

TÍLIDES EN LA MADERA DE *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud.

Alejandra Quintanar-Isaías¹, Carmen de la Paz Pérez-Olvera¹ y Guillermo Ángeles Álvarez²

RESUMEN

Se observó la presencia de tilides en el xilema secundario de la albura y el duramen del tronco principal de *Gliricidia sepium*, procedente de una selva baja caducifolia del estado de Veracruz, así como en ramas de 1 a 1.5 cm de diámetro. El material leñoso fue colectado en las estaciones de sequía y lluvia. Se utilizó una técnica de doble tinción (fucsina-verde rápido) para cuantificar los vasos con y sin tilides. Así mismo, el cambium vascular de ramas de 1 cm de diámetro colectadas en la estación de sequía, fue cultivado en medios enriquecidos con y sin auxinas bajo tres tratamientos y en cada uno se usó fucsina básica para teñir vasos sin tilides. Los resultados indican que los mecanismos de formación de tilides pueden estar más relacionados con la pérdida de conductividad hidráulica, que con el envejecimiento o conformación del duramen. Se observó que el xilema secundario de esta especie es capaz de formar tilides en vasos cercanos al cambium vascular de la albura y de las ramas, aumentando en éstas últimas aproximadamente 10% en la época de sequía. Lo anterior sugiere que los vasos tienen una baja resistencia a la cavitación. También se determinó que las auxinas no influyen en el desarrollo de las tilides, por lo que su formación no depende de manera directa de estas hormonas.

Palabras clave: Albura, duramen, *Gliricidia sepium*, selva baja caducifolia, tilides, Veracruz.

ABSTRACT

The formation of tyloses in the secondary xylem of *Gliricidia sepium*, from a tropical dry forest in Veracruz, was studied in this project. Samples of 1 to 1.5 cm in diameter from the sapwood and heartwood of the stem and branches were obtained. Wood

Fecha de recepción: 19 de septiembre de 2001.

Fecha de aceptación: 04 de marzo de 2005.

¹ Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana. Correo-e: aqi@xanum.uam.mx.

² Departamento de Productos Forestales y Conservación de Bosques. Instituto de Ecología, A. C.

material was collected during the dry and wet seasons, and the presence of tyloses was determined in vessels using a double staining technique (fucsina-fast green), and the presence of tyloses in the vessels was quantified. In addition, wood samples with cambium of 1 cm in diameter taken during the dry season, were cultivated using media with and without auxins. Vessels from this season without tyloses were stained only with basic fucsina. Results show that the tylose generation mechanisms might be related rather to the hydraulic loss, than to aging or heartwood formation. The presence of tyloses in very young vessels near the cambium, and a 10 percent increase of tyloses during the dry season, suggest a low resistance to cavitation in the wood of this species. Moreover, the absence of tyloses in vessels of cambial specimens cultivated in auxin media, indicates that the growth hormone has little effect on tylose development.

Key words: Sapwood, heartwood, *Gliricidia sepium*, tropical dry forest, tyloses, Veracruz.

INTRODUCCIÓN

En la madera de algunas angiospermas existen estructuras conocidas como tílides, que son intrusiones derivadas de las células parenquimatosas axiales y radiales, cuyas paredes corresponden a células hipertrofiadas que proliferan hacia el interior de los vasos y normalmente están asociadas a la transformación de albura en duramen (Korán y Côté, 1965).

La presencia de tílides ha sido atribuida 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 constituyentes del mismo, la presión más baja inicia la distensión hacia el interior permitiendo la entrada del citoplasma de células parenquimatosas inmediatas al vaso a través de una membrana muy fina llamada "lámina protectora", para continuar con la formación de membrana plasmática y pared primaria (Desch, 1981). Este fenómeno obedece a un mecanismo en el que participan enzimas que degradan la membrana de la pared primaria de la punteadura, que al romperse permite la aparición de una lámina protectora que aparece al inicio como una pequeña yema y continúa expandiéndose hasta generar una gran tílide (Desch, 1981; Leitch *et al.*, 1999). Así mismo en ella se depositan además de paredes primarias, capas de origen secundario lignificadas que integran láminas de crecimiento.

