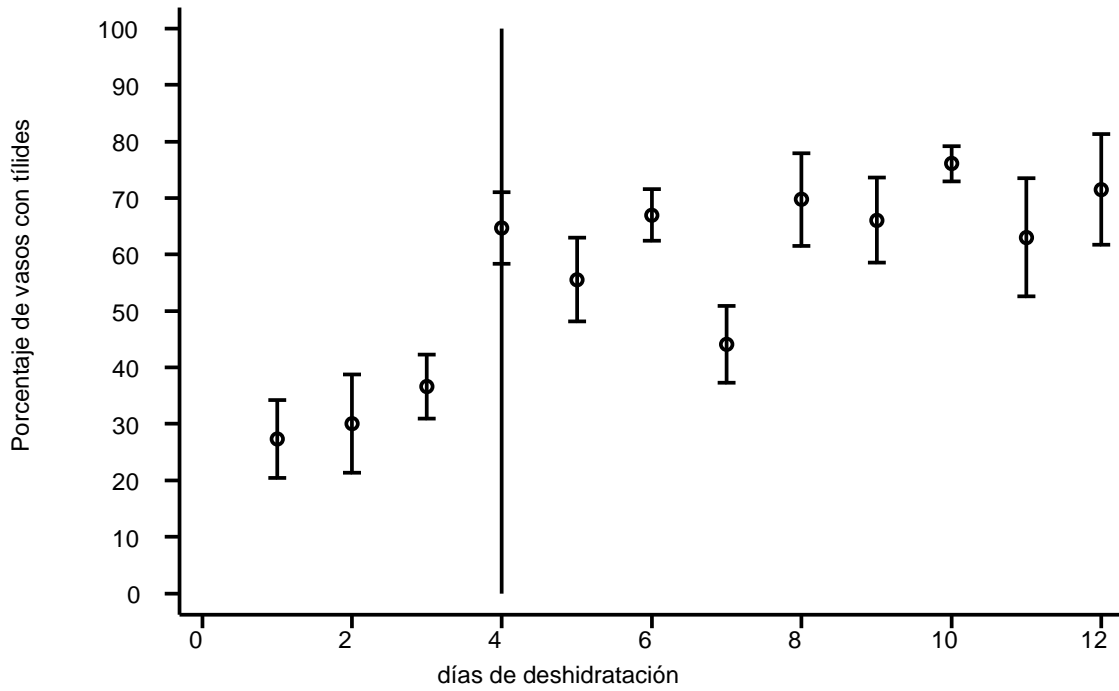


Figura 26. Desarrollo de tildes durante la deshidratación de tallos (12 días). Los valores medios representan el porcentaje de vasos con tildes que se desarrollaron para cada día. Las barras representan el error estándar.

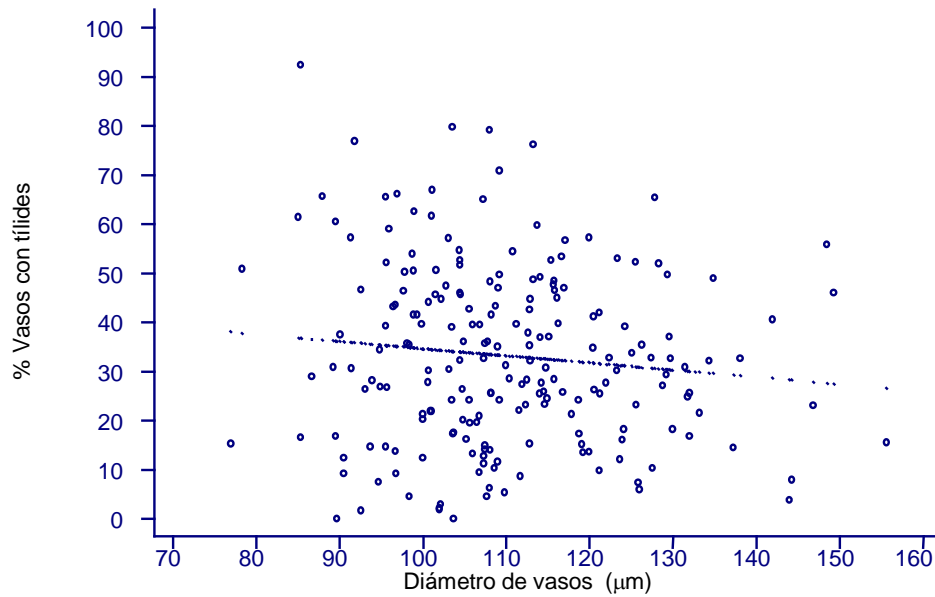


Figura 27. Relación entre % de tildes y el diámetro de los vasos. Los puntos son los valores relacionados x/y, la regresión se representa con la línea sólida ($R^2 = 0.05$, $p < 0.05$).

4.1.2. Correlación entre PLC, Ψ_p , K_h , K_s , vasos funcionales, con aire y con tílides.

El análisis de correlación reveló que el PLC está relacionado negativamente con los vasos funcionales, y positivamente con los bloqueados por aire ($r= 0.48$). El Ψ_p está relacionado inversamente con los vasos con tílides ($r= -0.32$) y con los bloqueados ($r= 0.3702$); así mismo, la abundancia de vasos funcionales tiene una relación inversa sólo con los vasos que presentan tílides.

4.2. Efecto estacional en el desarrollo de tílides.

Los datos derivados de los experimentos desarrollados en esta sección muestran las siguientes tendencias.

4.2.1. Análisis multivariado.

Los resultados del PCA revelaron que dentro de un espacio multivariado no existen diferencias entre los meses estudiados y las variables hidráulicas y anatómicas. Sin embargo se observó que algunas variables son diferentes entre meses, por lo que se hicieron los siguientes análisis:

4.2.2. Índices de correlación de las variables hidráulicas y anatómicas estudiadas.

Los índices de correlación mostraron en general relaciones positivas de las variables hidráulicas: F_i , F_1 , F_2 , K_{hi} , K_{h1} , K_{h2} , K_{hM} , K_{sM} , Ψ_p y el PLC, con el área de xilema, los vasos embolizados y el diámetro de los vasos; así como relaciones negativas o inexistentes con variables anatómicas como vasos con tílides y vasos funcionales. También se observan relaciones fuertes y negativas entre los vasos funcionales y los que tienen aire ó tílides (Tabla 7).

4.2.3. ANOVA (R^2) de las variables estudiadas.

Las ANOVA muestran que el área del xilema está explicando las respuestas positivas entre las variables hidráulicas y el diámetro de los vasos de la Tabla 8 (Figuras 38 y 39). El valor del PLC parece estar explicado negativamente por los

valores del Flujo inicial y la Conductividad hidráulica inicial, los que también están relacionado de manera inversa con el porcentaje de vasos con tílides. Por otro lado no se encuentran asociaciones entre variables hidráulicas con vasos funcionales, embolizados o con tílides. Se observa una correlación positiva entre vasos funcionales y los que presentaron tílides (Tabla 8).

Tabla 7. Índices de correlación de las variables hidráulicas y anatómicas estudiadas que obtuvieron valor para r con $p < 0.05$.

	A.X	Fi	F1	F2	K _{hi}	K _{h1}	K _{h2}	K _{hM}	K _{sM}	PLC	V.F.	V.E.
Fi	0.44											
F1	0.42	0.71										
F2	0.50	0.85	0.77									
K _{hi}	0.57	0.82	0.58	0.63								
K _{h1}	0.37	0.35	0.83	0.39	0.48							
K _{h2}	0.65	0.66	0.64	0.84	0.74	0.51						
K _{hM}	0.33	0.32	0.68	0.34	0.49	0.84	0.48					
K _{sM}		0.19	0.55	0.18	0.32	0.72	0.27	0.91				
PLC		-0.24	0.28		-0.24	0.39	0.14	0.42	0.44			
ψ_p								0.12	0.15			
V. E.	0.13		0.13	0.23			0.30	0.13		0.19	-0.30	
V. T.		-0.13	-0.13	-0.14	-0.13		-0.15		-0.12		-0.87	-0.20
D. V.	0.43	0.54	0.47	0.55	0.56	0.33	0.60	0.30	0.13			

A.X = área de xilema, Fi = flujo inicial, F1= flujo sin embolias 1, F2= flujo sin embolias 2, K_{hi} = Conductividad hidráulica inicial, K_{h1} = K_h sin embolias1, K_{h2} = K_h sin embolias2, K_{hM} = K_h máxima, K_{sM} = Conductividad específica máxima, PLC = Pérdida de Conductividad (Porcentaje), ψ_p = potencial de presión del agua en el xilema secundario, V.F = vasos funcionales, V.E= vasos embolizados, V.T= vasos con tílides, D.V. = diámetro de vaso.

Tabla 8. Valores de (R^2) de las variables hidráulicas y anatómicas estudiadas que obtuvieron valores > 0.1 ($p < 0.01$).

	A.X	Fi	F1	F2	K_{hi}	K_{h1}	K_{h2}	K_{hM}	K_sM	V.F.
Fi	0.20									
F1	0.17	0.5								
F2	0.25	0.73	.59							
K_{hi}	0.33	0.68	0.33	0.40						
K_{h1}	0.14	0.12	0.70	0.15	0.24					
K_{h2}	0.43	0.44	0.41	0.70	0.55	0.26				
K_{hM}	0.11	0.10	0.47	0.11	0.25	0.76	0.23			
K_sM			0.30		0.10	0.52		0.84		
PLC						0.15		0.18	0.19	
Ψ_p										
V. F.										
V. E.										
V. T.										0.74
D. V.	0.18	0.29	0.22	0.31	0.31	0.11	0.37			

A.X = área de xilema, Fi = flujo inicial, F1= flujo sin embolias 1, F2= flujo sin embolias 2, K_{hi} = Conductividad hidráulica inicial, K_{h1} = K_h sin embolias1, K_{h2} = K_h sin embolias2, K_{hM} = K_h máxima, K_sM = Conductividad específica máxima, PLC = Pérdida de Conductividad (Porcentaje), Ψ_x = potencial de presión del agua en el xilema secundario, V.F = vasos funcionales, V.E= vasos embolizados, V.T= vasos con tílides, D.V. = diámetro de vaso.

Por otro lado se observan particularidades de las variables hidráulicas y anatómicas en las épocas estudiadas (Figuras 29-40).

1. El área de xilema es similar durante las épocas, aunque en el mes de enero, los tallos presentan el valor más bajo (Figura 29).
2. En el mes de agosto se observan los flujos iniciales más altos, el resto de los meses los valores de flujo son muy similares (Figura 28).
3. En el mes de noviembre se observan los valores de potencial hídrico más bajo (noviembre) pero los más altos de K_h , K_s y PLC (Figura 30-34).
4. De agosto a noviembre se observa un incremento aproximado del 10 % de vasos con tílides, el incremento en los valores de PLC y menores diámetros de vaso (Figura 34-36).

5. El porcentaje de vasos funcionales, bloqueados por aire y los que presentan tálides no muestran cambios dramáticos en el lapso de tiempo estudiado (Figuras 35 a y b).

6. El xilema de *G. sepium* conserva, en el periodo estudiado, entre el 50 y el 70% de los vasos conductores funcionando (Figuras 35 a, b y 36).

7. Se observa que durante el periodo estudiado, se desarrollan tálides entre el 20 y el 45 % de vasos. (Figuras 35 a, b y 36).

8. El desarrollo de tálides en la naturaleza está por abajo del 50 % de pérdida de conductividad hidráulica.

9. Se aprecian algunas tendencias hacia el decremento de vasos funcionales y con tálides hacia septiembre. Entre estos dos tipos de vasos se observan relaciones fuertes e inversas.

10. En las Figuras 35 a y b se aprecia que durante las épocas estudiadas, los vasos boqueados con aire siempre representan el menor número o porcentaje de vasos, lo que sugiere una actividad muy rápida en el desarrollo de tálides (agosto de un año previo a junio del siguiente).

11. El diámetro de los vasos está asociado significativamente, aunque no fuertemente, con variables hidráulicas y con el área de xilema (Figura 39).

12. El desarrollo de tálides en vasos parece ser independiente del área del xilema (Figura 40).

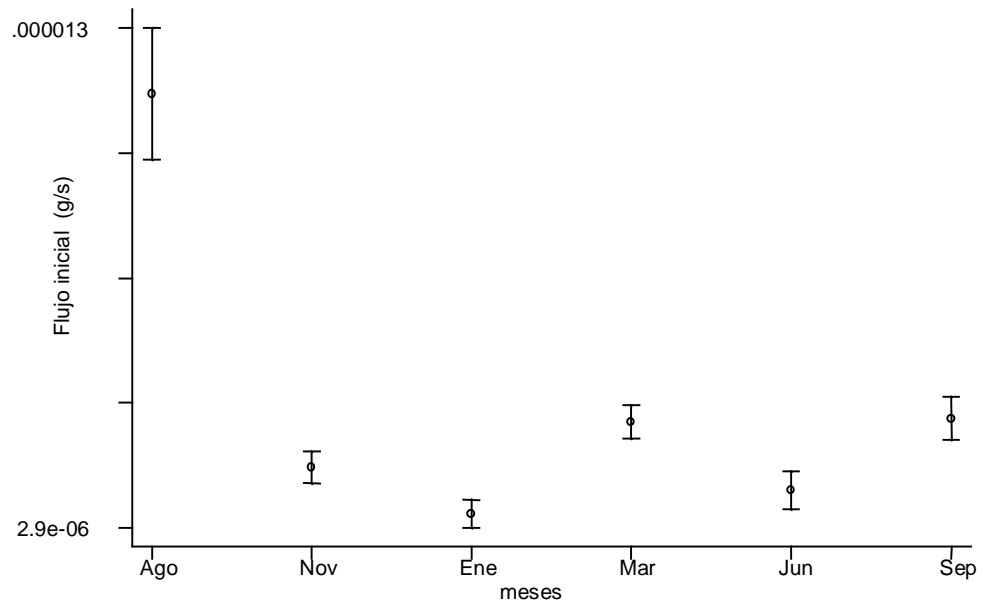


Figura 28. Valores de Flujo inicial presentados en las épocas estudiadas (las barras representan los errores estándares).

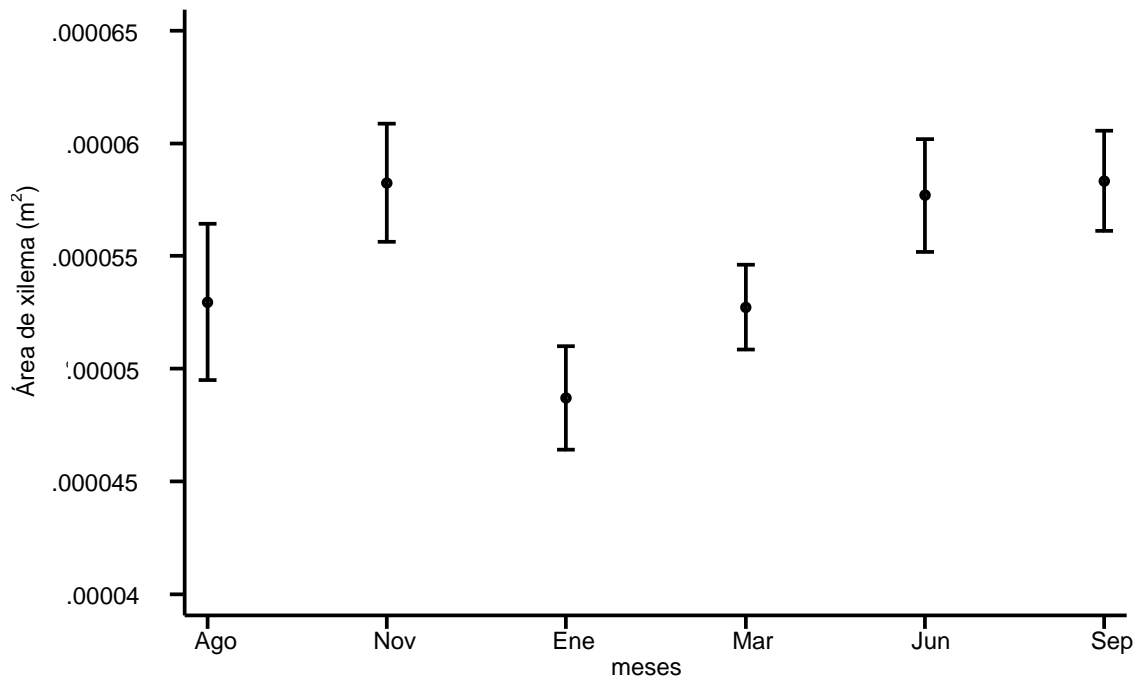


Figura 29. Área del xilema de los tallos estudiados (las barras representan los errores estándares).

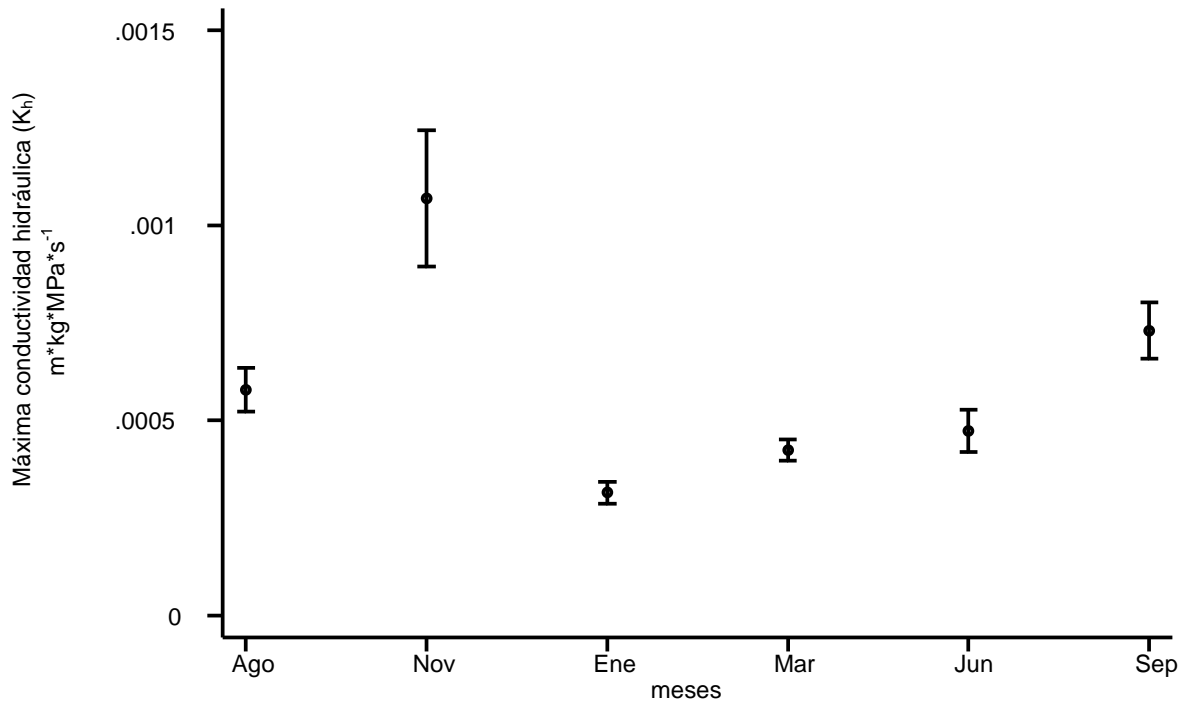


Figura 30. Conductividad hidráulica (K_h) en los meses estudiados. (las barras representan los errores estándares).

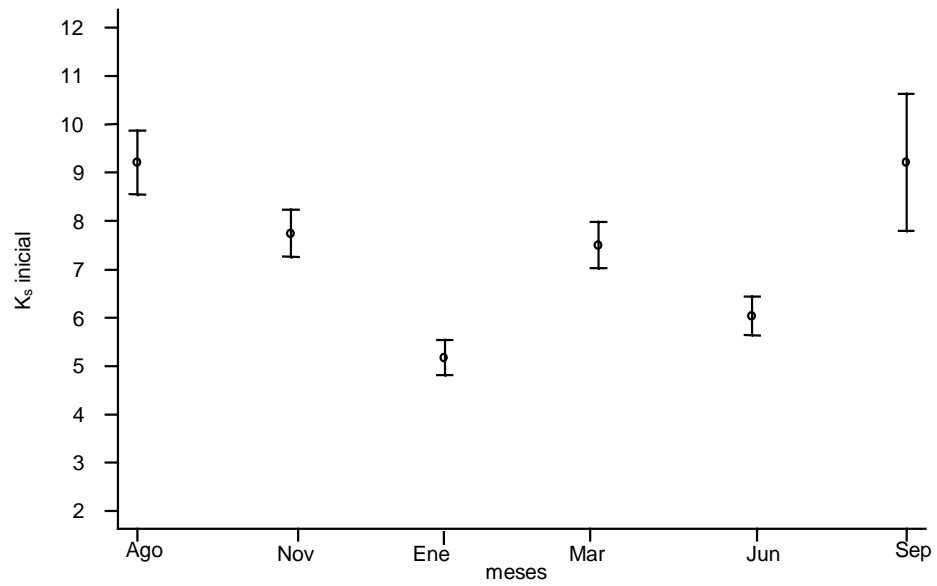


Figura 31. Conductividad específica inicial (K_{si}) en los meses estudiados (las barras representan los errores estándares).

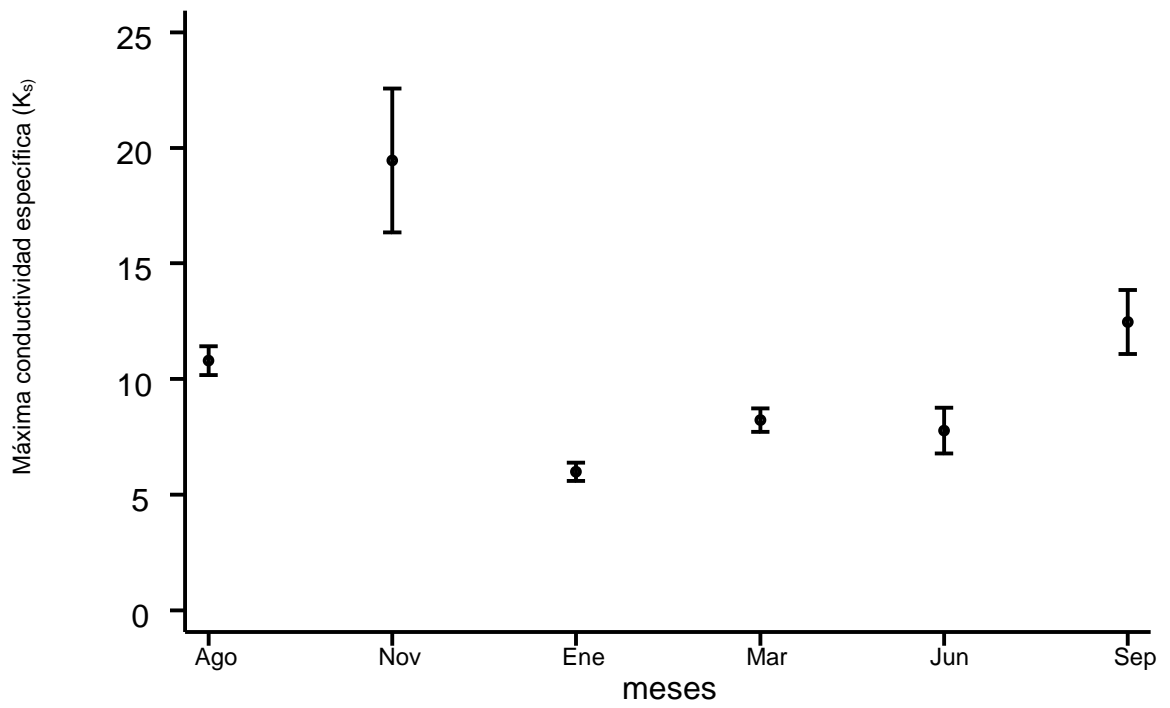


Figura 32. Máxima conductividad específica (MK_s) en los meses estudiados (las barras representan los errores estándares).