Tyree y Zimmermann (2002) consideran que el desarrollo de las tílides no se asocia a la pérdida de conductividad hidráulica, dado que el valor de la presión que se crea dentro de la cavidad de un vaso funcional es mucho mayor que cuando deja de funcionar; lo que significaría que la diferencia de presiones entre un vaso y una célula del parénquima en condiciones de flujo continuo, induciría la

succión de la membrana plasmática y, en consecuencia la formación de tilides, pero en realidad esta situación no ocurre, por lo que aún no se ha dilucidado cuál podría ser el mecanismo asociado al crecimiento de tilides después de la ruptura de la columna de agua en un vaso.

El fenómeno físico o bioquímico asociado a la generación de tilides requiere de una revisión profunda y experimental sobre las propiedades del agua en movimiento dentro de un capilar o vaso funcional, para lo cual es importante tomar en cuenta el diámetro de los elementos conductores, que obliga a hacer consideraciones teóricas sobre cómo asciende el agua en un conducto tan pequeño.

Con base en la ley de la viscosidad de Newton se tiene:

$$\tau = -\mu dv/dr$$

Donde:

τ = Esfuerzo cortante

μ = Coeficiente de viscosidad dinámica

v = 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). En la Figura 1 se muestra el diagrama de cuerpo libre. 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 esas condiciones la membrana plasmática del parénquima no puede introducirse a la cavidad del vaso, lo que indica que cuando un vaso conductor cavita, el aire que aparece en su interior tiene un valor de viscosidad μ muy bajo (menor al del agua); entonces el efecto de la fuerza resultante es muy pequeño, lo que explicaría 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, y dadas las dimensiones suficientemente grandes de las punteaduras, se desarrollan las tilides. Tyree y Zimmermann (2002) no recurren a la interpretación teórica sobre el comportamiento laminar del agua en un capilar, por lo que la justificación que aquí se propone sugiere un mecanismo más cercano al comportamiento de un vaso funcional y uno embolizado y más relacionado con la formación de tilides, lo cual abre un campo de investigación de gran interés.

Cuando las tilides aparecen y se desarrollan, bloquean completamente los conductos hidráulicos (vasos), lo que hace que se originen zonas aisladas o selladas en el xilema que impiden la difusión de microorganismos patógenos