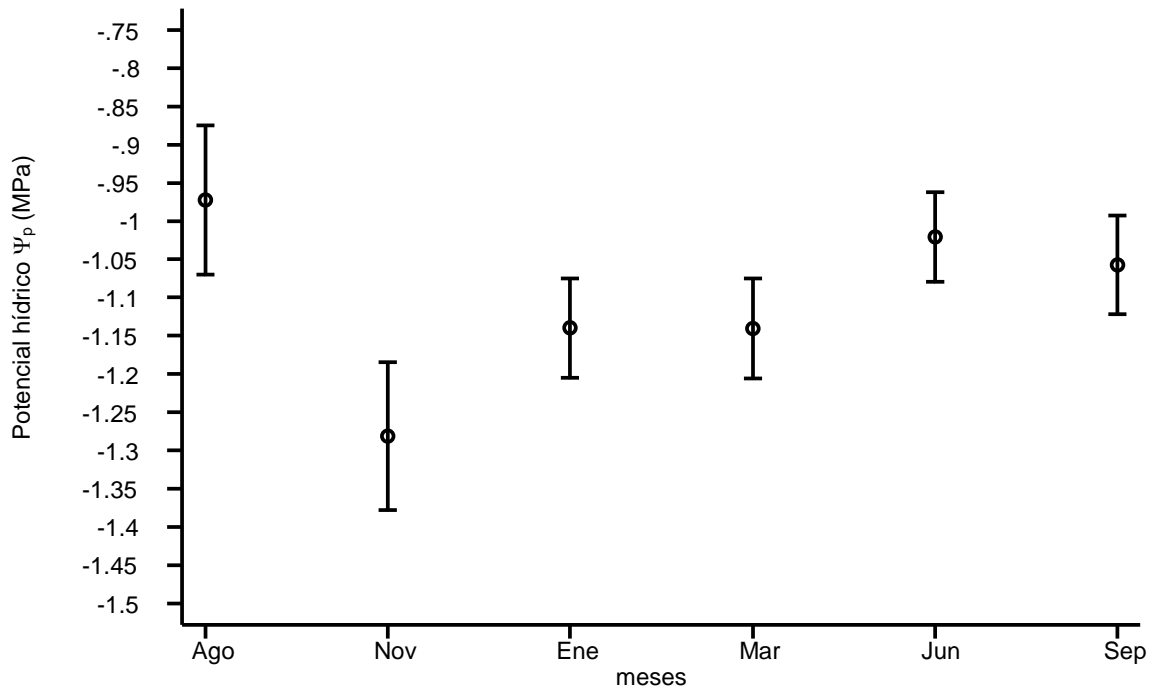


Figura 33. Potencial hídrico Ψ_p en los meses estudiados (las barras son los errores estándares).

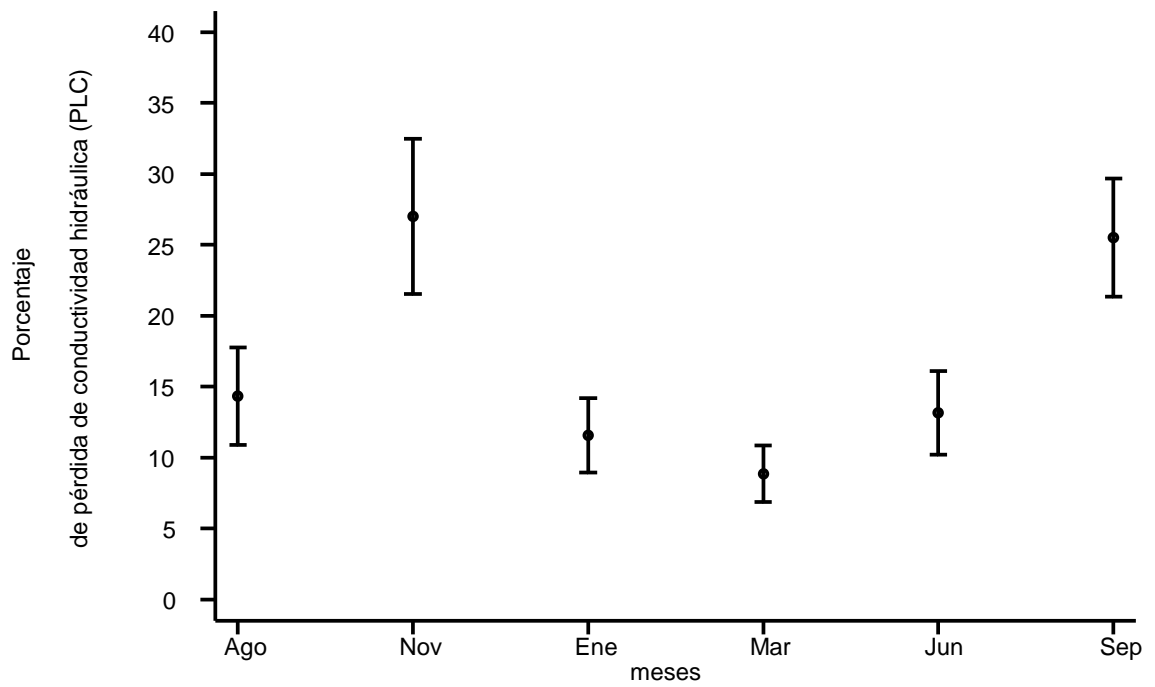


Figura 34. Pérdida de conductividad hidráulica (PLC) en el periodo estudiado (las barras son los errores estándares).

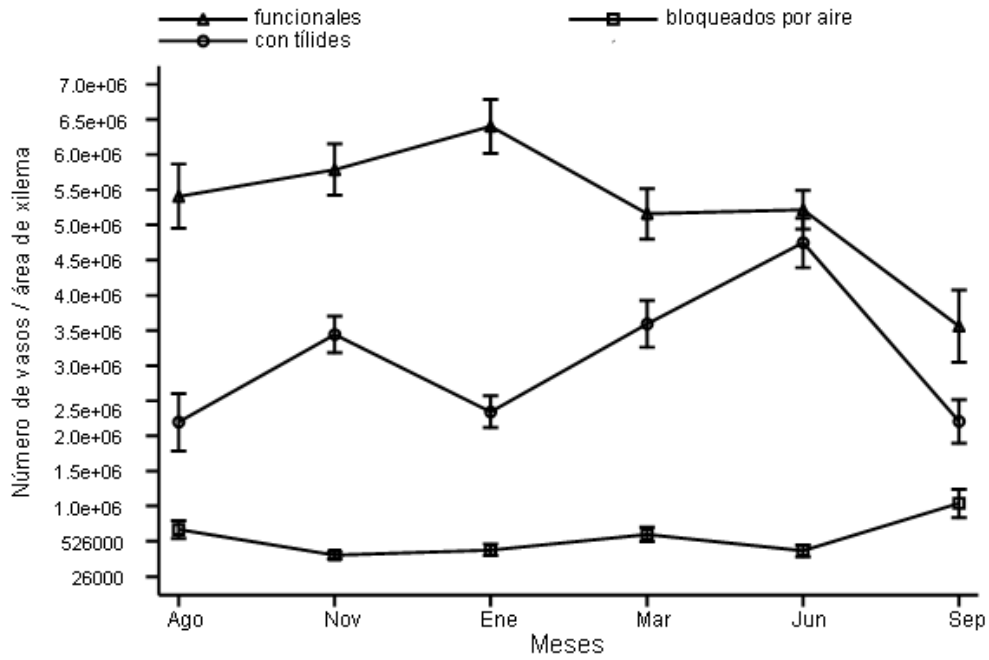


Figura 35 a. Número de vasos funcionales, con tñides y con émbolos (las barras representan los errores estándares).

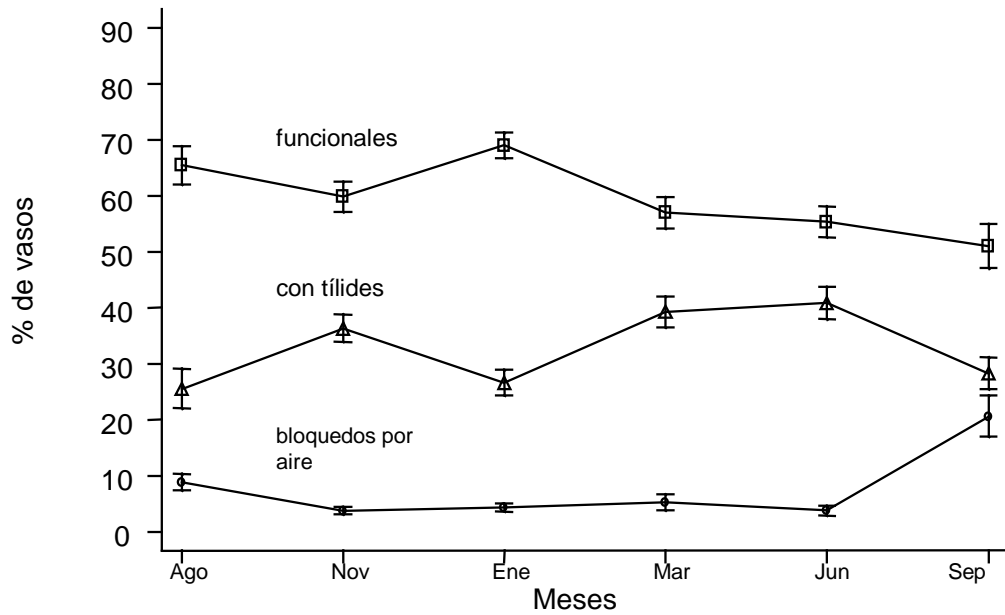


Figura 35 b. Dinámica de vasos funcionales, con tílides y con émbolos (las barras representan los errores estándares).

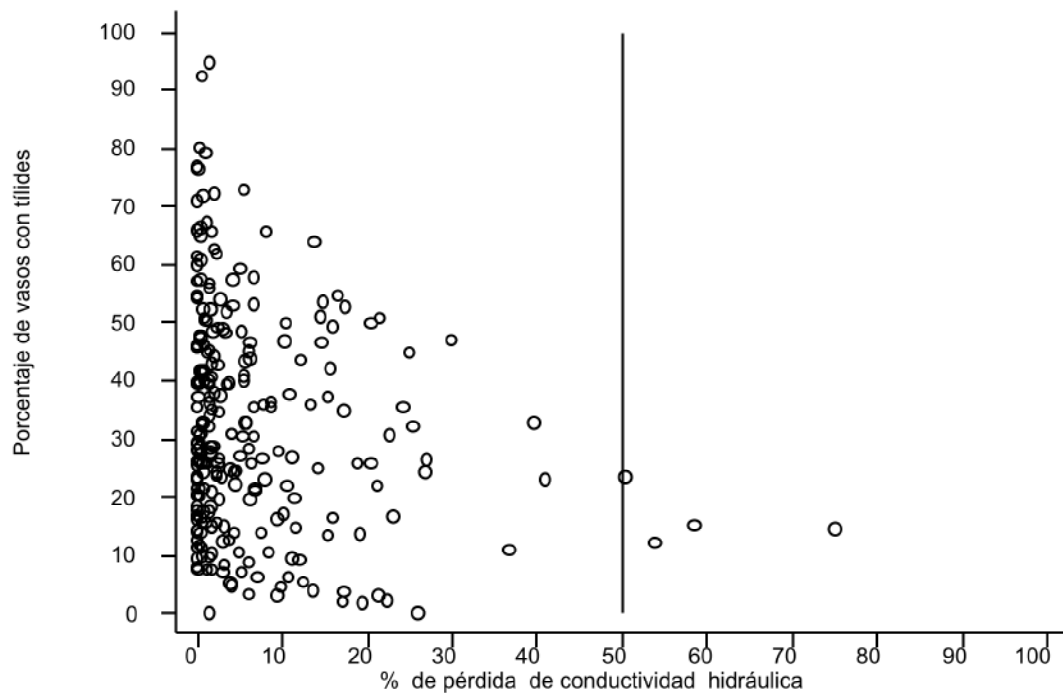


Figura 36 . Porcentaje de tílides en vasos y su relación con la pérdida de conductividad hidráulica al 50 %.

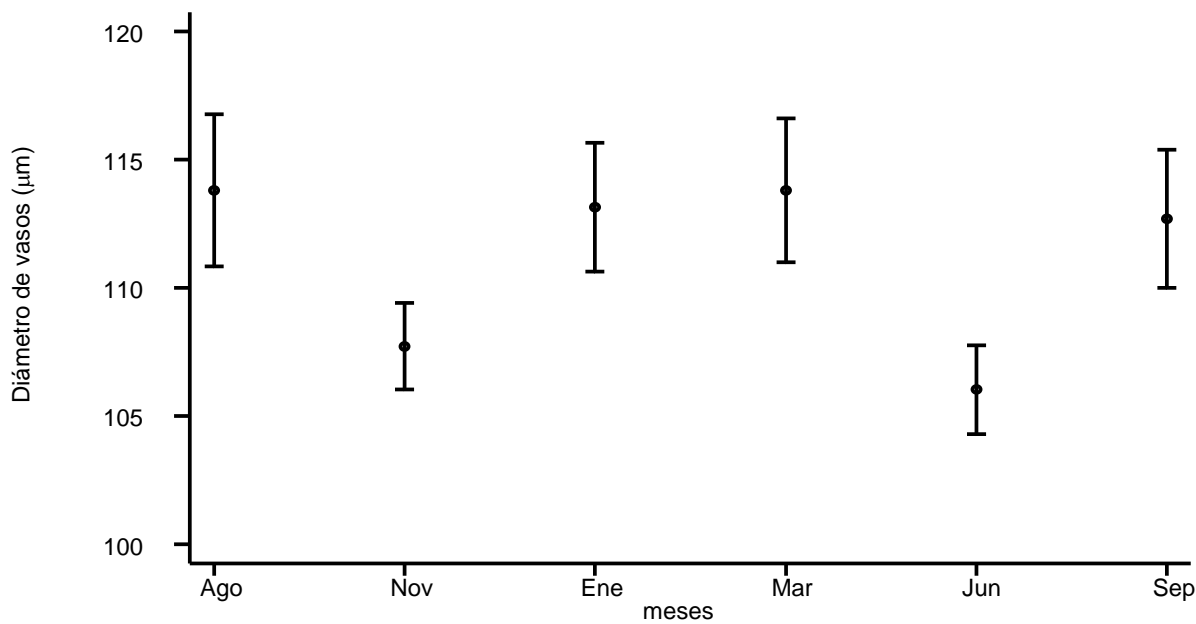


Figura 37. Valores de los diámetro de vasos en los tallos en el periodo estudiado (las barras representan los errores estándares).

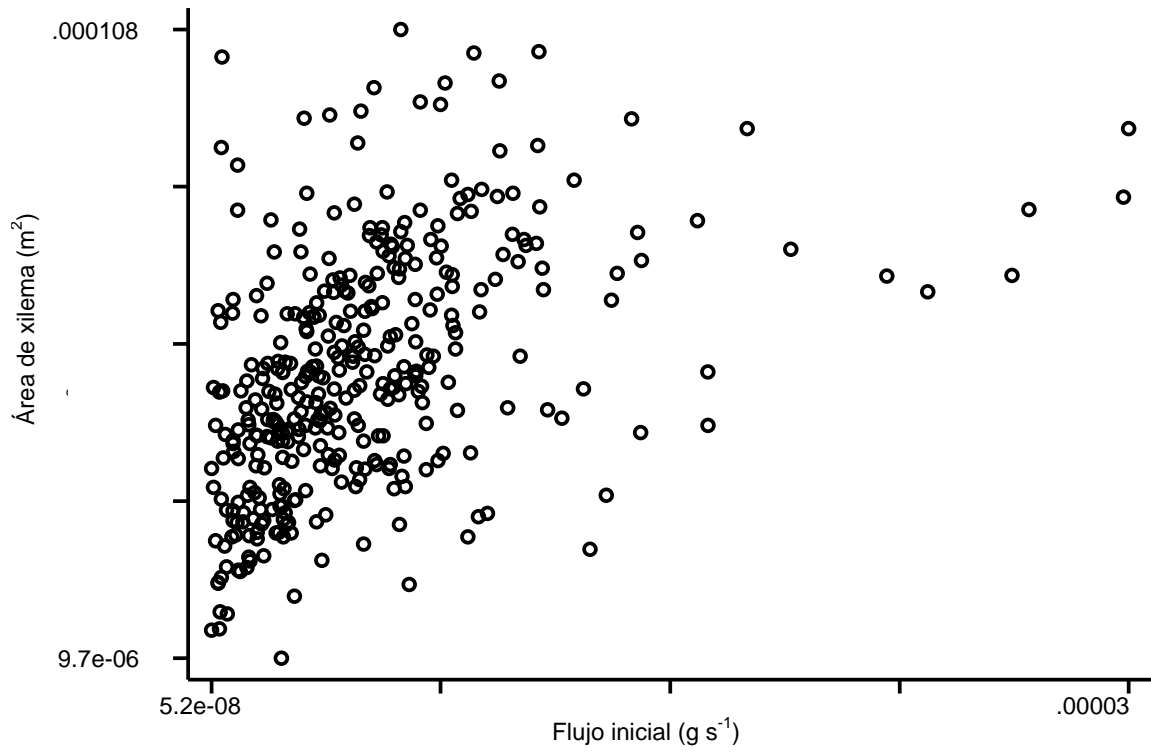


Figura 38. Relación del área del xilema y el flujo inicial

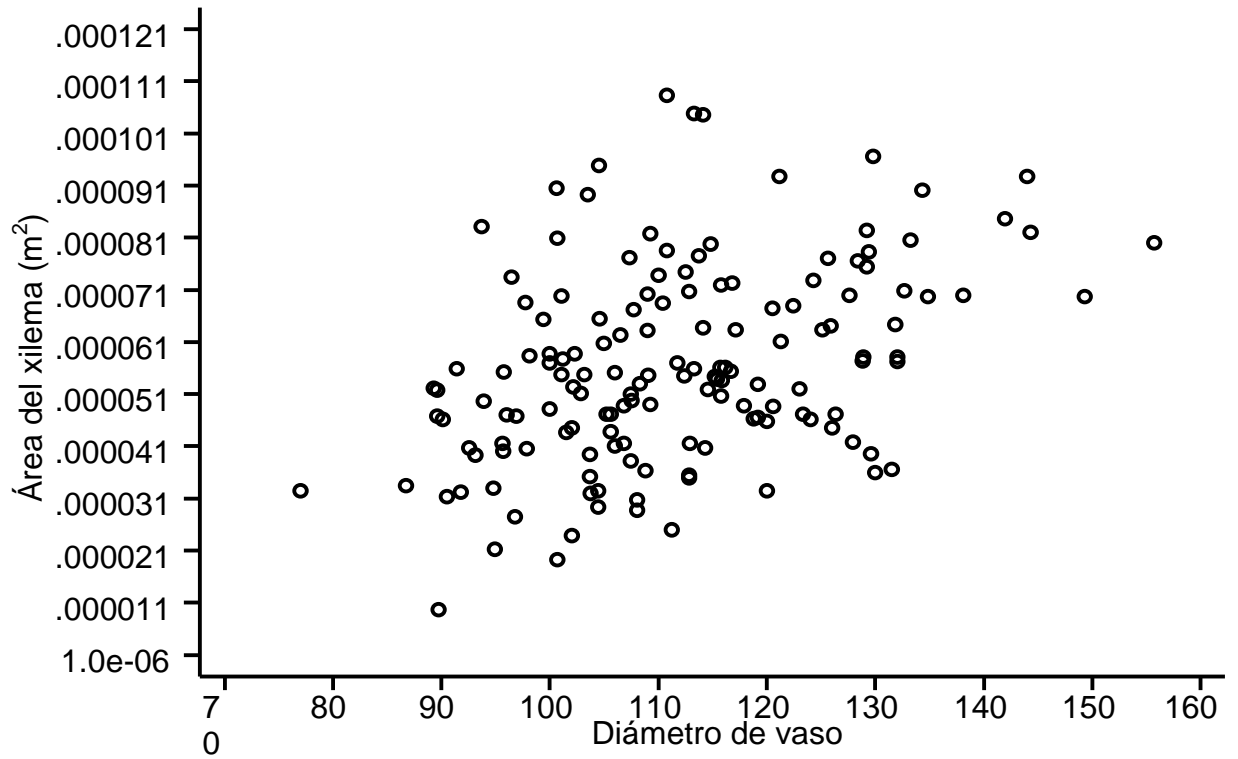


Figura 39. Relación entre el área del xilema y el diámetro de vasos

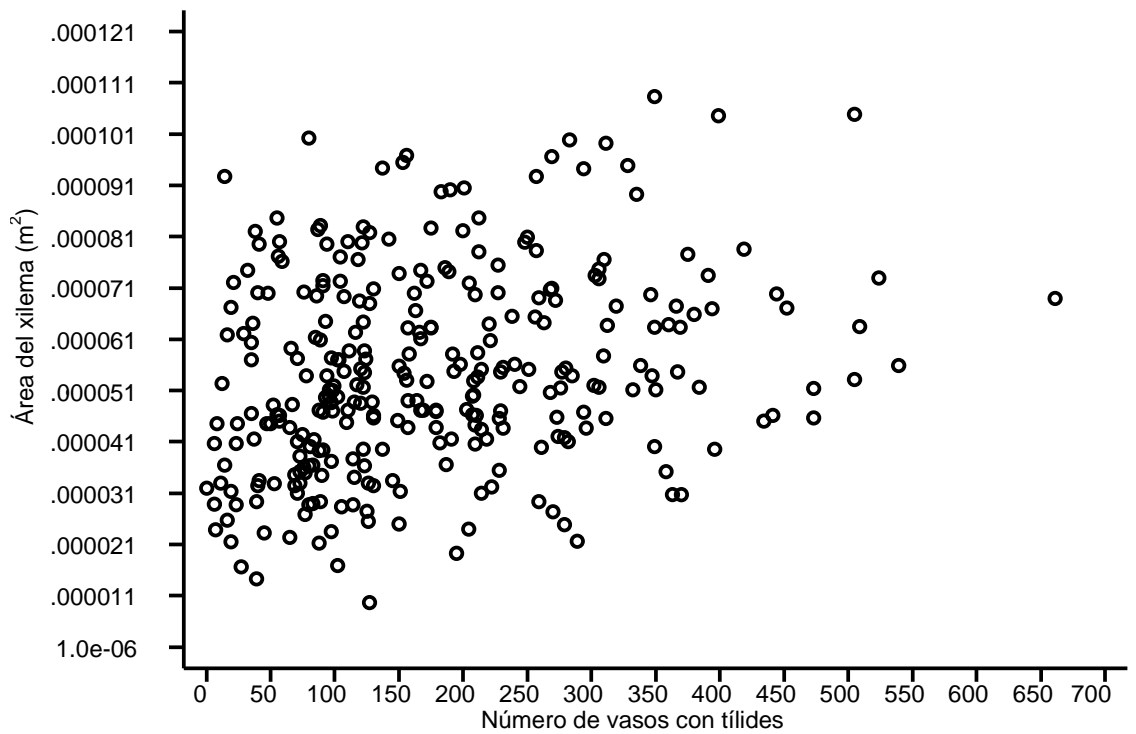


Figura 40. Relación entre el área del xilema y el número de vasos con tálides

4.3. Deshidratación en presencia de colorantes.

Los datos derivados de estos experimentos fueron el resultado de los efectos provocados por la inyección de aire y de agua dentro de los vasos y las condiciones posteriores de secado: al aire libre, con humedad y los días de secado de los segmentos.

Las observaciones anatómicas mostraron que los vasos funcionales conductores teñidos antes de usar el vacío o dejarlos bajo el agua, no presentaban tálides, puesto que estos vasos, al hacerles pasar el colorante se tiñen; si hubiesen estado obstruidos por embolias o por tálides el colorante no hubiera pasado a través de ellos y no se habrían teñido. Se demostró que posteriormente a la cavitación, por cualquiera de los métodos utilizados, algunos vasos, en los experimentos de deshidratación al aire libre o en cámara húmeda, desarrollaron tálides.

Los resultados sugieren algunas tendencias derivadas de los efectos de las condiciones establecidas en los experimentos y de las que se producen las siguientes respuestas:

4.3.1 Desarrollo de tálides en vasos funcionales.

Se observa, en general, que al cuarto día comienza el incremento del número de tálides en vasos que eran funcionales o los que ya tenían tálides, por lo que se asume el día 0 como el control y los días subsiguientes como los necesarios para inducir tálides en vasos que eran funcionales y en los que tenían aire o tálides, sometidos a los tratamientos y las condiciones de deshidratación antes descritas.