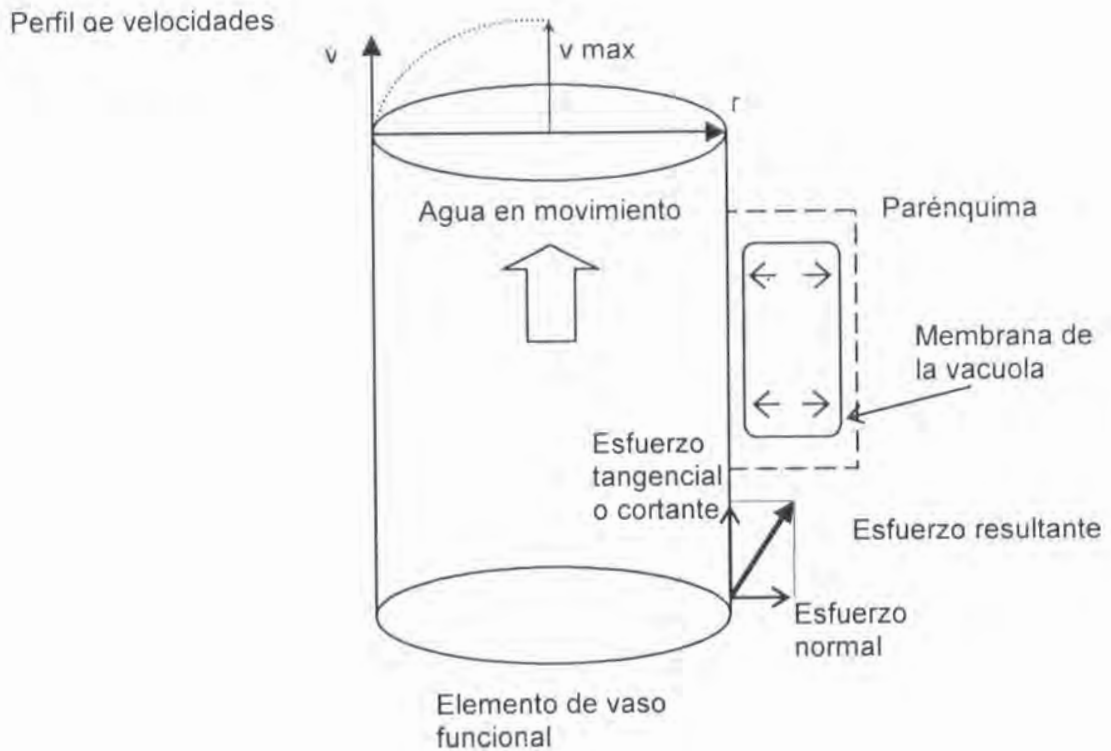


Figura 1. Fuerzas teóricas que se generan en un capilar (vaso funcional), cuando hay agua en ascenso, así como el perfil de velocidad y componentes de la fuerza asociada al movimiento del fluido dentro del capilar.

hacia el resto del individuo y por tanto las infecciones. Dichas estructuras tienen tiempos de formación que se relacionan con la actividad cambial; en *Quercus rubra* L. se ha visto que durante la primavera se involucra con el desarrollo de tílides en las primeras 6 h, la cual se incrementa en el verano y las tílides aparecen en las primeras 2.5 h (Murmanis, 1975). Cuando el cambium vascular es menos activo (invierno), las tílides tardan en manifestarse hasta un mes y medio, lo que tiene un significado funcional muy importante para tallos de especies de clima frío, muy seco o extremo.

Carlquist (1988) y Saitoh *et al.* (1993) han propuesto 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 es menos frecuente. Para fundamentar lo anterior, los autores antes citados identificaron que a un diámetro de punteadura menor a 8 μm , la proporción de extractivos aumenta, mientras que por arriba de este tamaño, las tílides son más comunes. Así mismo la reducción gradual del diámetro de vaso, tal vez, posibilite una menor cantidad de series longitudinales de tílides.

La cantidad y composición química de las paredes celulares de estas estructuras se regulan por un proceso de envejecimiento acelerado o gradual que es propio de cada especie. Por ejemplo, en algunos taxa las tíldes se dividen en el interior de los vasos y forman series internas longitudinales que nunca tuvieron contacto con la célula madre parenquimática y cuyas paredes celulares son básicamente primarias; en otras especies sólo se forman de una a dos series longitudinales que pierden sus núcleos rápido y son capaces de lignificarse muy cerca del duramen (Schmitt y Liese, 1994).

Metcalfe y Chalk (1950), Foster (1964), Korán y Coté (1965), Sano y Fukazawa (1991) y Babos (1993) han descrito detalles sobre la morfología y función de las tíldes, mientras que Bonsen y Kucera (1990) han abordado sus aspectos evolutivos.

De acuerdo con Kollman y Coté (1968), las tíldes 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*.

Se ha observado que la albura puede mostrar tíldes cuando se trata de tejido que ha sido sometido a presiones externas como heridas, incendios, daños por insectos y mecánicos o por estimulación química (Carlquist, 1988; Schmitt y Liese, 1994).

El tallo secundario de *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. es interesante porque presenta vasos de la albura con estas estructuras casi enseguida del cambium vascular. Parece que el árbol sella regiones, sacrificando ramas o áreas con xilema recientes, sin dejar de garantizar regiones de xilema conductor.

Quintanar *et al.* (1997) encontraron que la albura y el duramen de *G. sepium* procedente de Yucatán, tienen dos tamaños de vasos con diámetros tangenciales que van desde 180 hasta de 220 μm (vasos muy grandes) y otros desde 80 hasta 114 μm , que corresponden a diámetros medianos de acuerdo con el IAWA Committee (1989). Las punteaduras de vaso-radio presentan aberturas grandes, de 15 μm en promedio, lo que facilitaría la formación de tíldes de las células del parénquima radial o axial.