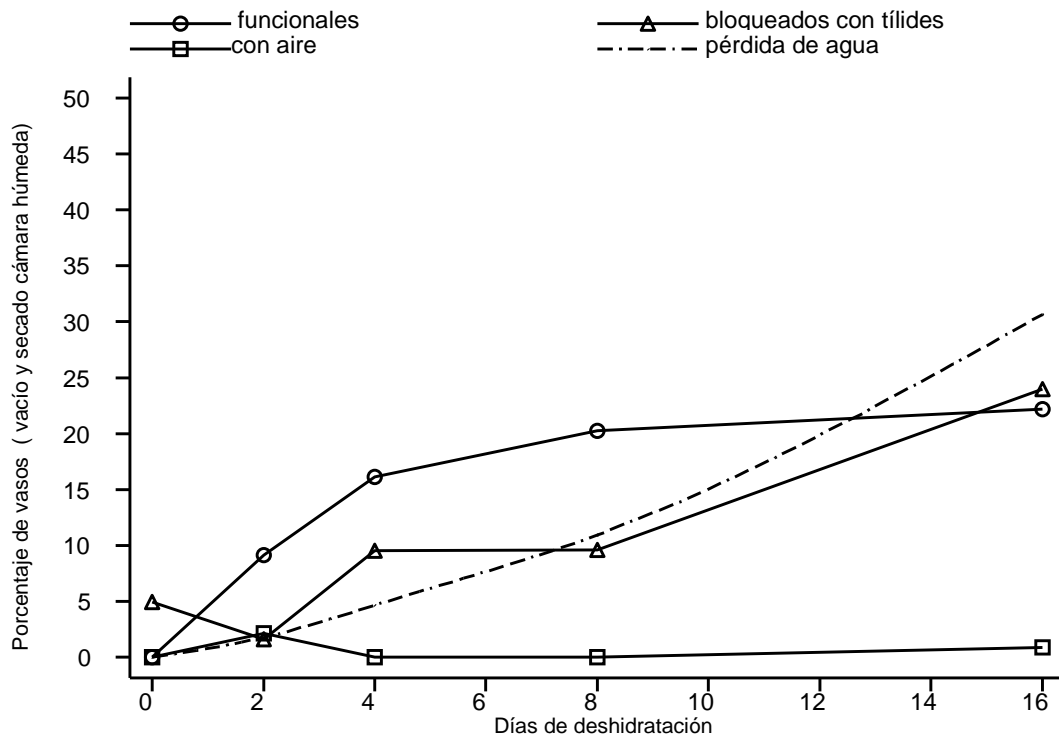


Figura 41. Efecto de tiempo en el desarrollo de tófilos en vasos que eran funcionales y a los que se les extrajo el agua con vacío y se les dejó secar dentro de bolsas simulando cámaras de humedad.

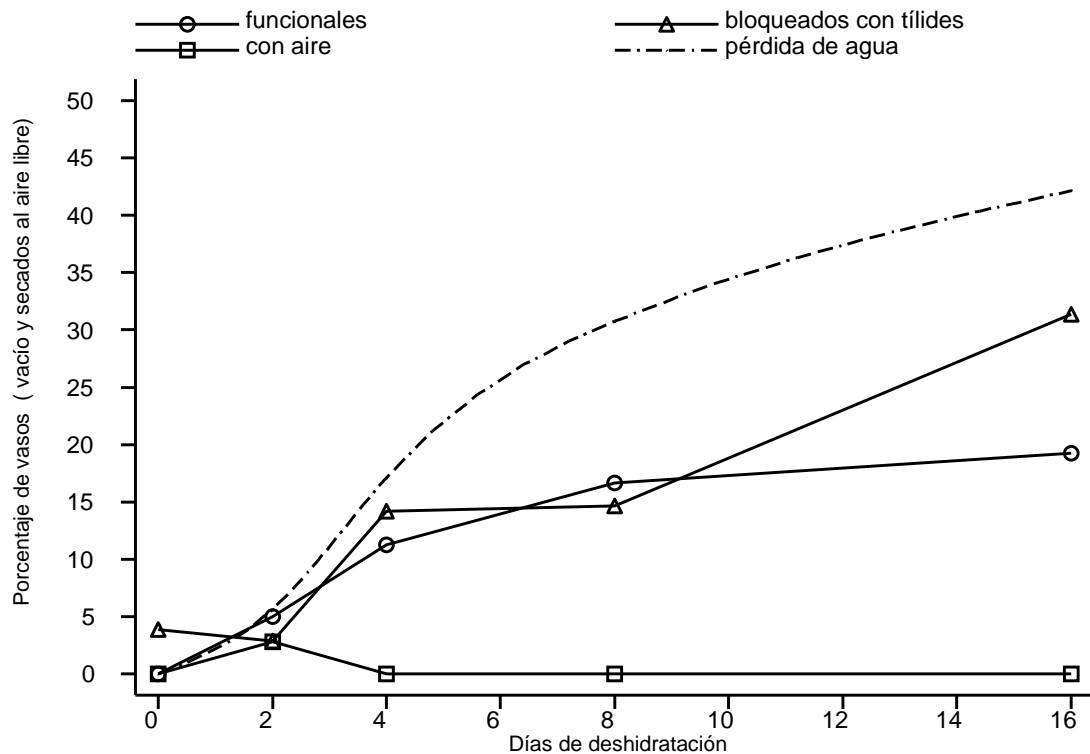


Figura 42. Efecto del tiempo en el desarrollo de tálides en vasos que eran funcionales a los que se les extrajo en agua con vacío y se les dejó secar en condiciones de secado al aire libre.

En las Figura 41 y 42 y la Tabla 9 se observa que el efecto de inyectar aire con presión o dejar llenos los vasos con agua en las dos condiciones de secado trae consigo el desarrollo de tálides. Para los vasos que eran funcionales la cámara húmeda tuvo mejor efecto en el desarrollo de tálides; sin embargo resalta que el efecto del vacío / deshidratación al aire libre, tiene mejor respuesta al desarrollo de tálides en vasos que ya estaban tapados con aire y tálides.

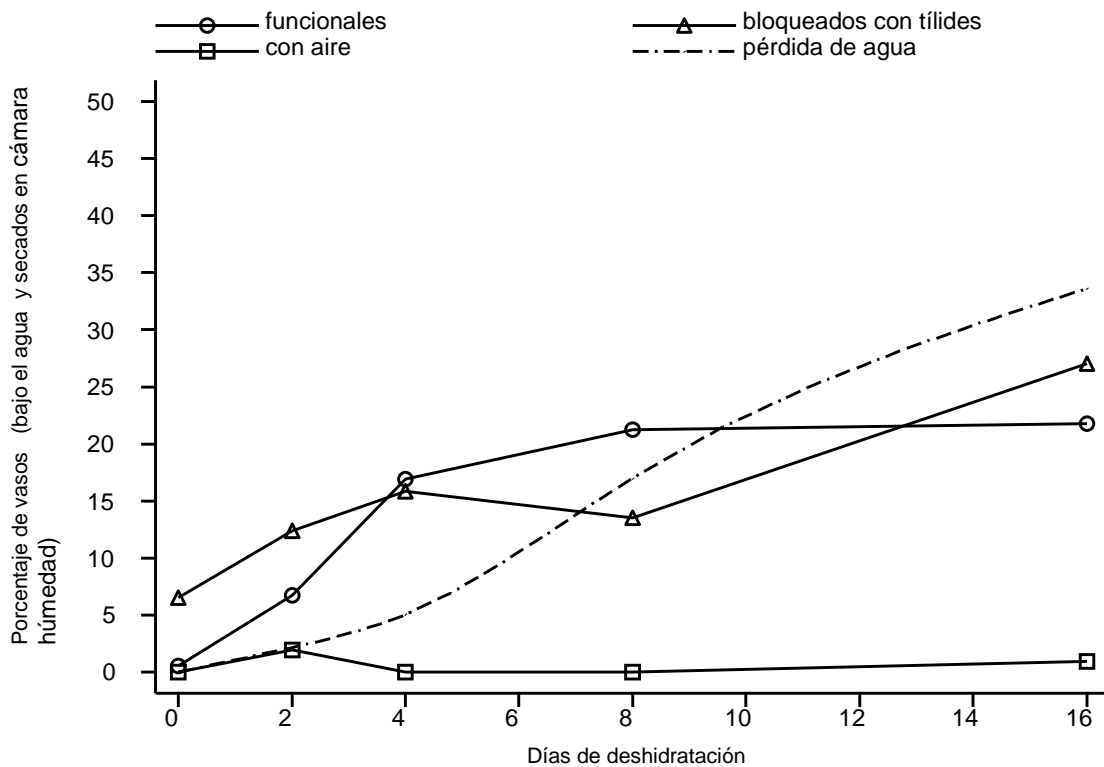


Figura 43. Efecto del tiempo en el desarrollo de vasos que eran funcionales y estaban llenos de agua y se dejaron secar en un bolsas simulando una cámara de humedad como condición de secado.

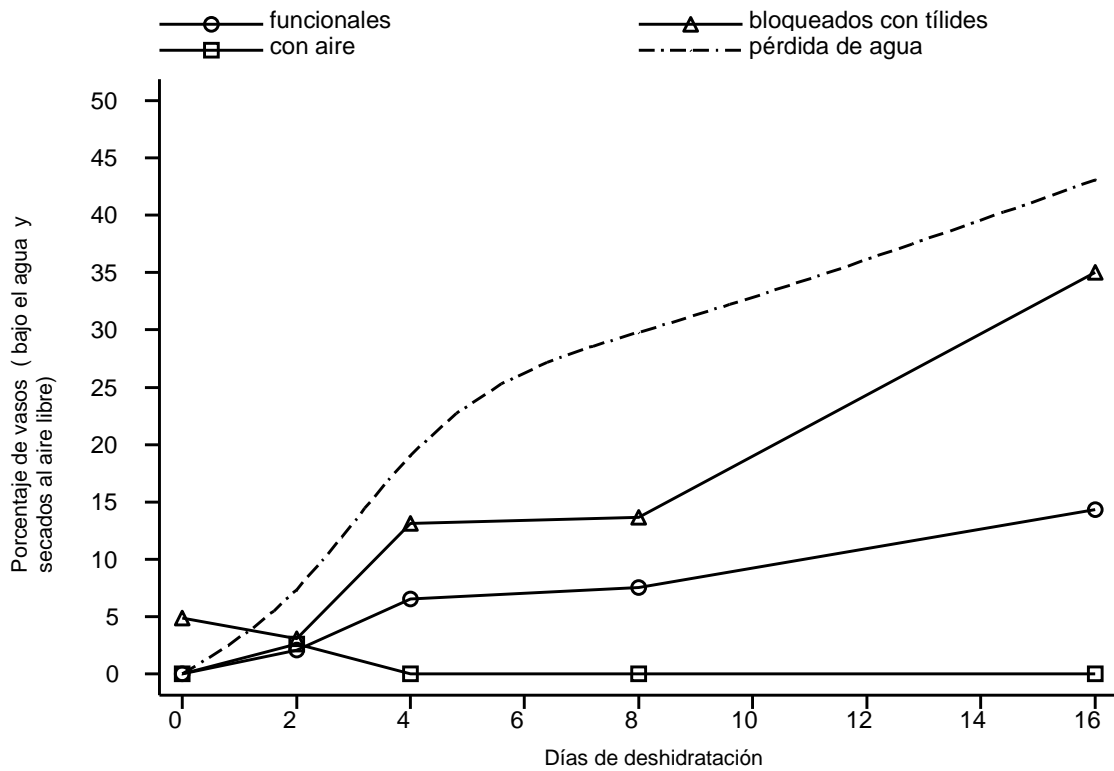


Figura 44. Efecto de tiempo en el desarrollo de tófilides en vasos que eran funcionales y se dejaron deshidratar al aire libre.

Las figuras 43 y 44 y la Tabla 9 muestran que la condición de secado al aire libre lleva al desarrollo de tófilides en vasos que eran funcionales pero en menor proporción que cuando se deja en condiciones de humedad.

De los experimentos anteriores resalta, en general, que los vasos que estaban tapados originalmente con aire y tófilides experimentan el desarrollo de tófilides hacia el día 16.

Tabla 9. Porcentajes de pérdida de agua (*PA*) y de vasos con tildes (*Ti*) desarrolladas en vasos funcionales por día. T = tratamiento, C=Condición de deshidratación, V = vacío, Cu = cámara húmeda, BA = bajo agua, EM = embolsadas.

Días	T/C	T/C	T/C	T/C
	V/Cu	BA/Cu	V/Em	BA/EM
	% <i>PA/Ti</i>	% <i>PA/Ti</i>	% <i>PA/Ti</i>	% <i>PA/Ti</i>
0	0 0	0 0	0 0	0 0.5
2	5.601213 4.96	7.359951 2.052	1.766797 9.13	2.164209 6.75
4	17.12852 11.24	19.07463 6.67	4.648243 16.09	5.035738 16.9
8	30.76993 16.67	29.78207 7.54	10.91201 20.26	17.00346 21.21
16	42.14354 19.23	43.0808 14.31	30.65164 22.13	33.60152 21.78

4.3.2 Análisis estadístico. Índices de regresión, ANOVA.

Para conocer si existen las relaciones y dependencias entre los tratamiento y las condiciones de secado al aire libre y con humedad se hicieron las siguientes pruebas estadísticas.

Los índices de correlación (*r*) obtenidos para cada día indican que aunque la condición de secado está relacionada con el porcentaje de aparición de tildes en vasos que eran funcionales, es el tiempo medido en días el que establece la relación para que la condición funcione (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de correlación (*r*) por día, de los vasos que eran funcionales y desarrollaron tildes ($p < 0.01$)

Día	(<i>r</i>)
0	
2	0.3428
4	0.4269
8	0.5448
16	-

De la Tabla 10 se observa una fuerte relación entre el día y la pérdida de humedad, variables que miden indirectamente la vitalidad de las células del parénquima, lo que también se observa en la Tabla 10 en el día 16 que no se registra relación. Los índices de correlación (*r*) generales entre todas las variables

estudiadas muestran relaciones significativas pero débiles para la condición (Tabla 11) y más fuertes para el día y la pérdida de humedad

Tabla 11. Índices de correlación (r) entre los vasos que desarrollaron tildes para diferentes tratamientos y condiciones de secado. F=vasos que eran funcionales, B = vasos que ya tenían tildes, V = vasos que estaban con aire, T =tratamiento, C = condición, D = día, P.H. = pérdida de humedad

	F	B	C.	D.
F				
B.	0.24			
V.				
T.				
C.	0.25			
D.	0.59	0.56		
P.H.	0.40	0.48	-0.28	0.84

Para saber si existen diferencias significativas entre la condición de secado y los tratamientos se realizaron ANOVA. Las R^2 , para un modelo significativo, mostraron que el evento de desarrollo de tildes en vasos que eran funcionales o embolizados se explican significativamente, muy débilmente con la condición pero mejor con el día y con la pérdida de humedad. El desarrollo de tildes parece ser independiente del tratamiento.

Tabla 12. Valores de R^2 derivados de ANOVA de los vasos que formaron tildes con los tratamientos y condiciones derivados de análisis de regresión. F= vasos que eran funcionales, B = vasos que ya tenían tildes, V = vasos que estaban con aire, T =tratamiento, C = condición, D = día, P.H. = pérdida de humedad

	F	B	V
T			
C	0.05		
D	0.45	0.31	
P.H.	0.16	0.23	0.18

En las figuras 45 y 46 se observa la relación entre el % de tildes formadas en vasos que eran funcionales y los ya embolizados con la pérdida de agua. La dispersión de los datos explica el valor de R^2 (Tabla 12).

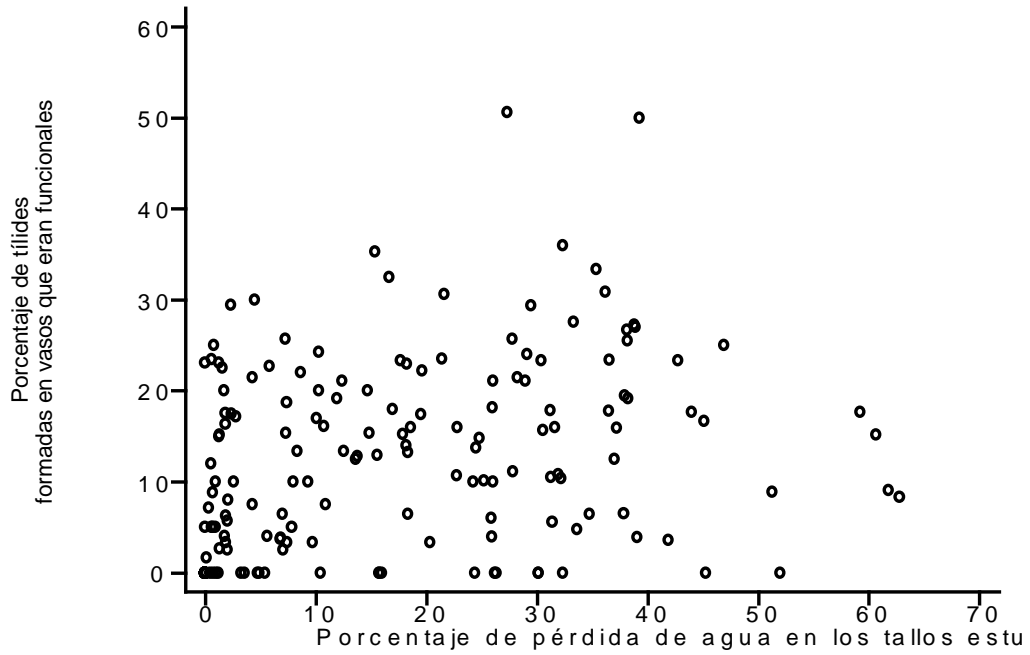


Figura 45. Relación de tildes formadas en vasos que eran funcionales y pérdida de humedad en los tallos estudiados.

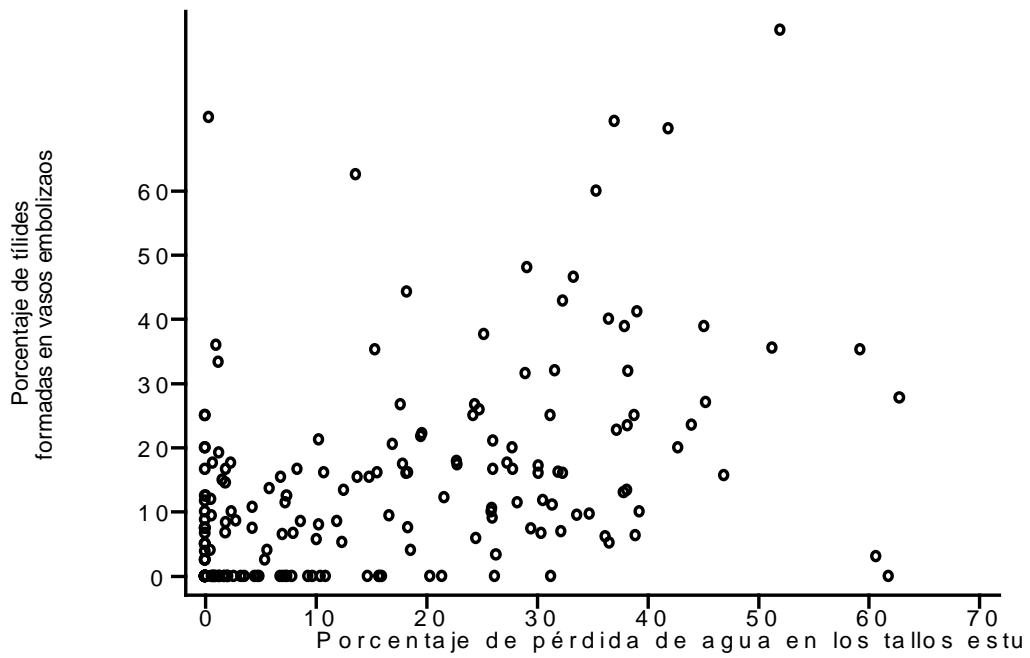


Figura 46. Relación de tildes formadas en vasos con aire y la pérdida de humedad en los tallos estudiados.

1 CARACTERÍSTICAS ANATÓMICAS E HISTOQUÍMICAS DEL XILEMA DE

G. sepium.

1.1. Tíldes.

Las tíldes de esta especie se desarrollan inicialmente como pequeñas yemas que sobresalen hacia el interior del vaso y son de paredes primarias. Las yemas crecen y se vuelven isodiamétricas. En vasos de diferentes diámetros pueden crecer en series longitudinales. Estas series de tíldes sugieren que éstas permanecen vivas y se dividen hasta bloquearlo completamente, como lo sugieren Ranjani y Krishnamurty (1988) para *Cassia*. En la figura 13, se observa que la mayor parte de las punteaduras se encuentran bloqueadas por tíldes en germinación, jóvenes o más desarrolladas, aunque colapsadas por el tratamiento; asimismo los vasos presentan punteaduras en toda su superficie, lo que hace que estén en contacto con las de otros vasos y con parénquima axial y radial, esto es, la superficie que se encuentra en contacto con el parénquima es grande, lo que influye en la capacidad de germinar tíldes en estas superficies. Esto sugiere una gran actividad celular dada la cantidad de estas estructuras en formación (Figuras 11 y 13).

De acuerdo con la Tabla 1 se observa que en la albura existen depósitos de pectinas esterificadas y pectatos de calcio que asisten la lignificación y suberización en la transición hacia el duramen. Esta situación podría explicar la presencia de suberina en el duramen. La presencia de lípidos en las paredes del parénquima y en tíldes de albura cercana a la zona de transición o en la misma zona de transición, sugiere una zonificación de la albura, esto es, que la zona de transición ocupe una porción importante de la albura, la que se diferencia del duramen básicamente por el color (Baqui *et al.*, 1979; Higuchi, 1997; Saranpää y Pisspanen, 1994, Hillinger *et al.* 1996a, 1996b). Relacionado con lo anterior, el alto porcentaje de albura con vasos bloqueados completamente por tíldes sugiere una zona de transición amplia con color similar a la albura joven, donde puede estar ocurriendo la síntesis de sustancias matriciales de las paredes secundarias (Hillis 1975, 1987, Higuchi 1997 y

Panshin y De Zeeuw 1980). De acuerdo con esto, se observa que los granos de almidón disminuyen en abundancia hacia la zona de transición, así con la presencia de gomas y cristales romboidales. Estos resultados son consistentes con lo reportado por Salisbury y Ross (1999) y van Bel y Ehlers (2000). Sería importante determinar el tiempo que tardan en morir las tílides comunes de albura y el de lignificación para conocer la dinámica de transformación a duramen y su impacto en la defensa de la planta. De acuerdo con Roth, (1966), Panshin y De Zeeuw (1980) y Bamber y Fukazawa, (1985), la albura es poco resistente al ataque de patógenos dado el bajo contenido de extractivos como taninos, polifenoles, entre otros. Sin embargo se observa que la albura de esta especie responde rápidamente bloqueando sus vasos y engrosando las paredes.

De acuerdo con Fischer y Höll (1991, 1992), Sauter y van Cleve (1990, 1992) y Harms y Sauter (1992), factores como el fotoperiodo, los niveles de compuestos nitrogenados, el número de anillos, la estacionalidad y la temperatura influyen en el depósito de almidón, lípidos o proteínas. Los análisis histoquímicos revelaron que tanto el parénquima axial como el radial, en comparación con las tílides, presentan una mayor cantidad de estas sustancias, lo que sugiere que los carbohidratos que originalmente asistían la turgencia en las vacuolas se transformaron en granos de almidón, lo que posteriormente, como ya se explicó, se convierten en lípidos y extractivos hacia el duramen.

1.2. Características anatómicas macroscópicas y microscópicas. Variación dimensional de los elementos celulares de la madera de *G. sepium*.

De los resultados macroscópicos se reconoce que las cualidades estéticas de la madera de *G. sepium* ofrecen un gran potencial para ser apreciada a largo plazo. Se recomienda para exteriores de casas, muebles domésticos y comerciales, duela, lambrín, vigas y utensilios de cocina, mangos para herramienta, butacas escolares. También se aconseja su uso para artesanías.

De acuerdo con los resultados de la anatomía microscópica se advierte la presencia de pocos vasos de diámetros medianos a moderadamente grandes, que los sugieren poco resistentes a la cavitación, lo que se revela en un I. V. con valor a

93 para el caso de *G. sepium* de este estudio (Carlquist, 1977). Los valores de I. V para *G. sepium* procedentes de Yucatán y de Oaxaca representan vasos en diámetro y densidad que resultan en xilemas más seguros que el de *G. sepium* de Veracruz (Tabla 4). Así mismo en la misma tabla, se observa que los valores de I. V son inversos a los de la razón $K_{h-área} / K_{h-vaso}$, lo que revela a esta razón como un indicador más de la seguridad del xilema aunado a la capacidad conductora de éste. Con estos datos queda claro, para la que escribe, que el I. V de Carlquist es un índice no de seguridad sino de respuesta a la accesibilidad de agua en el sitio. A respecto se recomienda un estudio geográfico del comportamiento de este índice y de la razón $K_{h-área} / K_{h-vaso}$ por especie.

Los resultados de la anatomía apuntan a un xilema con abundancia de parénquima axial y radial y cuya asociación a los vasos de tipo paratraqueal propone una función de almacenamiento de agua (Braun, 1984) y una asociación intrínseca en la formación de tílides. En general se observa que la anatomía microscópica de *G. sepium* es consistente con las de la subfamilia Papilionoideae, aunque resalta que sus vasos son extremadamente cortos y en ocasiones puede presentar diámetros moderadamente grandes ($>200 \mu\text{m}$).

En relación a la variación de la madera de los árboles estudiados de *G. sepium*, se observó que para el diámetro de los vasos no hay ninguna tendencia entre épocas aunque los ANOVA muestran una diferencia entre árboles y su interacción con las zonas, lo que podría estar explicado por el efecto de los individuos 1 y 6 (Tablas 2 y 3). Para la longitud de los vasos se observaron diferencias entre árboles, lo que se explica por el comportamiento del individuo 5. Con el ADM se observa la contribución de estos individuos para la separación entre árboles y estaciones (Tabla 5 y Figura 20). De lo anterior se observa que en las dos zonas se presentan diámetros y longitudes de vaso semejantes en secas y lluvias, lo que sugiere que el volumen de agua que se transporta en los vasos funcionales es similar en ambas épocas, aunque el área conductora total dependa del número de vasos funcionales nuevamente para ambas épocas.

El ADM y el ANOVA, para la anchura de las punteaduras, muestran que no hay diferencias claras entre árboles, zonas y épocas, sin embargo en las Tablas 2 y 3

resalta que los árboles 1, 2, 4 y 5 presentan diferencias. Para la altura de las punteaduras intervasculares se observa que las diferencias no son muy claras entre árboles y zonas, aunque el análisis numérico lo sugiere.

Por otro lado para estudiar el efecto que tienen las dos épocas estudiadas sobre éste carácter, se sugiere un tamaño de muestra mayor. Las punteaduras intervasculares y de vaso-parénquima se presentan en toda la superficie interna del vaso (Figura 12 E). Debido al tamaño y a la forma de las punteaduras, se sugiere que la estructura cilíndrica interna de cada una y su pared sólida, pueden incrementar el valor del índice de prevención de colapso del vaso y las presiones internas del agua para reducir la formación de burbujas de aire. Asociado a esto, las paredes de las tílides ejercerían una presión adicional sobre las paredes internas de los vasos, lo que incrementaría su resistencia al colapso (Figura 21). Esto último sugiere que durante el desarrollo de las tílides que se forman cerca del cambium vascular, las paredes de éstas células ejerzan presión sobre la pared interna del vaso, que es adicional y en magnitud contraria a la de la transpiración en cavidades sin tílides.

En cuanto al parénquima de radio, los análisis ADM y ANOVA muestran que la anchura del parénquima de radio es la que contribuye a que haya diferencias entre árboles y épocas, aunque estos resultados pueden estar influidos por los valores del individuo 1 (Tablas 2 y 3). Debido a esto, no se observa una tendencia clara hacia el incremento de sus dimensiones o en número entre zonas o entre épocas, es decir, no se vislumbra un efecto de condiciones del crecimiento o de épocas (Tablas 2 y 3). Es posible considerar que los radios son estructuras poco variables y estables y que alcanzan sus dimensiones finales relativamente rápido durante el desarrollo.

En cuanto a las fibras, los análisis sugieren que los rasgos estudiados de las fibras son los que más contribuyen a explicar las diferencias entre zonas y épocas en la madera de *G. sepium*. De acuerdo con los datos, las fibras aumentan de longitud en la albura de la época de secas, pero en general son más largas hacia el duramen. Tablas 2 y 3 muestran que estas tendencias realmente dependen de la variabilidad de cada árbol y por tanto se sugiere que es un carácter que debe estudiarse con un tamaño de muestra mayor. De acuerdo con Chow (1971), las

fibras pueden tener patrones de variación poco regulares en condiciones de tensión o compresión, lo que se observó en la madera de especies de *Liquidambar*, que presentó un incremento en la longitud de sus fibras hacia la corteza en los primeros 10 cm y después decreció hacia la periferia. Se sugiere realizar estudios con un mayor tamaño de muestra para definir las tendencias en especies tropicales de selvas bajas caducifolias.

En general se observa que solo algunos caracteres celulares logran separar la albura del duramen y resalta que las dimensiones celulares no son tan importantes para separar ambas zonas y épocas (Tablas 2 y 3), lo que significa que tanto albura como duramen son muy semejantes en los periodos de secas y lluvias. Las características que lograron separar mejor a las zonas y a las estaciones fueron el contenido de humedad y la densidad relativa, lo que se discute a continuación, (Tabla 6).

2. CARACTERÍSTICAS FÍSICAS E HIDRÁULICAS.

2.1. Contenido Humedad y Densidad relativa.

Oluwafemi y Adegbeniga (2007) encontraron que el contenido de humedad (C.H.) para *G. sepium* es más bajo (8.44-8.80 %), con mayor humedad hacia la corteza, lo que contrasta con los valores obtenidos para *G. sepium* en este trabajo, que presentó una media de C.H. para la albura de 33% en época de secas y 39% en la de lluvia y para el duramen 20% y 31% respectivamente. Asimismo, la diferencia de contenidos de humedad entre *G. sepium* de las plantaciones de Nigeria y la veracruzana puede estar explicada por el agua de los escurrimientos montañosos de la Sierra Madre Oriental. Elevitch y Francis (2006) y Quintanar *et al.* (1997) han señalado y discutido que la madera es pesada, lo que se debe a su estructura celular, como lo indican ampliamente los resultados de este trabajo: presencia de paredes gruesas en fibras y vasos, con presencia de tílides que se esclerosan hacia el duramen; extractivos y cristales presentes en cantidades abundantes dentro de los lúmenes de las fibras, de los vasos, de las tílides esclerosadas y en el parénquima axial y radial. A este respecto Oluwafemi y Adegbeniga (2007) discuten que estos

aspectos pueden estar explicando las propiedades mecánicas y físicas que encontraron para árboles de *G. sepium* en Nigeria. Estos autores reportan que no hay diferencias significativas en las contracciones radiales de albura y duramen. Los mismos autores reportan que estos individuos mostraron contracciones tangenciales más altas que las radiales (4.3%), las que disminuyeron hacia la corteza. Este valor fue considerado como moderado para una madera tan densa, lo que la hace muy estable para el servicio en exteriores. Así mismo, encontraron que los valores de MOR (Módulo de ruptura) y MOE (Módulo de elasticidad) eran más altos hacia la médula que hacia la periferia, 119.8 Nm^{-2} y 6629.2 Nm^{-2} respectivamente; valores similares a los de especies comerciales como *Diospyros* y *Lophira* que se usan para construcción, aunque están por debajo de Teca ($\text{MOR} = 136.1 \text{ Nm}^{-2}$). Debido a esto, estos autores sugirieron que *G. sepium* puede sustituir la madera de especies de importancia económica actual y que ya son escasas. También agregaron que los valores altos de MOR y MOE hacia la médula podrían estar determinados por la densidad y que los valores de flexión al impacto están muy correlacionados con la contracción radial y la relación MOR/MOE (0.83) y con el MOR (0.87), lo que asocian con la densidad. En este sentido particularmente resalta lo que Swenson y Enquist (2007) sugieren acerca de la densidad como propiedad indicadora, no solo de características mecánicas, sino como una propiedad relacionada con la eficiencia hidráulica, lo que está íntimamente relacionado con la flexión de vasos conductores y de aquellos cavitados en la madera de árboles en pie.

Como se ha resaltado, y de acuerdo con Oluwafemi y Adegbeniga (2007), la densidad incrementa los valores de los MOR y MOE en la *G. sepium* de Nigeria, lo que sugiere que la especie de Veracruz pueda tener comportamientos mecánicos similares, por lo que se recomienda comparar estas propiedades para México y Nigeria. Aunque estos autores no reportan valores de densidad relativa, la de los individuos veracruzanos es mediana para albura y alta para duramen (Comité de la IAWA, 1989). Debido a la baja variación de su estructura celular se sugiere que *G. sepium* es una madera muy estable y posiblemente los datos de Oluwafemi y Adegbeniga (2007) dan luz sobre la relación entre la estructura anatómica y las propiedades físicas y mecánicas.

2.2. Índices hidráulicos y de resistencia al colapso.

Dadas las características geo-morfológicas de las zonas costeras que incluyen la localidad de estudio, los escurrimientos provenientes de la Sierra Madre Occidental hacen un buen aporte de agua dulce que garantiza que la zona esté bien irrigada, aunque bien drenada, debido a que los suelos de esta zona se caracterizan por ser poco desarrollados, presentar pocas arcillas, y por tanto muchos macro poros, lo que hace que sean de fácil infiltración. Por otro lado, los datos de precipitación y temperatura muestran diferencias marcadas entre los meses de enero y agosto, lo que podría sugerir un efecto en la estructura del xilema secundario. De las condiciones anteriores se percibe que el sustrato de la localidad recibe los escurrimientos de las montañas, y aunque los suelos son de tipo arenoso, el aporte por este proceso podría permitir que estas plantas no experimentaran estrés hídrico, lo que en principio podría explicar un efecto no apreciable de estos factores físicos en el xilema dada la ausencia de porosidad anular y otros rasgos en los elementos de vaso y punteaduras, entre otras características estructurales ya revisadas.

Carlquist (1977) sostiene que entre más anchos y más cortos son los vasos, son más resistentes al colapso, por tanto a la deformación, incluyendo algunas otras características morfogenéticas entre las que resalta la naturaleza de las paredes de las punteaduras intervasculares, lo que hace más eficiente la conducción y el ascenso del agua, por lo que a continuación se argumentan las razones por las que se considera a *G. sepium* como una especie con xilema muy eficiente en la conducción hidráulica: El diámetro de sus vasos (179 μm en promedio) sugiere que el agua que asciende con presiones negativas podría ocasionar colapso, cavitación y embolismo en estas células, según lo muestran los valores de $I. C. \text{vasos}$ e $I.V$ (Tablas 2 y Figura 21). Los índices de resistencia al colapso expresan la capacidad de implosión de una estructura cilíndrica cuando depende del grosor de sus paredes, lo que está asociado a la densidad (Hacke *et al.*, 2001), por lo que resalta que el índice de resistencia ($I. C. \text{vasos}$) presente un valor muy bajo con respecto al de las fibras ($I. C. \text{fibras}$). La deformación que sufre la pared de los vasos puede ser suficiente para colapsarlos cuando hay ascenso de agua; sin embargo, los valores

altos de resistencia a la implosión y el grosor de las paredes de las fibras sugieren la asistencia mecánica a los vasos (Sperry, 2003; Larcher, 2003 y Jacobsen *et al.*, 2005). Esto último también explica la relación entre el I.C. vasos, I.C. fibras y la alta densidad relativa de la madera de *G. sepium* argumentado por Hacke (2001) y Swenson y Enquist (2007). Por otro lado el índice de vulnerabilidad está representando pocos vasos en relación a su número por mm², de manera que si un vaso cavita debido a su diámetro, entonces el área conductora del xilema se reduce. El desarrollo de tílides en vasos de albura cercanos al cambium vascular puede ocurrir después de que haya cavitación y embolismo. Este proceso se ve favorecido por la disposición y cantidad de parénquima axial y radial (que reducen el número de vasos por mm²), así como por el tamaño y abundancia de las punteaduras vaso-parénquima en la superficie del elemento de vaso.

Como ya se mencionó, las tílides se expanden hacia el interior de la cavidad de los vasos hasta ocluirlos completamente, lo que de acuerdo con Braun (1984), puede incrementar el volumen de tejido accesorio. Las paredes de las tílides pronto se engruesan y, en el duramen, las cavidades de éstas se llenan de cristales y gomas. Esto último permitiría un incremento en el valor del I.C. en vasos disfuncionales de albura (Hacke *et al.*, 2001), lo que ayudaría a resistir la presión de la deformación de las paredes de los vasos funcionales contiguos. Adicionalmente, el área de las paredes de las fibras contiguas a los vasos funcionales incorpora resistencia al colapso, expresado macroscópicamente con la densidad (Sperry, 2003; Baas 2004 y Jacobsen *et al.*, 2005, Swenson y Enquist, 2007).

Los valores inéditos de K_h teórica de vaso y área respecto de algunas leguminosas de Oaxaca que se compararon con los de *G. sepium*, indican que el valor de la relación $K_h \text{ área} / k_h \text{ vaso}$ de *G. sepium* es muy bajo con respecto al de las otras especies (Tabla 4). *G. sepium* presenta en general un vaso por mm², por lo que su K_h teórica de vaso es muy similar a K_h teórica por área, situación que contrasta con los valores de conductividad de las otras especies en las que la K_h teórica del vaso es muy similar a la de *G. sepium* pero la K_h teórica del área se incrementa notablemente (Tabla 4). Esto merece atención puesto que las especies de Oaxaca proceden de selvas bajas caducifolias, donde se registra una precipitación pluvial mínima en el mes de

enero de 1.3 mm y en agosto 70.3 mm. Los valores de K_h teórica por área están demostrando la importancia del incremento en el número de vasos por mm^2 cuando existe estrés hídrico. En este sentido se explica por qué la *G. sepium* de Veracruz presente pocos vasos por mm^2 , comparado principalmente con *G. sepium* de Oaxaca.

Los valores de K_h -vaso y K_h -área para *G. sepium* muestran conductividades similares en la albura de ambas épocas en todos los individuos, lo que sugiere que su xilema no corresponde a condiciones de estrés hídrico o xéricas. Sin embargo, sería importante que en futuras investigaciones se estudiaran los valores de K_h -vaso, K_h -área relacionándolos con el número de vasos funcionales por época.

3 CAVITACIÓN Y DESARROLLO DE TÍLIDES

En las secciones anteriores ya se ha discutido que *G. sepium* desarrolla tílides en vasos cercanos al cambium vascular. Lo anterior significa que los vasos están experimentando fenómenos de cavitación que posiblemente llevan al desarrollo de estas estructuras. En este trabajo se planteó la pregunta acerca de si las tílides se forman en vasos cavitados o si se desarrollan como consecuencia de la diferencia de presiones entre la columna de agua que asciende en un vaso conductor con valores de Ψ_p negativos y la del parénquima asociado a los vasos, ya sea axial o radial (en este caso parénquima axial). Lo anterior significa que las tílides pueden ser consecuencia de un estímulo de la cavitación por cualquiera de sus posibles mecanismos o debido a la diferencia de presiones entre las células asociadas.

Tyree y Zimmermann (2002) discuten que una diferencia de presiones entre la columna de agua y la célula del parénquima no generaría una succión de la membrana del parénquima hacia el interior de la cavidad, esto debido a que la capa límite que se establece sobre la superficie interna del vaso y las subsecuentes capas laminares de agua en movimiento generan un esfuerzo cortante que se descompone en un esfuerzo normal y su consecuente tangente con dirección y sentido hacia el interior de la célula del parénquima. De manera que se puede aceptar en teoría que las tílides no ocurren debido a un fenómeno de succión por diferencia de presiones

en vasos funcionando bajo el efecto de la transpiración (Quintanar y Jacobo, com. personal) Por otro lado, siguiendo los protocolos de cultivos de cambium vascular propuestos por Savigde (1993), Quintanar *et al.* (2003) observaron que las tílides en vasos de tallos en cultivo no se desarrollaron, lo que podría sugerir que existe un mecanismo enzimático u hormonal asociado al desarrollo de las membranas de la punteaduras hacia la cavidad embolizada de los vasos (Sun *et al.*, 2007).

La mayoría de los estudios sobre tílides se han enfocado a tipos de xilema que las presentan, pero no exploran las causas que ocasionan su desarrollo. Los resultados de los experimentos sobre deshidratación sugieren que las causas de la aparición de tílides están asociadas o conectadas de manera significativa a una previa cavitación y con las condiciones del vapor de agua dentro de las cavidades de los vasos, explorada con anterioridad por Klein (1923). Es importante señalar que sobre este tema Sun *et al.* (2007) consideran que el desarrollo de tílides no está relacionado con el embolismo, esto es ambos fenómenos ocurren como eventos independientes.

3.1. Deshidratación, curva de vulnerabilidad y comportamiento estacional.

Los experimentos de deshidratación describen el comportamiento de los vasos funcionales que claramente disminuyen en porcentaje o número conforme el Ψ_p se hace más negativo, en contraste con el incremento de vasos que desarrollan tílides (Figuras 22 y 23). Como ya se mencionó *G. sepium* desarrolla tílides en vasos recién formados, de manera natural, lo que sugiere que al cavitarse induce la formación de estas estructuras. El experimento usado para construir la curva de vulnerabilidad propone que las columnas de agua dentro de los vasos se llenan de aire gradualmente, esto significa que quedarán saturadas de vapor de agua, lo que mantiene vivas a las células de parénquima por cierto tiempo, suficiente para ocluir el conducto disfuncionado. Esta oclusión es evidente cuando se observan en secciones transversales los vasos de la albura cercana al duramen y los de éste mismo completamente sellados. En algunas especies las tílides siguen desarrollando paredes secundarias con depósitos de lignina y suberina, lo que sugiere que estas células permanecen vivas por mucho tiempo (Kaus, *et al.*, 1996; *et op. cit.*).

Como ejemplo comparativo de los resultados se observa que en especies de chaparral como *Ceanothus megacarpus*, los valores de Ψ_p para un PLC₅₀ fueron de -10.8 MPa, (Tyree e Ewers, 1996), en los manglares *Rhizophora mangle* de -3.4 MPa (Ewers et al. 2004), en *Avicennia germinans* de -5.7 MPa y en *Conocarpus erectus* de -3.69 MPa, con diámetros de poros < de 80 μm y densidad mayor a 10 por mm^2 (López-Portillo y G. Ángeles, datos inéditos, comunicación personal, 2009). Al comparar estos datos con el xilema de *G. sepium* ($\Psi_p = -2.4 \text{ MPa}$), cuyos poros son de 179 μm de diámetro y 1 poro por mm^2 en promedio, de fácil acceso al agua, se concluye que el xilema secundario es mesomórfico (I.V. de Carlquist), por lo que el valor del Ψ_p para disfuncionar el xilema al 50 % sea poco negativo, lo que explica que al cuarto día de deshidratación hay proliferación de tílides (Figura 26).

Por otro lado se observa que el área del xilema, el diámetro de vaso y el número de vasos que han formado tílides no se encuentran relacionados, lo que sugiere que cualquier vaso en esta especie, independientemente del área de xilema es susceptible de desarrollar tílides.

Todo lo anterior se puede entender como estrategias de compartimentación, acuíferas y de soporte mecánico. Los datos y resultados anteriores también sugieren la distribución actual de esta planta.

El potencial hídrico requerido para la inducción de tílides es mayor a -1 MPa , aunque la presencia de éstas cercanas a valores de cero indicaría que esas estructuras ya existían, lo que se aprecia en los registros de vasos con tílides y funcionales en el primer día de inducción (Figuras 22 y 23).

Con estos experimentos se demuestra que la cavitación tiene un efecto positivo para dos eventos: 1) la pérdida de vasos funcionales que se traduce en la pérdida de conductividad y, por tanto, en el desarrollo de tílides, 2) que la cavitación de los vasos ocurre a valores de Ψ_p menores a -1 MPa , lo que explica la aparición de tílides en los tallos que experimentan esos valores de potencial hídrico.

Resalta que a partir del cuarto día hubo proliferación de tílides, lo que sugiere que la cavitación es una condición *a Fortiori* para el desarrollo de estas estructuras (Figura 23).

Los datos derivados del estudio en el campo y en un ciclo anual, muestran que el xilema de *G. sepium* no experimenta Ψ_p que lleve a los tallos al 50 % de pérdida de conductividad (PLC_{50%}) pues el valor más bajo del año llegó a -1.37 MPa y el menos negativo a -0.87 MPa con un porcentaje de tálides en vasos no mayor al 40 % y una pérdida de conductividad hidráulica (PLC) solo de del 25 % en noviembre (Figuras 33-37). En general, se observa que en la naturaleza no se experimentan cambios dramáticos en los valores hidráulicos. ni en el % de vasos con tálides.

Las figuras 35a y 35b, muestran que la menor cantidad de vasos funcionales se presenta en la época en que el potencial hídrico es más bajo, los vasos con tálides aumentan, lo que sugiere cavitación, condición para que ocurra bloqueo por tálides.

En los siguientes meses se observa un incremento en el porcentaje de vasos con tálides, aunque en septiembre hay un incremento de vasos bloqueados con aire y un decremento de vasos funcionales. Posiblemente esta dinámica estacional representa el evento de vasos bloqueados con aire que pasarán pronto a vasos con tálides. Esto sugiere que las tálides se forman en condiciones naturales después de que ocurre la cavitación.

Así mismo se observa una tendencia de las tálides hacia su incremento durante casi todo el año pero en el último mes decrecen. En el mes de noviembre, el Ψ_p tuvo el valor más bajo, y hubo un incremento en el desarrollo tálides (Figuras 30, 32-35a y b). En el experimento de deshidratación inducida se observó que las tálides se desarrollaron desde valores de Ψ_p más altos a -0.5 MPa y más bajos de -1.6 MPa, y en el campo se observó que las tálides aparecen entre los -0.95 a -1.3 MPa. Es decir en la naturaleza *G. sepium*, desarrolla muy pronto tálides, lo que puede significar que los vasos funcionales nuevos pronto pasan a embolizarse y después a llenarse de tálides.

De acuerdo con los análisis estadísticos las variables hidráulicas están relacionadas entre ellas y con el área del xilema y el diámetro del vaso, esto podría significar que los fenómenos hidráulicos son dependientes entre ellos, pero cuando ocurre la ruptura de la columna de agua y aparece la fase gaseosa, entonces se desarrolla el evento biológico, es decir, el desarrollo de tálides, que es independiente de los evento físico. Esto es, los análisis estadísticos sugieren dos eventos

necesarios dentro del tallo pero independientes entre si: la conducción eficiente del agua y la cavitación como eventos físicos y posteriormente el desarrollo de tílides como evento reparador del daño físico, pero no restituyente. Si consideramos que la cavitación en esta especie ocurre como un fenómeno muy frecuente, dado el diámetro de sus vasos y la proliferación de tílides, derivado de los datos obtenidos, el desarrollo de estas estructuras en los vasos sería una compensación por la pérdida de agua, incrementaría el volumen para contener agua y la cantidad de metabolitos primarios, que posteriormente, como se revisó exhaustivamente en la bibliografía y en secciones anteriores, se han de transformar en metabolitos secundarios que caracterizan cualitativamente y cuantitativamente los extractivos del duramen para la defensa de la planta.

La tesis de Klein plantea que el vapor de agua conserva vivas las células del parénquima. El vapor de agua solo puede desarrollarse cuando ocurre un evento de cavitación. Cuando ocurre la cavitación, el valor de la presión interna de la columna de vapor es igual a la de la presión atmosférica, por lo que los componentes del esfuerzo cortante valen cero. Esto sugiere que las membranas celulares del parénquima pueden introducirse a la cavidad del vaso recién embolizado, lo que significa que la cavitación debe ocurrir antes de la entrada de estas membranas. Los resultados de los experimentos de deshidratación muestran claramente que las células de parénquima están habilitadas para mantenerse vivas y ocluir la totalidad del área del xilema, lo que explica en parte los fenómenos de duraminización. En sus experimentos, Klein no usó colorantes, por lo que no existe posibilidad de conocer la dinámica de aparición de tílides en los vasos que eran funcionales.

Del análisis de varianza se observó que las condiciones para la deshidratación de los tallos (en cámara húmeda o al aire libre) y el tiempo son significativamente diferentes ($p < 0.05$). El tratamiento no tiene ningún efecto significativo, lo que sugiere que en la naturaleza es importante que los vasos permanezcan con humedad, por lo que se puede considerar que hay diferencias en la inducción de tílides cuando se secan al aire libre que cuando se secan en cámaras húmedas. Aunque la fase gaseosa es condición para que las tílides se desarrollen, el % de contenido de humedad mínimo es del 20% (Figuras 41-46 y Tablas 8-11). Asimismo el mayor

desarrollo de las tílides bajo condiciones de deshidratación al aire libre revelaron que los tallos, en la naturaleza, pueden responder al daño mecánico de manera dramática, pues los vasos quedan expuestos a la atmósfera simulando un ambiente de vacío similar al experimental.

En los experimentos de Klein la presión y el tiempo de inyección de aire o agua no se registraron. En este sentido, estos factores seguramente determinaron el contenido de humedad dentro de la cavidad de los vasos para conservar vivas o muertas a las células de parénquima. Estas condiciones controladas, creemos, fueron factores importantes en el desarrollo de nuestros experimentos.

Nuestros resultados sugieren que para que haya desarrollo de tílides es necesaria una fase gaseosa que conserve un mínimo de contenido de humedad para mantener vivas a las células. Hermine Reichenbach, en 1885, aseguró que las tílides se formaban en los vasos en el otoño, después de que pasaban las lluvias (Zimmermann, 1979), esto es, asoció la pérdida de conducción con la cavitación y el posterior desarrollo de tílides. Los experimentos de deshidratación que indujeron tílides sugieren que las experiencias y conclusiones de Klein son consistentes.

Los resultados del presente trabajo muestran que la cavitación es un evento previo a la formación de tílides, pero independiente de su desarrollo.