El xilema secundario de *G. sepium* posee vasos de diámetros tangenciales grandes, punteaduras de vaso medianas (7-10 μm) y de vaso-radio de dos tamaños distintos, las grandes con dimensiones $>15 \mu\text{m}$, así como abundante parénquima axial, que explican las numerosas tíldes en secciones jóvenes de xilema secundario, es decir, en ramas de nuevo crecimiento y en albura del tronco principal, por lo que el objetivo de este trabajo fue conocer el comportamiento de las tíldes en albura y duramen de fuste y en segmentos conductores colectados en dos épocas del año, además de investigar si existe alguna influencia de las auxinas en el crecimiento de tíldes en tallo con cambium vascular poco activo (época de sequía).

MATERIALES Y MÉTODOS

Durante las épocas de sequía y lluvia se colectaron árboles sanos de *Gliricidia sepium*, dos en cada ocasión, de 5 m de altura y 20 cm de diámetro, ubicados a la orilla de la Laguna La Catalana, situada a 15 km del Puerto de Veracruz, Autopista Cardel-Veracruz (Figura 2). Se seccionaron sus fustes a una altura de 1.30 m para obtener rodajas de aproximadamente 2 cm de grosor. Se separó la albura del duramen y se procedió a su ablandamiento de acuerdo con la técnica utilizada por Quintanar *et al.* (1997). De las copas de estos árboles se colectaron ramas de 1 a 1.5 cm de diámetro y 1 m de largo, de las cuales se cortaron segmentos de 2 cm de longitud (bajo agua, para evitar ingreso de aire a los vasos) y se fijaron en Formol-Alcohol-Ácido Acético-Agua (FAA).

De las ramas colectadas en ambas estaciones se realizaron cortes transversales y radiales de albura y duramen. En los cortes transversales se contaron las tilides comunes y esclerosadas para la albura, la zona de transición y el duramen; debido al tamaño de las tilides, el área de conteo fue de 2 mm².

En una porción de 5 cm de longitud se tiñeron diferencialmente los vasos llenos de agua y con tilides, para lo cual se utilizó una doble tinción con fucsina básica-verde rápido.

Para observar los vasos funcionales se colocó una manguera en el extremo de cada segmento y se pasó una solución al 0.7% de fucsina básica que tiñó de rosa los vasos funcionales. En el caso de los vasos con tilides, al segmento del tallo se le pasó agua a presión, conectando una jeringa a una manguera en un extremo de éste para remover el aire. Después por un extremo se agregó una solución acuosa al 0.5% de verde rápido para teñir de verde a todos los vasos que tenían aire y diferenciarlos de los funcionales (rosa-lila) y dejar a los vasos con tilides sin teñir, esto es, blancos (Figura 3). Los tres tipos de vasos se cuantificaron para comparar el porcentaje de vasos con tilides en ambas épocas del año.

Aunado a lo anterior, en la época de sequía se colectó otra serie de ramas de 50 cm de longitud y de 1 a 1.5 cm de diámetro, de las cuales se obtuvieron 920 segmentos de 2 cm de largo cada uno, para tener cambium vascular inactivo. Estos segmentos se limpiaron antes de someterlos a tres tratamientos de cultivo líquido: un control con agua pura y esterilizada (A); uno sin auxinas preparado con compuestos orgánicos e inorgánicos (SR) y otro idéntico al anterior, al que se le añadió ácido acético 1-naftaleno (auxina) al 0.005% (CR), de acuerdo con los protocolos descritos por Savidge (1993). El uso de auxinas en este tipo de cultivo permite activar el cambium vascular y, específicamente, la diferenciación celular.



Figura 2. Fotografía aérea que muestra el sitio de colecta. La zona inferior derecha corresponde a la selva baja caducifolia de donde provienen las muestras de tallo de *Gliricidia sepium* y en la parte central se localiza la laguna La Catalana.