CONCLUSIONES

1 Aspectos generales de las de tílides de *Gliricidia sepium*.

a. Las tílides de la albura de *G. sepium* tienen paredes delgadas, contienen granos de almidón, presencia de algunos lípidos en la albura, y en el duramen presencia de lípidos, un gran contenido de extractivos de origen polifenólico, con posibles trazas de suberina.

b. Esto es consistente con lo sugerido para el metabolismo de granos de almidón, que se transforman a lípidos y hacia el duramen a extractivos.

c. Las tílides de esta especie aparecen mucho antes del proceso de duraminización.

d. Las tílides en *G. sepium* pueden formarse en vasos cercanos a la albura y asistir mecánicamente otros vasos que están experimentando colapso y cavitación.

e. En *G. sepium* el xilema secundario es vulnerable, mesomórfico, por lo que desarrolla tílides.

f. Las tílides sugieren un sistema accesorio para agua y metabolitos primarios que intervienen en la transformación a duramen.

2 Diferencias anatómicas y de los índices mecánicos e hidráulicos entre las épocas de lluvia y sequía

a. Las dimensiones de los radios, de los vasos y fibras no varían significativamente entre albura y duramen, ni entre épocas. Las diferencias que se observan son básicamente debidas a las variaciones entre individuos, lo que sugiere un mayor tamaño de muestra.

b. El contenido de humedad entre zonas y épocas revela que la albura se recarga de agua en un 8 % más en lluvia que en sequía.

c. Los diámetros y el número de vasos* mm^{-2} no son significativamente diferentes entre zonas y entre épocas lo que sugiere que el volumen de agua que conduce el xilema entre secas y lluvias depende de la densidad de vasos funcionales.

d. La densidad relativa no varía significativamente entre épocas ni entre zonas.

3 Arquitectura hidráulica y cavitación

a. Estas estructuras se forman posterior a eventos de cavitación y embolismo, pero estos eventos son independientes entre sí.

b. Las dimensiones transversales de los vasos no influyen en la formación de tílides.

c. Los eventos hidráulicos de conducción son independientes del evento de formación de tílides.

d. De acuerdo con los experimentos de deshidratación, la formación de tílides ocurre a un $\Psi_p > -2.4 \text{ MPa}$ y hacia el cuarto día se incrementa el número de estas estructuras.

e. La formación de tílides en diferentes épocas del año ocurren a un $\Psi_p = -1.38 \text{ MPa}$, esto sugiere un xilema secundario poco resistente a la cavitación.

f. La formación de tílides depende del tiempo de deshidratación, el contenido de humedad y en menor dependencia de la condición de deshidratación.

g. En la naturaleza, la cavitación por daño mecánico induce la proliferación masiva de tílides.

PERSPECTIVAS

- Aplicar la metodología en otras especies tropicales y templadas de zonas perturbadas, de selvas de diversos climas y de bosques templados o fríos.
- Estudiar si los vasos que desarrollan tálides lo hacen por fatiga.
- Estudiar el efecto del etileno en el desarrollo de tálides en esta especie.

REFERENCIAS

A

Aleemullah M & K.B. Walsh. 1996. Australian papaya dieback: evidence against the calcium deficiency hypotheses and observations on the significance of laticifer autofluorescence. *Aust. J. Agric. Res.*, 47: 371-85.

B

- Baas, P., F. W. Ewers, S. D. Davis y E. Wheeler. 2004. Evolution of xylem physiology. In: *The evolution of plant physiology*. Great Britain. Elsevier. p: 275-295.
- Babos K. 1993. Tyloses formation and the state of health of *Quercus petraea* L. trees in Hungary. *IAWA Journal*. 14: 239-143.
- Baldor, A. 2008. Geometría y trigonometría plana y del espacio. Ed. Cultural/Patria. 630 pp.
- Bamber, R. K and K. Fukazawa. 1985. Sapwood y heartwood: a review. *Forestry Abstracts* 46 (9): 567-580.
- Bird R. B. W. E. Stewart, y E. N. Lightfoot. 1960. *Transport Phenomena*. Wiley. New York.
- Bonsen K. and L. Kucera. 1990. Vessel occlusions in plants: morphological, functional and evolutionary aspects. *IAWA Bulletin n.s.* 11: 393-399.
- Baqui, S., J. J. Shah. R. C. Pandalai. y I. L. Kothari. 1979. Histochemical changes during transition from sapwood to heartwood in *Melia azedarach* L. *Ind. J. Exp. Biol.* 17: 1032-1037.
- Barajas, M. J., S. Rebollar D. y R. Echenique M. 1979. Anatomía de maderas de México No2. Veinte especies de la selva lacandona. México. *BIOTICA* 4(4): 163-193.
- Barajas, M. J. 1980. Anatomía de Maderas de México N3. Diez especies del bosque caducifolio de las cercanías de Xalapa, Ver. México. *BIOTICA* 5(1): 23-40.
- Barajas, M. J y C. León G. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. *Publicaciones Especiales* 1. Instituto de Biología, UNAM. México. 163 p.
- Braun, H. J. 1984. The significance of the accesory tissue of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin n.s.* 5(4): 275-294.
- Bauch, T. 1980. Variation of wood structure due to secondary changes. *IUFRO All Division 5 Conferences*, Oxford, 8-16 April. Citado en Bamber y Fukazawa, (1985).

C

Calvin Clyde L. 1997. Host-formed tyloses in vessel of the mistletoe *Phoradendron* (Viscaceae). *IAWA Journal*, vol 18(2): 117-126.

- Canny M.J. 1997. Tyloses and maintenance of transpiration. Short communication. *Annals of Botany*, 80: 565-570.
- Cárdenas, S. E. 1971. Estudio anatómico de la madera de 8 especies de leguminosas. IPN. ENCB Tesis de Licenciatura. 54 p.
- Canut, H., G. Alibert. y A. M. Boudet. 1985. Hydrolysis of intracellular proteins in vacuoles isolated from *Acer pseudoplatanus* L. *Cell. Plant Physiol.* 79: 1090-1093.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64(7): 887-896.
- Carlquist, S. 1988. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments recent work in wood anatomy and evolution. *ALISO* 9 (4): 499-553.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag, New York. 379 pp.
- Cleve, B. van y K. Apel. 1993. Induction by nitrogen and low temperature of storage-protein synthesis in poplar trees exposed to long days. *Planta* 189: 157-160.
- Cleviret, A.,V. Déon, I. Alami, F. Lopez, J. P. Geiger & M. Nicole. 2000. Tyloses and gels associated with cellulose accumulation in vessels are responses of plane tree seedlings (*Platanus acerifolia*) to the vascular fungus *Ceratocystis fimbriata* f. sp. *platani*. *Trees.* 15: 25–31.
- Corral, L. G. , 1985 Características anatómicas de la madera de onces especies tropicales Bol. Téc. Inst. Nac. Invest. For. No. 127. SARH. México. 67 p.
- Craib, W., G. 1923. Regional spread of moisture in the wood of trees III. *Notes R. Bot. Gardon Edind XIV (LXVI)*. Jan. 1-11.
- Cochard, H. M. Tyree. 1990. Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiology* 6: 393-407.
- Chattaway, M. M. 1932. Proposed standards for numerical value used in describing woods. *Trop. Woods* 29: 20-28.
- Chattaway, M.M. 1949. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. *Australian Journal of Scientific Reasearch* B2, 227-41.
- Chehaibar, T y R. Grether. 1990. Anatomía de la madera de algunas especies del género *Mimosa* (Leguminosae). *Bol. Soc. Bot. México.* 50: 3-17.
- Chow, Poo. 1971. Fiber length variation in the bole of an eccentric sweetgum tree. *Forest Science* 17(2): 186-189

D

- Datta S. K y A. Kumar. 1987. Histochemical studies of the transition from sapwood to heartwood in *Tectona grandis*. *IAWA Bulletin.* 8 (4): 363-367.
- De la Paz Pérez O. C., T. Carmona y M. A. Rogel G. 1980. Estudio anatómico de la madera de 43 especies tropicales. Bol. Téc. Inst. Nac. Invest. For. No. 63. SARH. México
- De la Paz Pérez O. C. y G. Corral. 1980. Estudio anatómico de la madera de once especies de angiospermas. Bol. Tec. Inst. Nac. Invest. For. No.64. SARH. México.

- De la Paz Pérez O. C. 1993. Anatomía de la madera de ocho especies con importancia en las artesanías del estado de Michoacán. *Acta Botánica Mexicana* 23: 103-136.
- Desch H. E. 1981. *Timber, its structure, properties and utilisation*. Timber Press, Forest Grove, OR. 120 p.
- Dúchense, L.C. 1988. Resistance mechanisms to dutch elm disease: a review. *Naturaliste can. (Rev. Écol. Syst.)*, 115: 163-167.

E

- Elevitch, C. R y J. K. Francis. 2006. *Gliricidia sepium* (Gliricidia), ver. 2.1. In: Species Profile for Pacific Island Agroforestry. Elevitch, C. R. (Ed.), Permanent Agriculture Resources, Hawaii, U.S.A. <<http://www.traditionaltree.org>>
- Ewers, F.W. & J.B. Fisher. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *Amr. J. Bot.* 76: 645-656.
- Ewers, F.W. López-Portillo J. G. Ángeles A. y J. B. Fisher. 2004. Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa*. *Tree Physiology* 24(9): 1057-1062

F

- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford. 588 p.
- Fahny, T. 1997. *xlStat-Pro 3.0*. AddinSoft, París.
- Fischer, C. y W. Höll. 1991 Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles. *Trees* 5: 187-195.
- Fischer, C. y W. Höll. 1992 Food reserves of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). II. Seasonal changes and radial distribution of carbohydrate and fat reserves of pine wood. *Trees* 6: 147-155.
- Foster R. 1964. Fine structure of tyloses. *Nature* 204: 194-195.
- Fujita, M. M. Kato, H. Saiki, & H. Harada. 1975. Changes in parenchyma cell structure followed by incubated tyloses development in *Quercus serrata* Thunb. *Bulletin of the Kyoto University Forests*. December 47: 144-151.
- Fujita, M, Nakagawa, K. Mori, N. Harada, H. 1978. The season of tyloses development and changes in parenchyma cell structure in *Robinia pseudoacacia*. L. *Bulletin. Kyoto University Forests*. No. 50: 183-190.
- Fukuda, H. 1996. Xylogenesis: initiation, progression and cell death. *Annu. Rev. Plant Mol. Biol.* 47: 299-325.
- Fukuda, H. 1997. Tracheary element differentiation. *The Plant Cell* 9: 1147-1156.

G

- Gandini, A., C. P. Neto, A. J. D. Silvestre 2006. Suberin; a promising renewable resource for novel macromolecular material. *Progress in Polymer Science*. Elsevier. 31 (10): 878-892.

- Goodman, N. S. y S. M. Siegel. 1959. Reaction-directing properties of non-enzymic macromolecules: pyrogallol oxidation in system iron (III)-cellulose. *Nature*. 184: 53-54.
- Greenwood, J. S., H. M. Stinissen., W. J. Peumans y M. J. Chrispeels. 1986. *Sambucus nigra* agglutinin is located in protein bodies in the phloem parenchyma of bark. *Planta* 167: 275-278.

H

- Hacke, U. G., J. Sperry, W. T Pockman, S. D. Davis y K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*. 126: 457-461.
- Hansen, J. y E. Beck. 1990. The fate and path of assimilation products in the stem of 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Trees* 4: 16-21.
- Hansen, J. y E. Beck. 1994. Seasonal changes in the utilization and turnover of assimilation products in 8-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Trees* 8: 172-182.
- Hargrave, K. R. K. J. Kolb. F. W. Ewers y D. Davis. 1994. Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Green (Labiatae). *New Phytol.* 126: 695-705.
- Hao, B-Z. y J-L. Wu. 1993. Vacuole proteins in parenchyma cells of secondary phloem and xylem of *Dalbergia odorifera*. *Trees* 8: 104-109.
- Harms, U. y J. J. Sauter. 1992. Localization of a storage protein in the wood ray parenchyma cells of *Taxodium distichum* (L.) C. Rich. by immunogold labeling. *Trees* 6: 37-40.
- Harris, N. y M. J. Chrispeels. 1975. Histochemical and biochemical observations on storage protein body autolysis in cotyledons of germinating mung beans. *Plan Physiol.* 56: 292-299.
- Hazenbergh, G. and K. C. Yang. 1991. Sapwood/heartwood width relationships with tree age in Balsam fir. *IAWA Bulletin n. s.,* 12 (1): 95-99.
- Held, H. 2005. *Plant Biochemistry*. Elsevier. 3er edition: 440-441. USA.
- Higuchi, T. 1997. *Biochemistry and molecular biology of wood*. Springer Series in Wood Science Springer-Verlag, Berlin. Heidelberg. 362 pp.
- Hillinger, C., W. Höll y H. Ziegler. 1996a. Lipids and lipolytic enzymes in trunkwood of *Robinia pseudoacacia* L. during heartwood formation. I. Radial distribution of lipid classes. *Trees* 10: 366-375.
- Hillinger, C., W. Höll y H. Ziegler. 1996b Lipids and lipolytic enzymes in trunkwood of *Robinia pseudoacacia* L. during heartwood formation. II. Radial distribution of lipases and phospholipases. *Trees* 10: 376-381.
- Hillis, W. E. 1975. Ethylene and extraneous material formation in wood tissues. *Phytochemistry* 14: 2559-2562.
- Hillis, W.E. 1987. *Heartwood and tree exudates*. Springer, Berlin Heilderberg. New York. 101 pp.

I

- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull, n.s. 10: 219-332.
- Ishida, S. Ohtani, J. Kawarada, T. 1976. Study of tyloses by the scanning electron microscopy. Proceedings, Hokkaido Branch, Japanese Wood Research Society 8: 6-9.
- Indira, P. 1978. Salinity effects on plant growth and tuberization in Cassava. J. Root Crops, 4(1): 19-22.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. s/a. Carta geológica y edafológica. E-14, B-39, B-49.

J

- Jacobo-Villa, M. A. 2005. Comunicación personal. Departamento de Ingeniería de procesos e hidráulica. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
- Jacobsen, A. L., F. W. Ewers, R. B. Pratt, W. A. Paddock III y S. D. Davis. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance?. Plant Physiology 139: 546-556.
- Jermyn, M. A y F. A. Isherwood. 1956. Changes in the cell wall of Pear during ripening. Biochem. J. 64: 123-132.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill, New York. 523 pp.

K

- Knapic S., F. Tavares y H. Pereira. 2006. Heartwood and sapwood variation in *Acacia melanoxylon* R. Br. trees in Portugal. Forestry 2006 79(4): 371-380;
- Kang, S-M. y J. S. Titus. 1980a. Qualitative and quantitative in nitrogenous compounds in senescing leaf and bark tissues of the apple. Physiol. Plant. 50: 285-290.
- Kang, S-M y J. S. Titus. 1980b. Activity profiles of enzymes involved in glutamine and glutamate metabolism in the apple during autumnal senescence. Physiol. Plant. 50: 291-297.
- Kang, S-M y J. S. Titus. 1980c. Isolation and partial characterization of an acid endoprotease present in dormant apple shoot bark. Plant Physiol. 66: 984-989.
- Kaus, A. V. Schmitt, A. Simon & A. Wild. 1996. Microscopical and mycological investigations on wood of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) relative to the occurrence of oak decline. J. Plant Physiol. 148: 302-308.
- Klein G. 1923. Zur Ätiologie der thyllen. .p. 417-439. En: Zeitschrift für Botanik. Kneip H. y F. Oltmanns (Eds.). Verlag von Gustav Fisher.
- Korán Z. and W. Côté. 1965. The ultrastructure of tyloses. pp: 319-333. In: Côté W. A. (Ed): Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse University Press, N.Y. 603 pp.
- Kollman F. & W. Côté. 1968. Principles of wood science and technology. Springer Verlag. N. Y.

- Kort, I. 1993. Relationships between sapwood amount, latewood percentage, moisture content and crown vitality of Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii*. IAWA Bulletins n. s., 14(4): 413-427.
- Kozłowski, T. T. y S. G. Pallardy. 1997. Physiology of woody plants. 2d. ed. Academic Press. 411 pp.
- Kumar, H. D. and H. N. Singh. 1976. Plant metabolism. British Library Cataloguing in Publication, Data. Indian 302 pp.

L

- Label, P., I. Beringnolo, P. Burtin, L. Dehon, I. Couée, C. Breton, J-P. Charpentier y C. Jay-Allemand. 2000. "Cambial activity and xylem differentiation in walnut (*Juglans* sp.)". En: Cell and Molecular Biology of Wood formation. Savidge, R. A., J. R. Barnett y R. Napier. Editores. Bios Scientific Publishers Ltd. 209- 221.
- Langheinrich, U. and R. Tischner. 1991. Vegetative storage proteins in poplar induction and characterization of a 32 and a 36-kilodalton polypeptide. Plant Physiol. 97: 1017-1025.
- Larcher, W. 2003. Physiological Plant Ecology. Springer. Germany. 513 pp.
- Leitch, M. A. and R. A. Savidge. 1995. Evidence for auxin regulation of bordered-pit positioning during tracheid differentiation in *Larix laricina*. IAWA Journal 16(3): 289-297.
- Leitch M., R. Savidge, G.M. Downes and I. L. Hudson. 1999. Induction of tyloses in *Eucalyptus globulus* "chips". IAWA Journal. 20(2): 193-201.
- Lewis G., Schrire B., Mackinder B. y Lock M. 2005. Sistemática, filogenia, biogeografía y usos de la familia (Leguminosae) a nivel mundial. Bot. Soc. Bot. Méx. 77:75-77 (2205).
- López, H. y F. Ortega. 1989. Angiospermas arbóreas de México 2. Anatomía de once especies. La madera y su uso 23. Laciterna, Instituto de Ecología. UAM-A. México. 130 pp.
- López-Portillo y G. Ángeles. 2009. Datos inéditos (comunicación personal).

M

- Maherali H. W. T. Pockmann y R. B. Jackson. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of wood plants to xylem cavitation. Ecology 85(8): 2184-2199.
- Magel, E; A. A. Drouet; A. C. Claudot and Ziegler. 1991. Formation of heartwood substances in the stem of *Robinia pseudoacacia* L. I. Distribution of phenylalanine ammonium lyase and chalcone synthase across the trunk. Trees 5: 203-207.
- Magel, E., A. C. Jay-Allemand y H. Ziegler. 1994. Formation of heartwood in the substances in the stem of *Robinia pseudoacacia* L. II. Distribution of nonstructural carbohydrates and wood extractives across the trunk. Trees 8: 165-171.
- Magel, E. A. 2000. "Biochemistry and physiology of heartwood formation". En: Cell and Molecular Biology of Wood formation. Savidge, R. A., J. R. Barnett y R. Napier. Editores. Bios. Scientific Publishers Ltd. 362-376.
- Meltrether, K. 2007. Datos de precipitación y temperatura de la Estación Biológica La Mancha. Instituto de Ecología A. C. Comunicación personal

- Metcalfe, C. and L. Chalk. 1950. Anatomy of Dicotyledons. Clarendon, Oxford. 1500 pp.
- Meyer, R. W. & W. A. Côté. 1968. Formation of the protective layer and its role in tyloses development. Wood Science and Technology. 2: 84-94.
- Mía, A. J. 1973. Fine structure of tyloses in *Populus tremuloides*, Supplement, American Journal of Botany 60(4): 10.
- Munsell color company. 1954. Munsell soil color charts. Baltimore, Maryland. 17 p.
- Murmanis L. 1975. Formation of tyloses in felled *Quercus rubra* L. Wood Sci. Technol. 9: 3-14.

N

- Nair, M. N. B. y J. J. Shah. 1983. Histochemistry of paraquat treated wood in *Azadirachta indica* A. Juss. IAWA. Bulletin n.s., 4(4): 249-254.
- Nair, M. N. B., J. J. Shah y S. V. Subramanyam. 1983. Ultrastructure and histochemistry of traumatic gum ducts in the wood of *Azadirachta indica* A. Juss. IAWA Bulletin. 4(2-3): 103-112.

O

- Oluwafemi, O. A. y S. O. Adegbeniga. 2007. Preliminary report on utilization of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. for timber. Research Journal of Forestry 1(2): 80-85.
- Ortega, F., I. Castillo y T. Carmona V. 1991. Angiospermas arbóreas de México 3. Anatomía de la madera de 26 especies de la Selva Lacandona, Chiapas. La madera y su uso 26. Laciterna, Instituto de Ecología. UAM-A. México. 200 p.
- Okai R., K. Frimpong-Mensah y D. Yeboah. 2004. Characterization of strength properties of branchwood and stemwood of some tropical hardwood species. Wood Sci Technol. 38: 163–171

P

- Panshin, A. J. and C. de Zeeuw. 1980. Textbook of wood technology. Vol. I. 3 ed. McGraw- Hill, Toronto. 705 pp.
- Pammenter N. W. y V. Willigen C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability to xylem cavitation. Tree Physiology 18: 589-593.
- Paredes C. A. Quintanar, S. Acosta, C de la Paz Oérez y A. Torre-Blanco. 2001. Histoquímica de la corteza de cinco angiospermas de una selva baja de Oaxaca. Madera y Bosques 7(2): 49-61.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhan. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica. México. D. F. 522 pp.
- Pennell, R. I. y C. Lamb. 1997. Programmed cell death in plants. The Plant Cell 9: 1157-1168.

- Piispanen, R. y P. Saranpää. 2001. Variation of non-structural carbohydrates in Silver birch (*Betula pendula* Roth) wood. *Trees* 15: 444-451.
- Pérez Cordero L. D y M. Kanninen. 2002. Heartwood, Sapwood and Bark Content, and Wood Dry Density of Young and Mature Teak (*Tectona grandis*) Trees Grown in Costa Rica, *Silva Fennica* 37(1).
- Polhill R. M. 1994. Classification of the Leguminosae. En: Southon I.W. Comp., Bisby F. A., Buckingham J. y Harbone J. B. Eds. *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae. Vol. 1, Plants and Their Constituents: XXXV-LVII*. Chapman & Hall, Londres.

Q

- Quintanar, A; L. Rivera; A. Torre-Blanco y S. Rebollar. 1997. Comparative histochemistry and cell morphology of sapwood and heartwood of *Gliricidia sepium* Fabaceae. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3): 1005-1011.
- Quintanar, I. A., C. De la Paz Pérez. O. y G. Ángeles Álvarez. 2003. Tíldes en la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Ciencia Forestal en México*. 28(93): 79-95.
- Quintanar, I. A., G. Ángeles Álvarez y J. A. Zavala-Hurtado. 2009. Anatomía, Índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. *Revista Madera y Bosques* 15(2): 71-91.

R

- Razo, B. D. 2003. Caracterización histoquímica de la albura y el duramen de dos especies de angiospermas: *Haematoxylon brasiletto* Karst. y *Lysiloma tergemina* Benth. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. 61 p.
- Ranjani, K. & V. Krishnamurthy. 1988. Tyloses of the root wood of *Cassia fistula* L. *Feddes Repertorium* 99(3-4): 147-149.
- Raven, P. R. Evert & S. Eichhorn. 1999. *Biology of Plants*. 6th ed. W.H. Freeman & Company Worth Publishers. 665-666 pp.
- Raven J. A. 2002. Selection pressures on stomatal evolution. *Tansley Review No. 131. New Phytologist*. 153: 371-386.
- Rebollar, D. S., C. de la Paz Pérez O. y A. Quintanar I. 1987. Maderas de la Península de Yucatán, México. 1. Estudio anatómico de la madera de tres especies del estado de Yucatán. *BIOTICA*. 12(3): 159-179.
- Rebollar, D. S., C. de la Paz Pérez O. y A. Quintanar I. 1996-1997. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana superennifolia de Quintana Roo, México. *Rev. Biol. Trop.* 44(3)/45(1): 67-77.
- Rebollar, D. S. y A. Quintanar. I. 1998. Anatomía y usos de la madera de ocho especies tropicales de Quintana Roo. México. *Rev. Biol. Trop.* 46(4): 1047-1057.
- Record, S. 1939. *The Mechanical Properties Of Wood* |. J. Wiley & Sons, Inc..
- Roth, I. 1966. *Anatomía de las plantas superiores*. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la biblioteca de Caracas. Colección Ciencias Biológicas. 357 pp.
- Rudman, P. 1966. Heartwood formation in trees. *Nature* 210: 608-610.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.

- Saitoh T., J.Ohtani and K. Fukazawa. 1993. The occurrence and morphology of tyloses and gums in vessels of Japanese hardwood. *IAWA Journal*. 14: 359-371.
- Sano Y. and K. Fukazawa. 1991. Structural differences of tyloses in *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* and *Kalopanax pictus*. *IAWA Bulletin* n.s. Vol. 12(3): 241-249.
- Salisbury, F. B. y C. W. Ross. 1999. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica S. A. de C. V. 759 pp.
- Salgado-Ugarte, I.A. 2000. EDK-2000, Estimación de Densidad por Kernel, Ver. 1.01. México.
- Santiago, E. M.A. y F. Ortega Escalona. 1992. Angiospermas arbóreas de México 4. Anatomía de la madera de nueve especies tropicales. La madera y su uso 27. Instituto de Ecología. UAM-A. México. 74 pp.
- Saranpää, P. y H. Nyberg. 1987a. Lipids and sterols of *Pinus sylvestris* L. sapwood and heartwood. *Trees* 1: 82-87.
- Saranpää, P. y H. Nyberg. 1987b. Seasonal variation of neutral lipids in *Pinus sylvestris* L. sapwood and heartwood. *Trees* 1: 139-144.
- Saranpää, P. y W. Höll. 1989. Soluble carbohydrates of *Pinus sylvestris* L. sapwood and heartwood. *Trees* 3: 138-143.
- Saranpää, P. y R. Piispanen. 1994. Variation in the amount of triacylglycerols and steryl esters in the outer sapwood of *Pinus sylvestris* L. *Trees* 8: 228-231.
- Sauter, J. J and S. Kloth. 1986. Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of Poplar (*Populus x canadensis* Moench "robusta"). *Planta* 168: 377-380.
- Sauter, J. J., B. van Cleve y K. Apel. 1988. Protein bodies in ray cells of *Populus x canadensis* Moench "robusta". *Planta* 173: 31-34.
- Sauter, J. J. y B. S. Wellenkamp. 1988. Protein storing vacuoles in ray cell of Willow wood (*Salix caprea* L.) *IAWA Bulletin*. 9(1): 59-65.
- Sauter, J. J. y B. van Cleve. 1989. Micromorphometric determination of organelles and of storage material in wood ray cells-A useful method for detecting differentiation within a tissue. *IAWA Bulletin*. 10(4): 395-403.
- Sauter, J. J y B. van Cleve. 1990. Biochemical, immunochemical, and ultrastructural studies of protein storage in poplar (*Populus x canadensis* "robusta") wood. *Planta* 183: 92-100.
- Sauter, J. J. y B. van Cleve. 1992. Seasonal variation of amino acids in the xylem sap of "*Populus x canadensis*" and its relation to protein body mobilization. *Trees* 7: 26-32.
- Sauter, J. J. y B. van Cleve. 1994. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein and fat in the ray storage tissue of Poplar trees. *Trees* 8: 297-304.
- Sauter, J. J. 2000. "Photosynthate allocation to vascular cambium: facts and problems". En: Cell and Molecular Biology of Wood formation. Savidge, R. A., J. R. Barnett y R. Napier. Editores. Bios Scientific Publishers Ltd. 71-81.
- Savidge R. 1993. In vitro wood formation in 'chips' for merchantable stem regions of *Larix laricina*. *IAWA Journal*. Vol. 14(1): 3-11.

- Schultz T. P. y D D. .Nicholas. 2000. Naturally durable heartwood: evidence for a proposed dual defensive function of the extractives. *Phytochemistry* 54: 47-52.
- Schmitt U. and W. Liese. 1994. Wound tyloses in *Robinia pseudoacacia* L. *IAWA Journal*, Vol. 15(2): 157-160.
- Shibata N., Fujita, M. Saiki, H. Harada, H. 1978. Development of the incubated tyloses in *Quercus serrata* Thunb. *Bulletin , Kyoto University Forests*
- Shibata, N., H. Harada & H. Saiki. 1981. Developm ent and Structure of traumatic tyloses in *Quercus serrata* Thunb. I. Development of traumatic tyloses in various bor ing seasons. *Mokuzai Gakkaishi* 27: 618-625.
- Shibata, N ., H. Harada & H. Saiki. 1982. Development and structure of traumatic tyloses in *Quercus serrata* Thunb.II.Developing process of the traumatic tylosis wall. *Mokuzai Gakkaishi*. 28: 1-9.
- Shigo, A.L. (1984) Compartmentalization: a conceptual framework for understanding how trees grow and defend themselves. *Annu. Rev. Phytopathol.* 22: 189-214
- Siegel, S. M. y B. Z. Siegel. 1957. Enhancement by deoxyribonucleic acid of the catalytic peroxidation of pyrogallol. *Nature* 179: 421-422.
- Sperry J. S. J. R. Donnelly y M. T. Tyree. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell and Environment* 11: 35-40.
- Sperry, J. S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *Int. J. Plant Sci.* 164(3 Suppl.): S115-S127.
- SPSS Inc. 2003. SPSS for Windows, Rel. 12.0. Chicago.
- StataCorp. 2001. Stata Statistical Software: Release 7.0. College Station, TX: Stata Corporation.
- Stewart, M. C. 1966. Excretion and heartwood formation in living trees. *Science* 153: 1068- 1074.
- Streeter, V. L. y Wyllie, E.B. 1985. Fluid mechanics. McGraw Hill Book Co., New York.
- Streeter L., E. Wylie y K. Bedford. 2000. Mecánica de flúidos. Mc. Graw Hill. Colombia. 740 p.
- Sun, Q., T. L. Rost., M. S. Reid y M. A. Matthews. 2007. Ethylene and not embolism is required for wound-induced tyloses development in stems of grapevines. *Plant Physiology*. 147: 1629-1636.
- Sun, Q, T. L. Rost y M. A. Matthews. 2008. Wound-induced vascular occlusions in *Vitis vinifera* (Vitaceae): tyloses in summer and gels in winter. *American Journal of Botany* 95(12): 1498-1505.
- Swenson, N. G. y B. J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94(3): 451-459.

T

- Thornber, J. P. y D. H. Northcote. 1961a. Changes in the chemical composition of a cambial cell during its differentiation into xylem and phloem tissues in trees. 1. Main components. *Biochem. J.* 81: 449-455.
- Thornber, J. P. and D. H. Northcote. 1961b. Changes in the chemical composition of a cambial cell during its differentiation into xylem and phloem tissues in trees. 2. Carbohydrate constituents of each main component. *Biochem. J.* 81: 455-464.

- Tortorelli, L. 1956. Madera y bosques argentinos. ACME. Buenos Aires, Argentina. 910 pp.
- Tatsuoka, M.M. 1970. Discriminant análisis. The study of group differences. IPAT. Champaign, Ill.
- Tyree M. T. Y F. W. Ewers. 1996. Hydraulic architecture of Woody tropical plants. p: 217-243. *In*: Mulkey, S. S. Chazdon R. L. & Smith A. P. (Eds.). Tropical Forest Plant Physiology. Chapman and Hall. New York.
- Tyree M. T. and M. H. Zimmermann. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer. Germany. 283 pp.

V

- van Bel, A. J. E. y K. Ehlers. 2000. "Symplasmic organization of the transport phloem and the implications for photosynthate transfer to the cambium". En: Cell and Molecular Biology of Wood formation. Savidge, R. A., J. R: Barnett y R. Napier. Editores. Bios Scientific Publishers Ltd. 85-97.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Bátiz M., M. I. Alcocer S., M. Gual D.y C. Sánchez D. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.
- Viestra, R. D. 1993. Protein degradation in plants. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 385-410.

W

- Wardrop, A. B. y J. Cronshaw. 1962. Formation of phenolic substances in the ray parenchyma of angiosperms. Nature: 193: 90-93.
- Weiner, G. W. Liese. 1995. Wound response in the stem of the royal palm. IAWA Journal 16(4): 433-442.
- Wetzel, S., C. Demmers y J. S. Greenwood. 1989. Spherical organelles, analogous to seed protein bodies, fluctuate seasonally in parenchymatous cells of hardwoods. Can. J. Bot. 67: 3439-3445.
- Wilkes, J. 1991. Heartwood development and its relationship to growth in *Pinus radiata*. Wood Sci. Technol. 25: 85-90.
- Wilkins, A. P. 1991. Sapwood, heartwood and bark thickness of silviculturally treated *Eucalyptus grandis*. Wood Sci. Technol. 25: 415-423.
- Wu, J-L. y B-Z. Hao. 1991. Vacuole proteins in secondary phloem parenchyma cells of three Meliaceae species. IAWA Bulletin. 12(1): 51-56.
- Yang, K. C., Y. S. Chen., C. Chiu y G. Hazenberg. 1994 Formation and vertical distribution of sapwood and heartwood in *Criptomeria japonica* D. Don. Trees 9: 35-40.

Z

- Ziegler, H. 1968. Biological aspects of heartwood formation. Holz Roh- Werkst 26: 61-68.c
- Zimmermann, M. H. and C. L. Brown 1979. Trees: structure and function Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Zimmermann, M.H. 1979. The discovery of tyloses formation by a Viennese Lady in 1845. IAWA Bulletin 2-3: 51-56.

DIVULGACIÓN

ARTÍCULOS ASOCIADOS AL TRABAJO DE TESIS.

Quintanar, I. A., C. De la Paz Pérez. O. y G. Ángeles Álvarez. 2003. Tíldes en la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. Ciencia Forestal en México. 28(93): 79-95.

Quintanar, I. A., G. Ángeles Álvarez y J. A. Zavala-Hurtado. 2009. Anatomía, Índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. Revista Madera y Bosques 15(2): 71-91.

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud.

Anatomy, hydraulic and physical indexes of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. wood

Alejandra Quintanar-Isaías^{1,3}, Guillermo Ángeles²
y José Alejandro Zavala-Hurtado¹

RESUMEN

Se presentan los resultados de un estudio de la variación anatómica y de los índices físicos e hidráulicos de la madera de albura y duramen de seis árboles de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. colectados en épocas de secas y lluvias de una selva baja de Veracruz, México. De rodajas cortadas a 1,30 m del suelo, se hicieron probetas de diversos tamaños para estudiar el contenido de humedad, la densidad relativa y la anatomía macroscópica y microscópica. Se usaron cubos con los que se elaboraron preparaciones fijas de cortes y material disociado, siguiendo los protocolos clásicos de laboratorio, así como las clasificaciones y nomenclaturas internacionales para los elementos celulares. Los cálculos de índices de vulnerabilidad, de resistencia al colapso y K_h teórica se hicieron usando el diámetro, la densidad y el área efectiva de vasos. Los análisis de varianza y de componentes principales mostraron que las diferencias entre árboles, zonas y estaciones están dadas por algunas características de las fibras, los vasos, los radios y las punteaduras. Aunque la variación en estas características es baja, explicaría la estabilidad dimensional de la albura y el duramen a los cambios de régimen hídrico ocasionados por la sequía y la lluvia. Los índices de resistencia al colapso y de vulnerabilidad, así como la K_h muestran un xilema mesomórfico muy vulnerable a embolismos, pero con mucho éxito para desarrollarse en ambientes perturbados, lo que podría estar explicado por la presencia de tilides, abundante parénquima axial y valores altos de la densidad relativa que aseguran resistencia de las paredes de los vasos y fibras al colapso.

PALABRAS CLAVE:

Anatomía de la madera, contenido de humedad, densidad relativa, índices de vulnerabilidad y colapso y K_h teórica.

ABSTRACT

An anatomical, physical and physiological study of the heartwood and sapwood of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. was carried out using six trees collected during the rainy and dry seasons in a dry forest from Veracruz, México. Stem segments were cut at 1,30 m above the ground for obtaining wood samples for macroscopic and microscopic observations, and for the water content and specific gravity analyses. Following classical microtechnique procedures and international classifications and nomenclatures for describing microscopic features, wood samples and permanent slides of wood sections and dissociated material were made. Estimations of vulnerability and collapse indexes, and K_h theoretical were made from vessel diameter, vessel number and effective vessel area. Analysis of variance and principal components analysis showed that some fiber, vessels, rays and pit features influenced differences among trees, sites and seasons. Although variability of those features is relatively low, it would explain the sapwood and heartwood stability

- 1 Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, Av. San Rafael Atlixco 186, Colonia Vicentina, Iztapalapa.
- 2 Departamento de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A. C.
- 3 Programa Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma Metropolitana. Ce: aqi@xanum.uam.mx

during changes in the hydric regime caused by dryness and rain. Collapse and vulnerability indexes, as well as K_h , show a mesomorphic xylem quite vulnerable to embolisms, but with high success to develop in disturbed environments. This could be explained by the presence of tyloses, abundant axial parenchyma and high values of specific gravity that assure resistance of fiber and vessel cell walls to collapse.

KEY WORDS:

Wood anatomy, moisture content, specific gravity, vulnerability and collapse indices y K_h theoretical.

INTRODUCCIÓN

Gliricidia sepium ha sido una especie muy usada para leña, postería y artesanía; se le ha designado como una especie multipropósito por su empleo en agro cultivos, como árbol de sombra para el cacao, en barbechos, callejones, cortinas rompevientos, pero, sobre todo como cercas y postes vivos (Quintanar *et al.*, 1997; Vázquez-Yánes *et al.*, 1999). Se ha visto que sus hojas pueden ser tóxicas o con características alelopáticas, pero se usa como forraje ya que tiene altos rendimientos de biomasa (Elevitch y Francis, 2006). En algunos países se prepara una pasta de hojas y corteza que es usada como raticida o insecticida. Es una buena fijadora de nitrógeno y tiene buena regeneración después de incendios, los que aparentemente favorecen su establecimiento. Su hábitat natural es semihúmedo, pero está ampliamente distribuida en México y Centroamérica, y dada su facilidad para establecerse y el uso extensivo que se le ha dado, se puede encontrar en dunas costeras, bancos ribereños, planicies inundables, faldas de montañas, barrancos, terrenos abiertos, terrenos inestables y áreas perturbadas. Asimismo, se considera una especie potencialmente restauradora y reforestadora de ambientes perturbados (Vázquez-Yánes *et al.*, 1999). Reciente-

mente se ha propuesto para sustituir especies comerciales duras que están escaseando en el mercado internacional (Oluwafemi y Adegbeniga, 2007).

Se conoce la anatomía de la madera de aproximadamente 25 especies mexicanas de la subfamilia Papilionoideae, a la que pertenece *G. sepium* (Cárdenas, 1971; Barajas *et al.*, 1979; Barajas, 1980; De la Paz Pérez *et al.*, 1980; De la Paz Pérez y Corral, 1980; Corral, 1985; Rebollar *et al.*, 1987; Barajas y León, 1989; López y Ortega, 1989; Chehaibar y Grether, 1990; Ortega *et al.*, 1991; Santiago y Ortega, 1992; De la Paz Pérez, 1993; Rebollar *et al.*, 1996-1997; Rebollar y Quintanar, 1998 y Razo, 2003). Estos estudios destacan patrones celulares generales presentes en *Gliricidia sepium*.

Carlquist (1977) estudió el impacto del diámetro, la longitud y la morfología de los elementos de vaso y su relación con algunos factores ecológicos, principalmente la precipitación media anual en diferentes comunidades vegetales. Ese autor analiza los valores de los índices de vulnerabilidad (I. V.) y mesomorfía (M) para especies que crecen en distintos hábitats. El autor sostiene que las especies cuyos xilemas presentan valores de I. V. por arriba de 1 son vulnerables o poco resistentes al estrés hídrico, y cuando los valores son por debajo de 1 se encuentran en condiciones de estrés hídrico, es decir, son resistentes al embolismo. Agrega que el producto del índice de vulnerabilidad y la longitud de los vasos es el valor hídrico mesomórfico de respuesta del xilema; de manera que por arriba de 200 el xilema se considera mesófito y por debajo de 75 xerófito. En este sentido el xilema de *G. sepium* se consideraría como mesófito en condiciones de estrés hídrico, pues de acuerdo con Rebollar y Quintanar (1998), individuos de esta especie en Quintana Roo

presentaron pocos vasos / mm² (4 / mm²) y un diámetro tangencial mediano (130 [75-232] μm). Asociado a estas características anatómicas, la densidad relativa de la madera y las dimensiones de las fibras son características que se han ligado directamente con el colapso o implosión de los vasos, por las presiones negativas causadas por la evapotranspiración (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2005). De manera que la prevención de la implosión de un vaso depende de la relación entre el grosor de la doble pared de vasos vecinos y el diámetro del vaso $(t/b)^2$ y con el área de la pared de la fibra (Baas *et al.*, 2004). La densidad del xilema secundario es una propiedad relacionada con las capacidades hidráulicas del tallo y la resistencia mecánica de la planta, es decir, entre más seguro un xilema, mayor será su densidad (Swenson y Enquist, 2007).

Quintanar *et al.* (1997, 2003) estudiaron algunas características histoquímicas de albura y duramen de *G. sepium* que muestran los diferentes tipos de tálides, su abundancia y su desarrollo *in vitro*, el tipo de extractivos, cristales, algunos tipos de pectinas y procesos de esclerificación en células de ambas zonas. Oluwafemi y Adegbenga (2007) estudiaron las características tecnológicas de la madera de *G. sepium* en árboles del Campus de la Universidad de Ibadan en Nigeria, y han señalado que los extractivos encontrados en esta especie están relacionados con la alta densidad de esta madera y su posible resistencia al deterioro, por lo que proponen su empleo en exteriores.

Gliricidia sepium (cocoite) puede ser un árbol con tallas desde 5 m de altura y 15 cm de diámetro a la altura del pecho (d.a.p.), hasta 20-25 m de altura y diámetros mayores a 40 cm de d.a.p., dependiendo del tipo de vegetación al que pertenece. Forma ramas gruesas ligera-

mente horizontales, pero las de nuevo crecimiento son verticales (Pennington y Sarukhán, 2005 y observaciones de campo de los autores). Esta especie está ampliamente distribuida en Mesoamérica y ha sido introducida a África e Indonesia (Elevitch y Francis, 2006). Los árboles de esta especie florecen y pierden sus hojas en época de sequía, mientras que en época de lluvia producen abundante follaje. El tronco puede torcerse, pero en general es recto en la mayoría de los individuos y la corteza del tronco principal es ligeramente escamosa, en las ramas jóvenes es verde, lisa, con lenticelas verticales y de forma oval.

OBJETIVOS

El propósito de este trabajo es contribuir al conocimiento de la anatomía de la madera de *Gliricidia sepium*, a través del estudio de la variación celular, el índice de vulnerabilidad (I.V.), el contenido de humedad (C. H.), la densidad relativa (P. E.) y valores hidráulicos como: la conductividad hidráulica (K_h -teórica de vasos y por área) y los índices de resistencia al colapso o implosión de fibras y vasos (I. C. fibras e I. C. vasos) entre albura y duramen en las épocas de secas y lluvias, con el fin de entender algunas estrategias del xilema de esta especie.

METODOLOGÍA

Sitio de muestreo. El sitio de colecta se encuentra aproximadamente a 2,6 km de la playa y a 2.8 km del río La Antigua, ubicada al Suroeste de la Laguna La Catalana, carretera Cardel-Veracruz, a una latitud de 19° 16' 51.6" al Norte y longitud de 96° 17' 20.28" al Oeste; con una elevación de 76 msnm. En este sitio domina una selva baja caducifolia en condición perturbada por el pastoreo extensivo, la extracción de madera para leña, postería y la lotificación. Además se encuentran legumi-

nosas como *Acacia* y *Mimosa* entre otros géneros (Rzedowski, 1988). El suelo es de tipo regosol calcárico, con fase textural gruesa. La unidad geológica está formada por rocas sedimentarias y volcánicas sedimentarias debido al acarreo y retrabajo de arenas litorales por acción eólica (antiguas dunas fijas). Las arenas son de grano grueso, medio a fino, compuestas por feldespatos, micas, fragmentos de roca, cuarzo y conchas (INEGI. Carta geológica y edafológica, s/a). Los promedios de precipitación y temperatura registrados para los meses de enero y febrero son: 30,5 mm y 21,7° C; y 383 mm y 27,8° C respectivamente (Figura 1) (Mehlreter, 2007).

Procesamiento del material

En el sitio de muestreo se colectaron los fustes rectos de tres árboles maduros de 7 m de altura promedio, en el mes de enero (época de secas) y tres en el mes de agosto (época de lluvias) con las mismas características. Los árboles tuvieron de 20 a 25 cm de ancho a la altura del pecho. Se cortaron rodajas transversales del tronco principal de 2 cm

de grosor a 1,30 m del suelo para los siguientes estudios:

1. Estudio anatómico

Para el estudio anatómico microscópico se obtuvieron cubos de 1 cm³, de albura y de duramen. Cada cubo se ablandó usando una solución de alcohol-glicerol-agua (a.g.a.) infiltrado al vacío durante una semana. El a.g.a. se removió infiltrando una solución de PEG 4000 al 5% con golpes de vacío, durante varios días y se seccionaron a -20°C en un criostato marca Leica. Se elaboraron cortes transversales, tangenciales y radiales; las muestras se pegaron en portaobjetos, se tiñeron con azul de toluidina, se lavaron y se dejaron secar. Después se usó xilol y se montaron en resina Entellan. El material disociado se obtuvo empleando una solución de Jeffrey y se montó en gelatina glicerinada de acuerdo con Johansen (1940).

En la sección transversal se midieron el diámetro de los vasos y su número / mm²; en la tangencial la altura, la anchura de radios así como el número de radios / mm y la longitud de vasos. En

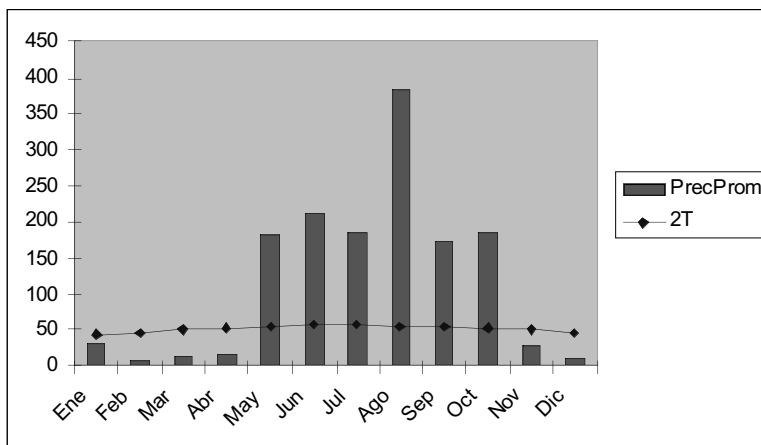


Figura 1. Diagrama ombrotérmico en el que se representan los meses más calurosos y los más húmedos para la zona de estudio.

el material disociado se midieron la longitud, grosor y diámetro de fibras. En la sección radial se midieron la altura y la achura de las punteaduras intervasculares. Se hicieron al menos 30 mediciones por cada carácter. La clasificación de los tamaños se hizo de acuerdo a Chattaway (1932). Los caracteres cualitativos se describieron de acuerdo con la lista de características microscópicas del Comité de la IAWA (1989).

Para el estudio macroscópico se obtuvieron muestras de madera longitudinales radiales y tangenciales de 15 X 7 X 1 cm; el hilo, la textura y el veteado se determinaron de acuerdo con Tortorelli (1956) y el color se determinó usando las Tablas Munsell de color de suelo (Munsell Color Co., 1954).

2. Densidad relativa y contenido de humedad

De las rodajas de los árboles cortados se obtuvieron cubos de albura y duramen de 2 cm³, con los que se calculó la densidad relativa y el contenido de humedad. Se obtuvieron los siguientes valores: peso del volumen desplazado, peso en verde y peso seco final.

Para el cálculo de los valores se emplearon las siguientes ecuaciones:

Densidad relativa (P.E.) = peso anhidro / peso del volumen verde

Contenido de Humedad (C.H.) = (peso verde-peso anhidro) / peso anhidro.

3. Conductividad hidráulica teórica K_h -teórica

Se obtuvo usando los datos del diámetro y número de vasos / mm², con los que se calculó el área efectiva teórica de conducción, que se definió como la porción de la superficie de la sección transversal que está ocupada por vasos y que permite el paso del fluido. La repre-

sentación de esta característica se asoció a una superficie de sección circular, que se llamó área efectiva, esto es, $A_{\text{efectiva}} (A_e) = (\# \text{ poros mm}^2) / (\pi d_{\text{vaso}}^2) 4$. Usando este valor se estimó el diámetro equivalente a través del cual ocurre el flujo y que está asociado a la sección transversal, quedando expresado como $D_{\text{eq sec}} = (4 * A_{\text{efectiva}} p)^{0.5}$. Con este diámetro, que equivale a la sección conductora, se obtuvo la ecuación de flujo que considera el principio de conservación de la masa o continuidad y la ecuación de Darcy, esto es: $m t^{-1} = \rho \pi D^4 (128 * \mu)^{-1} dP dl^{-1} = \rho \pi A^4 (8 * \mu)^{-1} dP dl^{-1}$, donde m es la masa del fluido, t el tiempo, dP el cambio de la presión, dl la longitud del segmento de tallo, D el diámetro del vaso o el equivalente ($D_{\text{eq sec}}$), r el radio de esa misma sección, μ la viscosidad dinámica del fluido y dl^{-1} la densidad del fluido (Streeter y Wylie, 1985).

4. Índices de vulnerabilidad y de colapso

El índice de vulnerabilidad se calculó de acuerdo con la ecuación: I.V. = (diámetro de vaso) (número de vasos)⁻¹ y el índice de resistencia al colapso o implosión : I.C. = (grosor de dos paredes contiguas / diámetro celular)² (Hacke et al., 2001).