Durante las tres semanas del experimento se extrajeron 10 muestras diarias del cultivo. Para diferenciar a los vasos sin tilides, a cada muestra se le removió el aire mediante la técnica descrita de manguera-jeringa, a continuación se pasó fucsina básica por los extremos para teñirlos y dejar sin teñir a los vasos con tilides. Para cada tratamiento y cada tallo, se contó el número de vasos sin tilides

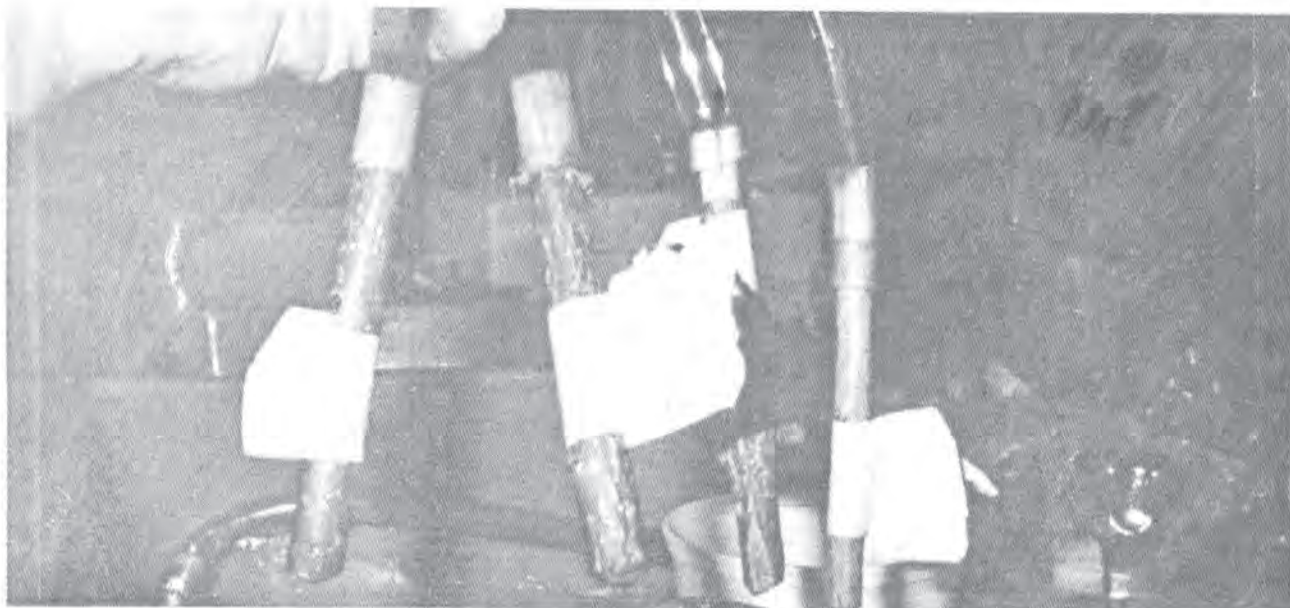


Figura 3. Tinción de tallos con fucsina básica.

(rosa) y el número de vasos con tílides (blancos). Se calculó el total y el porcentaje de cada tipo de vaso y se llevó a cabo un análisis de varianza de una sola vía y con una probabilidad de 5%.

RESULTADOS

Albura y duramen

En el tronco principal se observó que las tílides esclerosadas aumentan hacia la región del duramen, mientras que las comunes disminuyen (Figura 4). En la cercanía del cambium vascular, las paredes de las tílides son muy delgadas (tílides comunes) (figuras 5a y 5c) y se aprecia que éstas pueden aparecer en vasos de reciente formación. En la albura intermedia las tílides se vuelven más engrosadas y lignificadas, algunas presentan cristales y gomas de origen polifenólico. Hacia el duramen aparecen tílides esclerosadas o pétreas (figuras 5b y 5d), que llegan a desarrollar engrosamientos laminares secundarios en sus paredes.

Las punteaduras intervasculares se consideran medianas (Figura 6A), las de vaso-radio alcanzan hasta 15 μm de diámetro (Figura 6B) y los vasos que presentan tílides varían entre 170 y 230 μm de diámetro. La región del duramen tiene tílides pétreas y tílides de paredes delgadas; ambas formas poseen en sus cavidades extractivos de origen polifenólico y cristales romboidales.