Los valores de K_h -vaso, K_h -área, los IC_{vaso} , IC_{fibra} y el I.V., solamente se calcularon para los vasos de la albura, pues el duramen ha dejado de conducir agua. Para comparar los valores de las conductividades de vasos y áreas (K_h -vaso, K_h -área) de *G. sepium*, se obtuvieron los de otras especies de leguminosas procedentes de una selva baja caducifolia del estado de Oaxaca (datos inéditos). La relación K_h -área / K_h -vaso, se usó para tener un parámetro comparativo entre las especies.

5. Análisis estadístico

Se estimaron medias, desviación estándar y error estándar con los que se

obtuvieron las categorías numéricas y la clasificación de las características anatómicas mensurables, así como los valores medios de los pesos, contenidos de humedad, K_h -teórica, índices de vulnerabilidad e implosión, con los que se hicieron las gráficas considerando los siguientes niveles: entre árbol, entre zonas y entre estaciones. Para evaluar las diferencias entre características anatómicas microscópicas, la densidad relativa, el contenido de humedad, la conductividad hidráulica (K_h), el I. V. y los índices de resistencia al colapso (I. C.) de vaso y fibras, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) considerando la época de colecta, albura y duramen y los árboles como variables categóricas. Para ambos análisis se usó el programa Stata 7 (StataCorp., 2001).

Se realizó también un análisis multivariado de las características anatómicas microscópicas con el propósito de detectar diferencias de los caracteres microscópicos mensurables en los niveles: 1) entre árboles, 2) entre albura y duramen y 3) entre la temporada seca y la de lluvias, e identificar a las variables causantes de estas diferencias. Se realizaron análisis discriminantes múltiples (ADM) sobre una matriz de 396 muestras y 11 variables anatómicas. El criterio utilizado para evaluar las diferencias entre los grupos fue la Λ de Wilks, que tiende a tomar valores cercanos a cero cuando los grupos están bien definidos en función de las variables consideradas y tiende a uno cuando los grupos no están bien definidos (Tatsuoka, 1970).

Se realizaron tres análisis discriminantes: ADM (i) considerando a los seis árboles muestreados como grupos diferentes, (ii) separando a las muestras por zonas de albura y duramen, y (iii) evaluando las diferencias entre las muestras provenientes de la temporada de secas y la de lluvias. Se extrajeron las funciones discriminantes correspon-

dientes (cinco en el primer caso y una en los otros dos), se evaluaron las diferencias entre los grupos analizados y se identificaron aquellas variables que más contribuyen a la separación entre grupos. Los ADM se realizaron con el paquete estadístico SPSS 12.0 (SPSS Inc., 2003).

Para el caso del análisis con solo dos grupos (entre albura y duramen y entre secas y lluvias), considerando que el ADM solo extrae una función discriminante, se generaron estimadores de densidad por kernel (EDK) para poder observar las diferencias entre los grupos a lo largo de la función discriminante extraída. Se obtuvieron los EDK a partir de la función ponderada de Epanechnikov, con una amplitud de ventana óptima de Haerdle, utilizando el programa EDK2000 (Salgado-Ugarte, 2000). En el caso del análisis con seis grupos esta observación se realizó al graficar las dos primeras funciones discriminantes.

Comparación de densidad relativa y contenido de humedad

Usando un análisis de la t de Student, se comparó la densidad relativa y el contenido de humedad (con transformación arco seno) de 112 especímenes entre zonas de albura y duramen ($n=59$ y $n=53$, respectivamente) y entre muestras de árboles en la época seca y la temporada de lluvias ($n=58$ y $n=54$, respectivamente). El análisis se realizó utilizando el programa xlStat-Pro 3.0 (Fahny, 1997).

RESULTADOS

I. Anatomía de la madera de *Gliricidia sepium*

Características macroscópicas

La madera no presenta zonas de crecimiento definidas. Presenta diferencias marcadas entre albura y duramen.

La albura presenta vetas de color castaño muy pálidas (10 YR 8/4) a amarillas (10 YR 8/6) y el duramen vetas de color castaño oscuro amarillentas (10 YR 4/4) y castaño amarillentas (10 YR 5/4). La textura es mediana, el hilo es entrecruzado, el veteado es pronunciado, el olor y el sabor son característicos. No existen diferencias marcadas entre zonas de crecimiento. Los vasos y el parénquima axial son visibles a simple vista. El duramen presenta fluorescencia.

Características microscópicas (tablas 1 y 2; figuras 2A-H).

La porosidad es difusa. Los elementos de vaso son múltiples radiales de dos a tres y solitarios, muy pocos, 2(1-5),

extremadamente cortos, 180 (80-280) μm , y de diámetro mediano, 179 (68-272) μm . Las punteaduras intervasculares son ornamentadas y las de campo de cruzamiento vaso-radio tienen rebordes internos bien distinguibles, similares a las intervasculares. Las punteaduras miden de alto 4,3 (2-10) μm y de ancho 10,8 (6-20) μm por lo que se consideran de tamaño grande; se presentan tanto en caras radiales como tangenciales. La pared del vaso posee punteaduras intervasculares que presentan expansiones tubulares dirigidas hacia una membrana central con forma de disco. Las de vaso-vaso se observan como par de punteaduras con ambas membranas dilatadas formando una cavidad central (figuras 2G,

Tabla 1. Medias de caracteres microscópicos, densidad relativa, contenidos de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, K_h - teórica para vaso y área de albura.

ALBURA	ÁRBOL 1	ÁRBOL 2	ÁRBOL 3	ÁRBOL 4	ÁRBOL 5	ÁRBOL 6
Vasos*mm ⁻²	2,2	2,1*	2,1	2,5*	1,8	2,3
¹ Diámetro de vaso	169*	195,5	171,15	192	176,24*	158*
Longitud de vaso	155	166	193	174*	211,6*	183
¹ Altura de punteadura	4,4	3,51	5,85	7*	6*	4,07
¹ Anchura punteadura	11,9	9,09*	10	13,8*	11,5	9,48
¹ Anchura de radio	41*	24*	26*	38	33*	37*
¹ Altura de radio	149*	187	180	178	170*	160*
# de radios*mm ⁻¹	10*	11*	10	8*	10*	11
¹ Diámetro de fibra	20,4	18,9	18	19,3	20,44	20,29
¹ Grosor de la pared de la fibra	7,5	8,6*	4*	8*	5*	6*
¹ Longitud de la fibra	1283*	1228	1130*	1115*	1060*	1163*
Í, V,	93	98	82	87	107	76
Í, C vasos	0,028	0,0254	0,01213	0,0228	0,0088	0,0,15
I, C fibras	0,40	0,38	0,25	0,43	0,0,27	0,25
Densidad relativa	0,81	0,65	0,70	0,762	0,742	0,713
Contenido de humedad (%),	27	38	34	40	38	40
K_h -teórica (vaso)	$2,44 \times 10^{-11}$	$4,02 \times 10^{-11}$	$2,56 \times 10^{-11}$	$4,4 \times 10^{-11}$	$2,72 \times 10^{-11}$	$1,79 \times 10^{-11}$
K_h -teórica (área)	$1,30 \times 10^{-10}$	$2,01 \times 10^{-10}$	$1,38 \times 10^{-10}$	$3,38 \times 10^{-10}$	$1,05 \times 10^{-10}$	$1,01 \times 10^{-10}$

*significativamente diferente con respecto al duramen. ¹ μm .

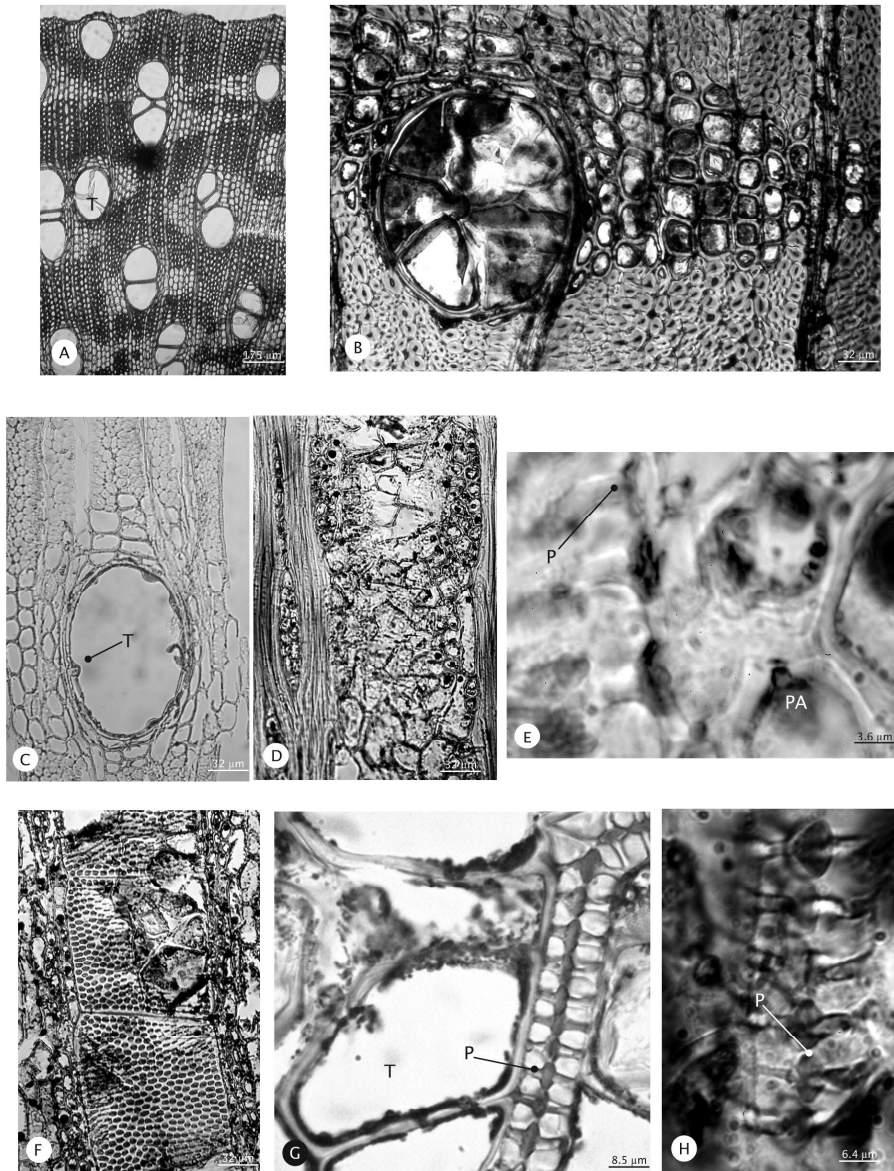


Figura 2. *Gliricidia sepium*. A y C. Corte transversal de vasos cercanos al cambium vascular. D. Corte tangencial albura media. F. Duramen. E. Punteaduras vaso-parénquima. G y H. Detalles punteaduras vaso-parénquima. T. tílides. P. Pared de vaso. PA. Parénquima.

Tabla 2 . Medias de caracteres microscópicos, densidad relativa, contenido de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, K_h - teórica para vaso y área de duramen.

DURAMEN	A1-D	A2-D	A3-D	A4-D	A5-D	A6-D
Vasos*mm ²	2,3	2,6*	2,5	1,9*	1,6	2,2
¹ Diámetro de vaso	197*	191,3	178	199	172*	139*
¹ Longitud de vaso	172	162	209	189*	237*	179
¹ Altura de punteadura	4,46	3,57	4,66	2,33*	4,84*	3,39
¹ Anchura punteadura	11,38	12,54*	10,66	9,81*	10,5	9,82
¹ Anchura de radio	47*	29*	30*	36	27*	28*
¹ Altura de radio	174*	175	177	169	212*	126*
# de radios*mm ⁻¹	9*	10*	10	10*	9*	11
¹ Diámetro de fibra	20,7	16,36	18,5	20,24	19,89	19,82
¹ Grosor de la pared de la fibra	8	6*	7*	4*	7*	4*
¹ Longitud de la fibra	1291*	1223	1114*	1125*	1298*	1026*
Densidad relativa	0,87	0,77	0,77	0,73	0,749	0,75
Contenido de humedad (%)	16,4	23,9	21,7	34,1	32	28,2

*significativamente diferente con respecto al duramen. ¹μm.

2I); las de vaso-parénquima terminan en una sola membrana dilatada (Figura 2F). Las cavidades de los vasos presentan tílides comunes en la albura y de tipo esclerosadas en el duramen. Las tílides provienen del parénquima axial y del radial.

Las paredes de las tílides en la albura son muy delgadas y se engruesan hacia el duramen. Las tílides presentes en el duramen son de paredes muy gruesas esclerosadas con abundantes cristales romboidales y gomas que ocluyen completamente sus cavidades.

El parénquima axial es aliforme y aliforme confluyente de varias células de ancho. En caras tangenciales se presentan en cordones de más de 8 células de longitud. Presentan cristales romboidales de oxalato de calcio. Los

radios de 3 (2-4) series, moderadamente finos 33 (16-66) μm, extremadamente bajos 171 (96-360) μm y numerosos 10 (7-13) / mm. Presentan estratificación; conteniendo almidón en albura y gomas en duramen. Las fibras, son de tipo libriforme, de longitud mediana 1178 (860-2000) μm, de diámetro fino 19(8-30) μm y paredes gruesas 7(2-14) μm. Presentan gomas en el lumen hacia el duramen.

Densidad relativa: Albura 0,73 (mediana) y duramen 0,75 (alta) (IAWA, 1989).

2. Diferencias en las características anatómicas microscópicas (tablas 1 y 2)

Se encontraron tres grupos de características significativamente diferentes.

a) Entre las zonas, entre árboles y en la interacción árboles-zona para la altura de las punteaduras ($R^2 = 0,40$, $p < 0,01$).

b) Entre árboles y entre la interacción árboles*zona para: el número de vasos / mm^2 ($R^2 = 0,12$, $p < 0,01$), el diámetro de vaso ($R^2 = 0,18$, $p < 0,01$), la anchura de las punteaduras ($R^2 = 0,18$, $p < 0,01$), el número de radios / mm ($R^2 = 0,42$, $p < 0,01$), la altura de radios ($R^2 = 0,21$, $p < 0,01$), la anchura de radios ($R^2 = 0,48$, $p < 0,01$), la longitud de fibras ($R^2 = 0,35$, $p < 0,01$) y el grosor de las fibras ($R^2 = 0,58$, $p < 0,01$),

c) Entre árboles para: la longitud de vasos ($R^2 = 0,26$, $p < 0,01$) y el diámetro de fibras ($R^2 = 0,12$, $p < 0,01$). En general se observa que aunque existen diferencias significativas de las características anatómicas en los diferentes niveles, éstas son muy bajas.

3. Análisis multivariado de las características anatómicas

Comparación entre árboles

En la figura 3 se presenta la dispersión de los 396 especímenes en un espacio definido por las dos primeras funciones del ADM. Las dos primeras funciones discriminantes explican el 72,6% de la variabilidad observada y ambas son significativas ($p < 0,0001$). Aunque la $\bar{\lambda}$ de Wilks para las dos primeras funciones es relativamente baja (0,303) y significativa ($p < 0,0001$), se puede observar que existe una muy alta heterogeneidad dentro de los seis grupos (árboles) en las variables consideradas, de tal manera que los grupos no se separan claramente en el espacio discriminante (Figura 3).

En la tabla 3 se presenta la matriz de estructura con los valores de correlación

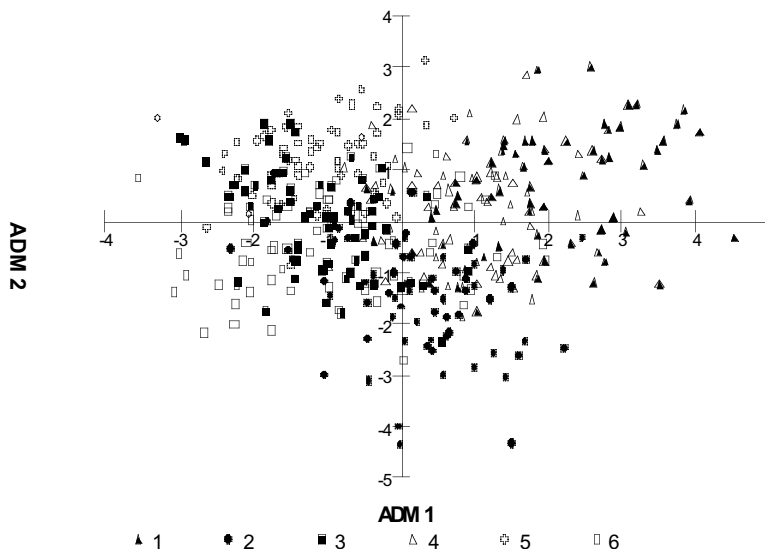


Figura 3. Diagrama de dispersión de 396 muestras provenientes de seis árboles en un espacio discriminante definido por las dos primeras funciones del ADM que explican el 73% de la variabilidad de la matriz.

entre las variables originales y las dos primeras funciones del ADM. Las variables anatómicas que más contribuyen a la separación entre los grupos fueron, para la primera función en sentido positivo: el grosor de las fibras, la anchura de radios y la longitud de las fibras, y en sentido negativo la longitud de los vasos. Para la segunda función en sentido positivo: la anchura de los radios y la altura de las punteaduras y en sentido negativo el número de radios / mm.

Comparación entre épocas y entre zonas

El ADM realizado para comparar registros de la estación seca con la estación lluviosa muestra que, aunque la separación entre grupos es significativa ($p < 0,01$), es muy poco clara, lo que se refleja en una \bar{I} de Wilks de 0,774. Esto se observa claramente en la figura 4A, donde se aprecia la pobre, aunque significativa separación entre los grupos. Considerando las correlaciones

Tabla 3. Matriz de estructura del ADM realizado con 396 muestras y 11 variables para seis individuos (árboles), dos épocas (secas y lluvias) y dos zonas (albura y duramen). Los valores representan la correlación entre las variables y las funciones discriminantes extraídas. Se muestran con negritas las variables ($r > 0,300$) que más contribuyen a la separación entre los grupos para cada función discriminante.

		ÁRBOL		ÉPOCA	ZONA
Características de elementos de vaso	Variable	ADM1	ADM2	ADM1	ADM1
	Número / mm ²	0,091	-0,251	0,285	-0,021
	Diámetro	0,219	-0,053	0,260	-0,073
	Longitud	-0,349	0,399	-0,416	-0,289
	Altura punteadura	-0,113	0,412	-0,097	0,628
	Anchura punteadura	0,185	0,084	0,060	0,132
Radios	Anchura	0,557	0,445	0,005	0,035
	Altura	-0,101	0,071	0,098	-0,051
	Número / mm	-0,294	-0,440	-0,167	0,251
Fibras	Diámetro	0,011	0,242	-0,347	-0,018
	Grosor de pared	0,569	-0,199	0,282	0,314
	Longitud	0,311	0,089	0,655	-0,138

entre las variables y la función discriminante (Tabla 3), se obtiene que los tejidos de los árboles muestreados en la temporada de lluvias estarían caracterizados por una

mayor longitud de los vasos ($r=-0,416$) y diámetro de las fibras ($r=-0,347$), mientras que en la temporada seca aumenta la longitud de las fibras ($r=0,655$).

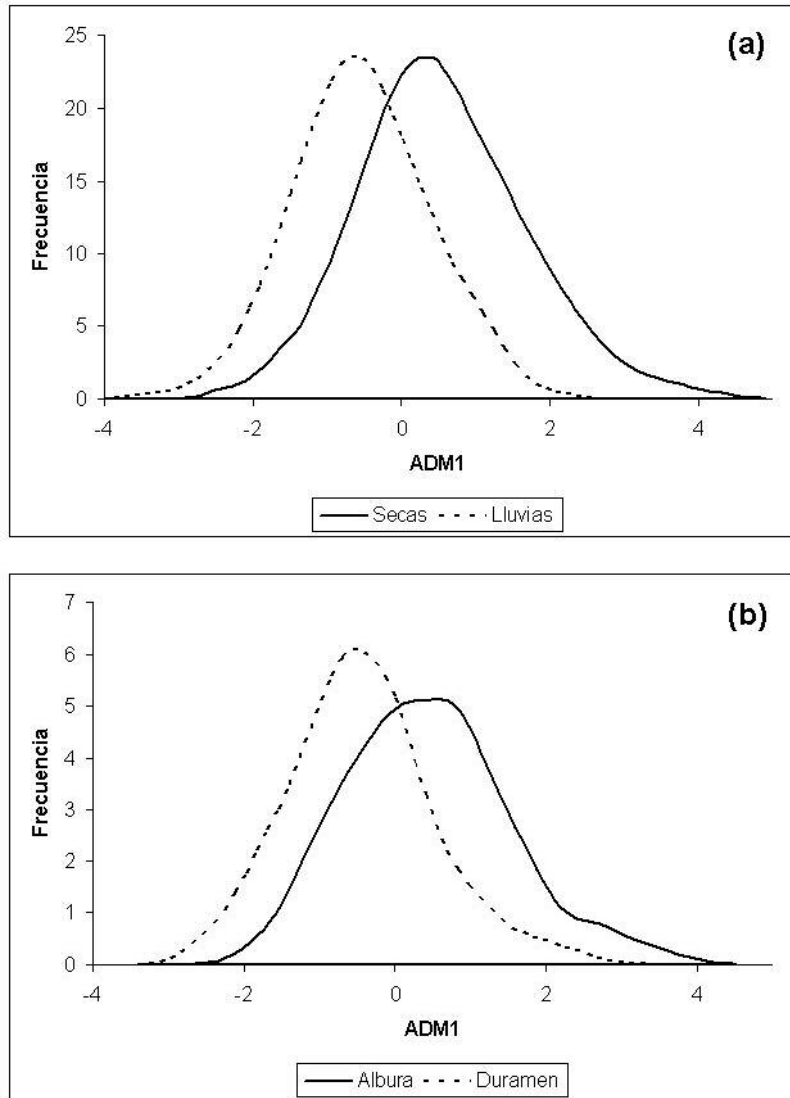


Figura 4. Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) a lo largo de la función discriminante extraída para (a) época (secas y lluvias) y (b) zona (albura y duramen). EDK generados a partir de la función ponderada de Epanechnikov con amplitud de ventana óptima de Haerdle de 0.837 (época) y 0.869 (zona).

En el caso de la comparación entre zonas de albura y duramen se presenta una situación similar, pues aunque la λ de Wilks es significativa ($p < 0,001$), su valor es muy cercano a la unidad (0,838). Esto también revela una muy pobre separación entre grupos (Figura 4B). En este caso, la separación entre ambas zonas estaría determinada por la altura de la punteadura y el grosor de las paredes de las fibras, sin embargo, se sugiere un mayor tamaño de muestra para sustentar la tendencia de estas variables.

Índices de vulnerabilidad, de colapso de fibras y vasos

Con los ANOVA se encontró que para el índice de vulnerabilidad y de resistencia al colapso en vasos sólo hay diferencias significativas entre árboles ($R^2 = 0,72$, $p < 0,01$, $R^2 = 0,18$ $p < 0,01$). Para el índice de colapso de fibras las diferencias estuvieron entre árboles, entre zonas y en

la interacción árbol*zona ($R^2 = 0,44$ $p < 0,01$) (Figura 5 y tablas 1 y 2).

Conductividad hidráulica teórica

En la conductividad hidráulica de vaso (K_h vaso) ($R^2 = 0,16$ $p < 0,01$) y de área (K_h área) ($R^2 = 0,06$ $p < 0,01$) solo hubo diferencias entre árboles y en la interacción árbol*zona (tablas 1 y 2).

Densidad relativa y contenido de humedad

Los resultados de los análisis de varianza para la densidad relativa ($R^2 = 0,58$ $p < 0,01$) y para el contenido de humedad: ($R^2 = 0,85$ $p < 0,01$) sugieren que hay diferencias significativas entre árboles, entre zonas y entre su interacción (tablas 1 y 2). En la tabla 4 se presenta la comparación entre las medias de la densidad relativa por épocas (secas

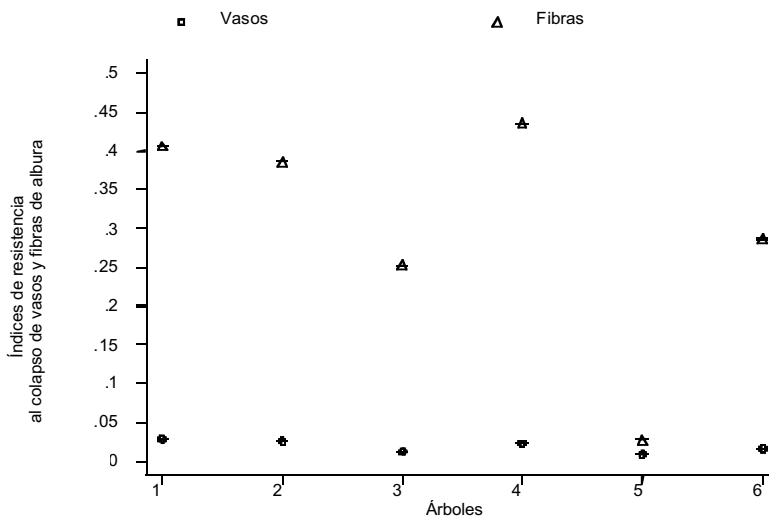


Figura 5. Representación de los errores estándares de los índices de resistencia al colapso de vasos y fibras para los seis árboles.

Tabla 4. Comparación entre la época de secas y lluvias y entre albura y duramen en el densidad relativa y el contenido de humedad. Se presentan los valores promedio (error estándar) de las variables.

	SECAS	LLUVIAS	P	ALBURA	DURAMEN	P
Densidad relativa s/u	0,759 (0,0008)	0,743 (0,0437)	0,7576	0,728 (0,0005)	0,776 (0,0006)	0,0005
Contenido de Humedad (%)	27,174 (7,410)	35,714 (3,085)	0,00001	36,174 (4,069)	25,856 (6,568)	0,0005

y lluvias) y zonas (albura y duramen). Se puede apreciar que es significativamente mayor el contenido de humedad en las muestras provenientes de la temporada de lluvias que en las de secas, aunque no se observaron diferencias significativas en la densidad. Por otro lado, observamos claras diferencias entre la albura y el duramen para ambas variables.

DISCUSIÓN

Características anatómicas

Las características anatómicas de especies de la subfamilia Papilionoideae estudiadas en México presentan, en general, albura y duramen bien diferenciados por su color, con porosidad difusa, arreglos de poros solitarios a radiales; también se reportan tangenciales, agrupados y diagonales. El tamaño de los vasos varía dependiendo del tipo de vegetación del que procedan, pero de acuerdo con los datos extraídos de la literatura, se clasifican en moderadamente pequeños, medianos y algunos muy grandes, como es el caso de *Erythrina* (Barajas, 1989); la longitud de los vasos va de muy cortos a moderadamente cortos. El parénquima axial muestra una gran diversidad: en bandas confluentes, aliforme, aliforme

confluente, difuso marginal y vasicéntrico. Los radios son en general homogéneos y la mayoría pueden tener de 2 a 4 series, son extremadamente finos a moderadamente finos, extremadamente bajos y en algunos casos bajos y en general numerosos y en ocasiones estratificados. Las fibras son la mayoría libriformes y se detecta presencia de fibrotraqueidas. *G. sepium* se ajusta a esta estructura general, aunque resalta que sus vasos son extremadamente cortos y en ocasiones puede presentar diámetros moderadamente grandes (>200 μm).

En relación a la variación de la madera de los árboles estudiados de *G. sepium*, se observó que para el diámetro de los vasos no hay ninguna tendencia entre épocas, aunque el ANOVA muestra una diferencia entre árboles y su interacción con las zonas, lo que podría estar explicado por el efecto de los individuos 1 y 6 (tablas 1 y 2). Para la longitud de los vasos se observaron diferencias entre árboles, lo que se explica por el comportamiento del individuo 5 (tablas 1 y 2). Con el ADM se observa la contribución de estos individuos para la separación entre árboles y estaciones (Tabla 3 y Figura 4). De lo anterior se observa que en las dos zonas se presentan diámetros y longitudes de vaso semejantes en secas y

lluvias, lo que sugiere que el volumen de agua que se transporta en los vasos funcionales es similar en ambas épocas, aunque el área conductora total dependa del número de vasos funcionales en secas o lluvias.

El ADM y el ANOVA para la anchura de las punteaduras muestran que no hay diferencias claras entre árboles, zonas y épocas, sin embargo, en las tablas 1 y 2 resalta que los árboles 1, 2, 4 y 5 presentan diferencias. Para la altura de las punteaduras intervasculares se observa que las diferencias no son muy claras entre árboles y zonas, aunque el análisis numérico lo sugiere.

Por otro lado para estudiar el efecto que tienen las dos épocas estudiadas sobre este carácter, los autores sugieren un tamaño de muestra mayor. Las punteaduras intervasculares y de vaso-parénquima se presentan en toda la superficie interna del vaso (Figura 2B-H). Debido al tamaño y a la forma de las punteaduras se sugiere que la estructura cilíndrica interna de cada una y su pared sólida pueden incrementar el valor del índice de prevención de colapso del vaso y las presiones internas del agua para reducir la formación de embolismos. Asociado a esto, las paredes de las tílides ejercerían una presión adicional sobre las paredes internas de los vasos, lo que incrementaría su resistencia al colapso (Figura 2E). Esto último sugiere que durante el desarrollo de las tílides que se forman cerca del cambium vascular, las paredes de estas células ejercen presión sobre la pared interna del vaso, que es adicional y en magnitud contraria a la de la transpiración en cavidades sin tílides.

En cuanto al parénquima de radio, los análisis ADM y ANOVA muestran que la anchura del parénquima de radio es la que contribuye a que haya diferencias entre árboles y épocas, aunque estos

resultados pueden estar influidos por los valores del individuo 1 (tablas 1 y 2). Debido a esto no se observa una tendencia clara hacia el incremento de sus dimensiones o en número entre zonas o entre épocas, es decir, no se vislumbra un efecto de condiciones del crecimiento o de épocas (tablas 1 y 2). Es posible considerar que los radios son estructuras poco variables y estables y que alcanzan sus dimensiones finales relativamente rápido durante el desarrollo.

En cuanto a las fibras, los análisis sugieren que los rasgos estudiados de las fibras son los que más contribuyen a explicar las diferencias entre zonas y épocas en la madera de *Gliricidia sepium*. De acuerdo con los datos, las fibras aumentan de longitud en la albura de la época de secas, pero en general son un poco más largas hacia el duramen. Las tablas 1 y 2 muestran que estas tendencias realmente dependen de la variabilidad de cada árbol y por tanto se sugiere que es un carácter que debe estudiarse con un tamaño de muestra mayor. De acuerdo con Chow (1971), las fibras pueden tener patrones de variación poco regulares en condiciones de tensión o compresión, lo que observó en la madera de especies de Liquidámbar, que presentó un incremento en la longitud de sus fibras hacia la corteza en los primeros 10 cm y después decreció hacia la periferia. Se sugiere realizar estudios con un mayor tamaño de muestra para definir las tendencias en especies tropicales de selvas bajas caducifolias.

En general se observa que solo algunos caracteres celulares logran separar la albura del duramen y resalta que las dimensiones celulares no son tan importantes para separar ambas zonas y épocas (tablas 1 y 2), lo que significa que tanto albura como duramen son muy semejantes en los periodos de secas y

lluvias. Cabe resaltar que las diferencias en los contenidos de humedad y la densidad relativa son variables más importantes para diferenciar zonas y estaciones (Tabla 5).

Oluwafemi y Adegbeniga (2007) encontraron que el contenido de humedad (C.H.) para *G. sepium* fue muy bajo (8,44-8,80%), con mayor humedad hacia la corteza, lo que contrasta con los valores obtenidos para *G. sepium* en este trabajo, que presentó una media de C.H. para la albura de 33% en secas y 39% en lluvias y para el duramen 20% en secas y 31% en lluvias. Asimismo, la diferencia de contenidos de humedad entre *G. sepium* de las plantaciones de Nigeria y la veracruzana puede estar explicada por el agua de los escurrimientos montañosos de la Sierra Madre Oriental. Elevitch y Francis (2006) y Quintanar *et al.* (1997) han señalado y discutido que la madera es pesada, lo que se debe a su estructura celular, como lo indican ampliamente los resultados de este trabajo: presencia de paredes gruesas en fibras y vasos, con presencia de tílides que se esclerosan hacia el duramen; extractivos y cristales presentes en cantidades abundantes dentro de los lúmenes de las fibras, de los vasos, de las tílides esclerosadas y en el parénquima axial y radial. A este respecto Oluwafemi y Adegbeniga (2007) discuten que estos aspectos pueden estar explicando las propiedades mecánicas y físicas que encontraron para árboles de *Gliricidia sepium* en Nigeria. Estos autores mencionaron que no hay diferencias significativas en las contracciones radiales de albura y duramen. Los mismos autores destacan que estos individuos mostraron contracciones tangenciales más altas que las radiales (4,3%), las que disminuyeron hacia la corteza. Este valor fue considerado como moderado para una madera tan densa, lo que la hace muy estable para el servicio en exteriores. Asimismo, encontraron que los valores de MOR y MOE

en condición verde eran más altos hacia la médula que hacia la periferia, 119,8 MNm⁻² y 6629,2 MNm⁻² respectivamente; valores similares a los de especies comerciales como *Diospyros* y *Lophira* que se usan para construcción, aunque están por debajo de Teca (MOR =136,1 MNm⁻²). Debido a esto, los autores sugirieron que *G. sepium* puede sustituir la madera de especies de importancia económica actual y que ya son escasas. También agregaron que los altos valores de MOR y MOE hacia la médula podrían estar determinados por la densidad y que los valores de resistencia al impacto están muy correlacionados con la contracción radial, lo que asocian con la densidad. Estos autores destacan la relación MOR/MOE (0,83), para esta especie, lo cual es un valor de R² muy alto. En este sentido, particularmente resalta lo que Swenson y Enquist (2007) sugieren acerca de la densidad como propiedad indicadora no solo de características mecánicas, sino como una propiedad relacionada con la eficiencia hidráulica, lo que está íntimamente relacionado con la flexión de vasos conductores y de aquellos cavitados en árboles en pie.

Como se ha resaltado, y de acuerdo con Oluwafemi y Adegbeniga (2007), la densidad incrementa los valores de los MOR y MOE en la *G. sepium* de Nigeria, lo que sugiere que la especie veracruzana pueda tener comportamientos mecánicos similares, por lo que se recomienda comparar estas propiedades para México y Nigeria. Aunque estos autores no presentan valores de densidad relativa, la de los individuos veracruzanos es mediana para albura y alta para duramen (IAWA, 1989). Debido a la baja variación de su estructura celular se sugiere que *G. sepium* es una madera muy estable y posiblemente los datos de Oluwafemi y Adegbeniga (2007) dan luz sobre la relación entre la estructura anatómica y las propiedades físicas y mecánicas.

Índices hidráulicos y de resistencia al colapso

Dadas las características geomorfológicas de las zonas costeras que incluyen la localidad de estudio, los escurrimientos provenientes de la Sierra Madre Occidental hacen un buen aporte de agua dulce que garantiza que la zona esté bien irrigada y bien drenada, debido a que los suelos de esta zona se caracterizan por ser poco desarrollados, presentar pocas arcillas, y por tanto muchos macroporos, lo que hace que sean de fácil infiltración. Por otro lado, de los datos de precipitación y temperatura, se observan diferencias marcadas entre los meses de enero y agosto, lo que podría sugerir un efecto en la estructura del xilema secundario. De las condiciones anteriores se percibe que el sustrato de la localidad recibe los escurrimientos de las montañas, y aunque los suelos son de tipo arenoso, el aporte por este proceso podría permitir que estas plantas no experimentaran estrés hídrico, lo que en principio podría explicar un efecto no apreciable de estos factores físicos en el xilema, dada la ausencia de porosidad anular y otros rasgos en los elementos de vaso y punteaduras, entre otras características estructurales ya revisadas.

Carlquist (1977) sostiene que entre más anchos y más cortos son los vasos, son más resistentes al colapso y entonces a la deformación, adicionando algunas otras características morfogénicas entre las que resalta la naturaleza de las paredes de las punteaduras intervasculares, lo que hace más eficiente la conducción y el ascenso del agua, por lo que a continuación se argumentan las razones por las cuales los autores consideran a *G. sepium* como una especie con xilema muy eficiente en la conducción hidráulica: El diámetro de sus vasos (179 μm en promedio) sugiere que el agua que asciende con presiones negativas, podría

ocasionar colapso, cavitación y embolismo en estas células, según lo muestran los valores de $I. C. \text{vasos}$ y de vulnerabilidad (Tabla 1 y Figura 5). Los índices de resistencia al colapso expresan la capacidad de implosión de una estructura cilíndrica cuando depende del grosor de sus paredes, lo que está asociado a la densidad (Hacke *et al.*, 2001), por lo que resalta que el índice de resistencia IC_{vasos} presenta un valor muy bajo con respecto al de las fibras (IC_{fibras}). La deformación que sufre la pared de los vasos puede ser suficiente para colapsarlo cuando hay ascenso de agua; sin embargo, los valores altos de resistencia a la implosión y el grosor de las paredes de las fibras impiden el colapso de los vasos (Sperry, 2003; Larcher, 2003 y Jacobsen *et al.*, 2005). Esto último también explica la relación entre el IC_{vasos} , IC_{fibras} y la alta densidad relativa de la madera de *G. sepium*, argumentado por Hacke (2001) y Swenson y Enquist. (2007). Por otro lado, el índice de vulnerabilidad está representando pocos vasos en relación a su número / mm^2 , de manera que si un vaso se cavita, debido a su diámetro, entonces el área conductora del xilema se reduce. El desarrollo de tílides en vasos de albura cercanos al cambium vascular puede ocurrir después de que haya cavitación y embolismo. Este proceso se ve favorecido por la disposición y cantidad de parénquima axial y radial (que reducen el número de vasos / mm^2), así como por el tamaño y abundancia de las punteaduras vaso-parénquima en la superficie del elemento de vaso. Como ya se mencionó, las tílides se expanden hacia el interior de la cavidad de los vasos hasta ocluirlos completamente, lo que de acuerdo con Braun (1984), puede incrementar el volumen de tejido accesorio. Las paredes de las tílides pronto se engruesan y, en el duramen, las cavidades de éstas se llenan de cristales y gomas. Esto último permitiría un incremento en el valor del IC en vasos disfuncionales de albura (Hacke *et al.*,

2001) que ayudaría a resistir la presión de la deformación de las paredes de los vasos funcionales contiguos. Adicionalmente, el área de las paredes de las fibras contiguas a los vasos funcionales incorpora resistencia al colapso, expresado macroscópicamente en la densidad (Sperry, 2003; Baas, 2004; Jacobsen *et al.* 2005; Swenson y Enquist, 2007).

La tabla 5 muestra valores inéditos de K_h teórica de vaso y área respecto de algunas leguminosas de Oaxaca que se compararon con los de *G. sepium*. Se observa que el valor de la relación K_h área / k_h vaso de *G. sepium* es muy bajo con respecto al de las otras especies. *G. sepium* presenta en general un vaso / mm², por lo que su K_h teórica de vaso es muy similar a K_h teórica por área, situación que contrasta con los valores de conductividad de las otras especies en las que la K_h teórica del vaso es muy similar a la de *G. sepium* pero la K_h teórica del área se incrementa notablemente. Esto merece atención, puesto que las especies de Oaxaca proceden de selvas bajas caducifolias, donde se registra una precipitación pluvial mínima, en el mes más seco, de 1,3 mm (enero) y máxima de 93 mm (junio). Los valores de K_h teórica por área están demostrando la importancia del incremento en el número de vasos / mm² cuando existe estrés hídrico.

De acuerdo con los resultados de los ANOVA se observa que los valores de K_h -vaso y K_h -área para *G. sepium* muestran conductividades similar en la albura de ambas épocas en todos los individuos, lo que sugiere que la fórmula xilemática de *G. sepium* no corresponde a condiciones de estrés hídrico o xéricas. Sin embargo, será importante que en futuras investigaciones se estudien los valores de K_h -vaso, K_h -área, relacionándolos con el número de vasos funcionales por época.

CONCLUSIONES

La madera de *G. sepium* presenta vasos hidráulicamente eficientes para la conducción (K_h teórica, diámetros, longitudes y valores bajos de resistencia al colapso en vasos), lo que sugiere un xilema muy conductor, muy vulnerable a la cavitación y al embolismo, considerando su hábitat; sin embargo, la albura y el duramen presentan valores medianos y altos de densidad relativa, que elevan la resistencia al colapso y explican su fórmula xilemática mesomórfica, con tílides que ocluyen las cavidades de los vasos cercanos al cambium vascular y abundancia del parénquima axial. Esta situación puede explicar el uso tan amplio que se le ha dado y su distribución geográfica actual, por lo que resulta una especie interesante para sustituir

Tabla 5. Comparación de valores de K_h teórica ($m^3 \cdot kg^{-1} \cdot MPa^{-1} \cdot s^{-1}$) calculada para vasos y para el área de diferentes leguminosas.

Valores de	<i>G. sepium</i>	<i>Piptadenia</i>	<i>Prosopis</i>	<i>Acacia</i>	<i>Cercidium</i>
K_h		<i>flava</i>	<i>laevigata</i>	<i>farnesiana</i>	<i>plurifoliolatum</i>
	Veracruz	Oaxaca	Oaxaca	Oaxaca	Oaxaca
de vaso	$2,98 \times 10^{-11}$	$4,36 \times 10^{-12}$	$1,16 \times 10^{-11}$	$2,52 \times 10^{-12}$	$5,05 \times 10^{-12}$
de área	$1,68 \times 10^{-10}$	$8,42 \times 10^{-10}$	$7,48 \times 10^{-10}$	$2,03 \times 10^{-10}$	$1,07 \times 10^{-09}$
K_h área / K_h vaso	5,4	183	67	152	199

maderas comerciales escasas. Esto último derivado de la similitud de las características anatómicas y la densidad de la albura y el duramen que la sugieren como una madera dimensionalmente estable.

RECONOCIMIENTOS

Los autores agradecen a los dueños de los predios de La Catalana, Veracruz, por permitirnos la colecta y el estudio del material. A la bióloga Mariana Velázquez y al señor Narcizo Sánchez, por el apoyo en el trabajo de campo y laboratorio. Esta investigación fue financiada por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, asociado al programa de Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana, como parte de los estudios doctorales de la primera autora.

REFERENCIAS

- Baas, P., F. W. Ewers, S. D. Davis y E. Wheeler. 2004. Evolution of xylem physiology. In: The evolution of plant physiology. Great Britain. Elsevier. pp. 275-295.
- Barajas, M. J. 1980. Anatomía de Maderas de México No. 3. Diez especies del bosque caducifolio de las cercanías de Xalapa, Ver. México. *Biotica* 5(1): 23-40.
- Barajas, M. J., S. Rebollar D. y R. Echeñique M. 1979. Anatomía de maderas de México No. 2. Veinte especies de la Selva Lacandona. México. *Biotica* 4(4): 163-193.
- Barajas, M. J y C. León G. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. Publicaciones Especiales 1. Instituto de Biología, UNAM, México. 163 pp.
- Braun, H. J. 1984. The significance of the accessory tissue of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin n.s.* 5(4): 275-294.
- Cárdenas, S. E. 1971. Estudio anatómico de la madera de 8 especies de leguminosas. IPN. ENCB Tesis de Licenciatura. 54 pp.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J. Bot.* 64(7): 887-896.
- Corral, L. G. 1985. Características anatómicas de la madera de onces especies tropicales, Boletín Técnico del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Núm. 127, SARH, México, 67 pp.
- Chattaway, M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Trop. Woods* 29: 20-28.
- Chehaibar, T y R. Grether. 1990. Anatomía de la madera de algunas especies del género *Mimosa* (Leguminosae). Boletín de la Sociedad Botánica, México. 50: 3-17.
- Chow, P. 1971. Fiber length variation in the bole of an eccentric sweetgum tree. *Forest Science* 17(2): 186-189.
- De la Paz Pérez O. C., T. Carmona V. y M. A. Rogel G. 1980. Estudio anatómico de la madera de 43 especies tropicales. Boletín Técnico del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales No. 63. SARH. México.
- De la Paz Pérez O. C. y G. Corral. 1980. Estudio anatómico de la madera de

- once especies de angiospermas. Boletín Técnico del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales No. 64. SARH. México.
- De la Paz Pérez O., C. 1993. Anatomía de la madera de ocho especies con importancia en las artesanías del estado de Michoacán. Acta Botánica Mexicana 23: 103-136.
- Elevitch, C. R y J. K. Francis. 2006. *Gliricidia sepium* (Gliricidia), ver. 2.1. In: Species Profile for Pacific Island Agroforestry. Elevitch, C. R. (Ed.), Permanent Agriculture Resources, Hawaii, U.S.A. <<http://www.traditionaltree.org>>
- Fahny, T. 1997. xlStat-Pro 3.0. AddinSoft, París.
- Hacke, U. G., J. Sperry, W. T Pockman, S. D. Davis y K. A. McCulloh. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. Oecologia. 126: 457-461.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. n. s. 10(3): 219-332.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. s/a. Carta geológica y edafológica. E-14, B-39, B-49.
- Jacobsen, A. L., F. W. Ewers, R. B. Pratt, W. A. Paddock III y S. D. Davis. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance?. Plant Physiology 139: 546-556.
- Johansen, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw Hill Book Co. New York. 523 pp.
- López, H. y F. Ortega E. 1989. Angiospermas arbóreas de México 2. Anatomía de once especies. La madera y su uso 23. Lacitema, Instituto de Ecología. Universidad Autónoma Metropolitana Azcapotzalco. México. 130 pp.
- Larcher, W. 2003. Physiological Plant Ecology. Springer. Germany. 513 pp.
- Mehltreter, K. 2007. Datos de precipitación y temperatura de la Estación Biológica La Mancha. Instituto de Ecología A. C. Datos sin publicar.
- Munsell Color Company. 1954. Munsell soil color charts. Baltimore. Maryland. 17 pp.
- Ortega, E., F. I. Castillo y T. Carmona V. 1991. Angiospermas arbóreas de México 3. Anatomía de la madera de 26 especies de la Selva Lacandona, Chiapas. La madera y su uso 26. Lacitema, Instituto de Ecología. Universidad Autónoma Metropolitana Azcapotzalco. México. 200 pp.
- Oluwafemi, O. A. y S. O. Adegbeniga. 2007. Preliminary report on utilization of *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. for timber. Research Journal of Forestry 1(2): 80-85.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica. México. D. F. 522 pp.
- Quintanar I. A, L. Rivera, A. Torre-Blanco y S. Rebollar. 1997. Comparative histochemistry and cell morphology of sapwood and heartwood of *Gliricidia sepium* (Fabaceae). Rev. Biol. Trop. 45: 1005-1011.

- Quintanar, I. A., C. De la Paz Pérez. O. y G. Ángeles Álvarez. 2003. Tíldes en la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. Ciencia Forestal en México. 28(93): 79-95.
- Razo, B. D. 2003. Caracterización histoquímica de la albura y el duramen de dos especies de angiospermas: *Haematoxylon brasiletto* Karst. y *Lysiloma tergemina* Benth. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. 61 pp.
- Rebollar, D. S., C. de la Paz Pérez O. y A. Quintanar I. 1987. Maderas de la Península de Yucatán, México. 1. Estudio anatómico de la madera de tres especies del estado de Yucatán. Biotica 12(3): 159-179.
- Rebollar, D. S., C. de la Paz Pérez O. y A. Quintanar I. 1996-1997. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana superennifolia de Quintana Roo, México. Rev. Biol. Trop. 44(3)/45(1): 67-77.
- Rebollar, D. S. y A. Quintanar. I. 1998. Anatomía y usos de la madera de ocho especies tropicales de Quintana Roo, México. Rev. Biol. Trop. 46(4): 1047-1057.
- Rzedowski, J. 1988. Vegetación de México. Limusa. México. 432 pp.
- Santiago E., M. A. y F. Ortega E. 1992. Angiospermas arbóreas de México 4. Anatomía de la madera de nueve especies tropicales. La madera y su uso 27. Instituto de Ecología. Universidad Autónoma Metropolitana Azcapotzalco. México. 74 p.
- Salgado-Ugarte, I.A. 2000. EDK-2000, Estimación de Densidad por Kernel, Ver. 1.01. México.
- Sperry, J. S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. Int. J. Plant Sci. 164(3 Suppl.): S115-S127.
- SPSS Inc. 2003. SPSS for Windows, Rel. 12.0. Chicago.
- StataCorp. 2001. Stata Statistical Software: Release 7.0. College Station, TX: Stata Corporation.
- Streeter, V. L. y E. B. Wyllie. 1985. Fluid mechanics. McGraw Hill Book Co., New York.
- Swenson, N. G. y B. J. Enquist. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. American Journal of Botany 94(3): 451-459.
- Tatsuoka, M.M. 1970. Discriminant análisis. The study of group differences. IPAT. Champaign, Ill.
- Tortorelli, L. A. 1956. Maderas y Bosques Argentinos. ACME. 910 p.
- Vázquez-Yanes, C., A. I. Bátiz M., M. I. Alcócer S., M. Gual D. y C. Sánchez D. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y reforestación. Reporte técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM.

Manuscrito recibido el 10 de abril de 2008
Aceptado el 20 de noviembre de 2008

Este documento se debe citar como: Quintanar-Isaías, A., G. Ángeles-Álvarez y J. A. Zavala-Hurtado. 2009. Anatomía, índices físicos e hidráulicos de la madera de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. Madera y Bosques 15(2): 71-91.