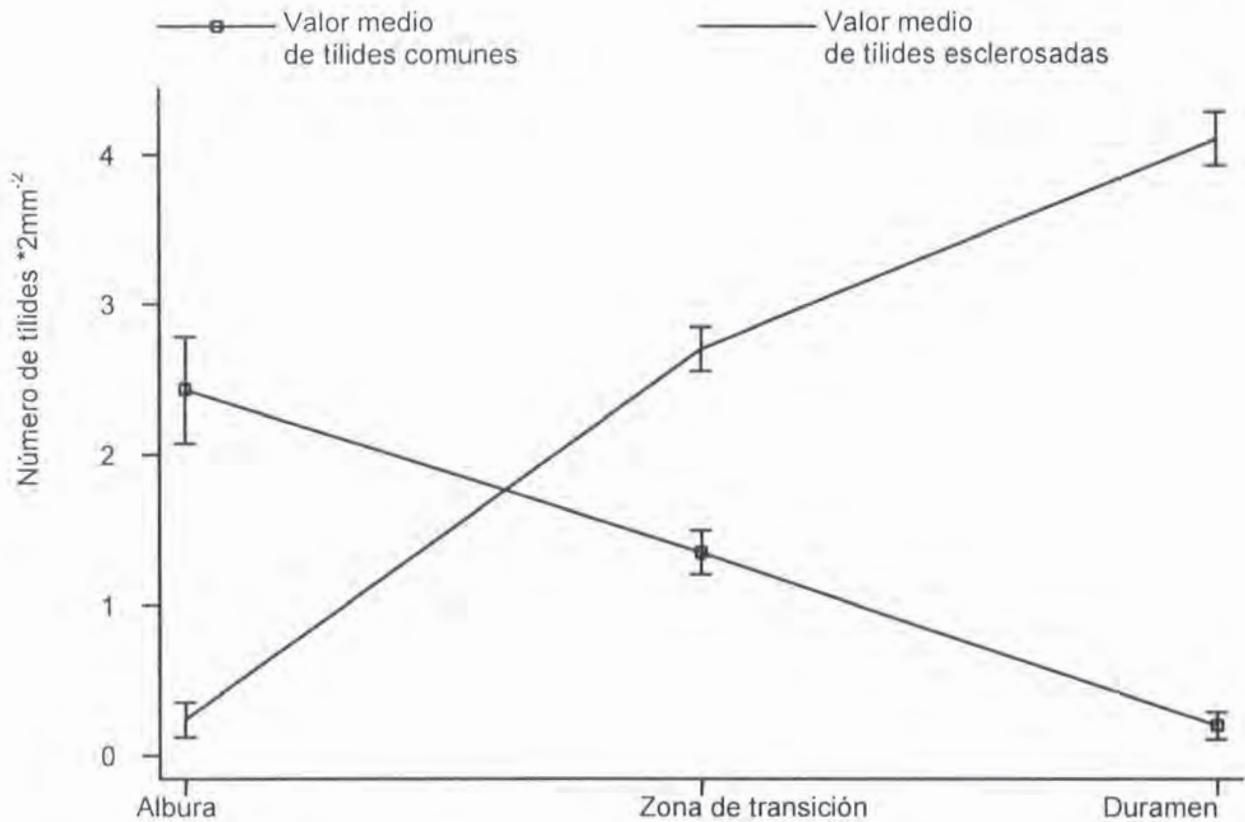


Figura 4. Incremento y decremento de tilides comunes y esclerosadas en tres regiones del tronco principal.

Ramas y estaciones del año

Las ramas en la temporada de lluvias son funcionales, ya que la mayoría de sus elementos de vaso son conductores de agua y, por lo tanto, la proporción de tilides por área de xilema activo es pequeña.

La Figura 7 representa los límites del error estándar, en la que se observa que la cantidad de tilides es significativamente inferior a la de sequía. Es probable que las tilides cuantificadas ya existían, es decir, que se hayan formado desde la pérdida de follaje (noviembre del año anterior), previo al momento de la colecta. El porcentaje de vasos con tilides en la época de lluvia alcanzó 26% del promedio total de los cuantificados (funcionales y con tilides), que implica una gran cantidad de agua en circulación en ese 74% de vasos sin tilides, lo cual permite abastecer la demanda que se requiere para el crecimiento de los órganos primarios y secundarios en esta especie.

Ramas de sequía

En época de sequía los vasos funcionales comienzan a cavitarse y dan origen a vasos embolizados, potencialmente formadores de tilides. La cuantificación que

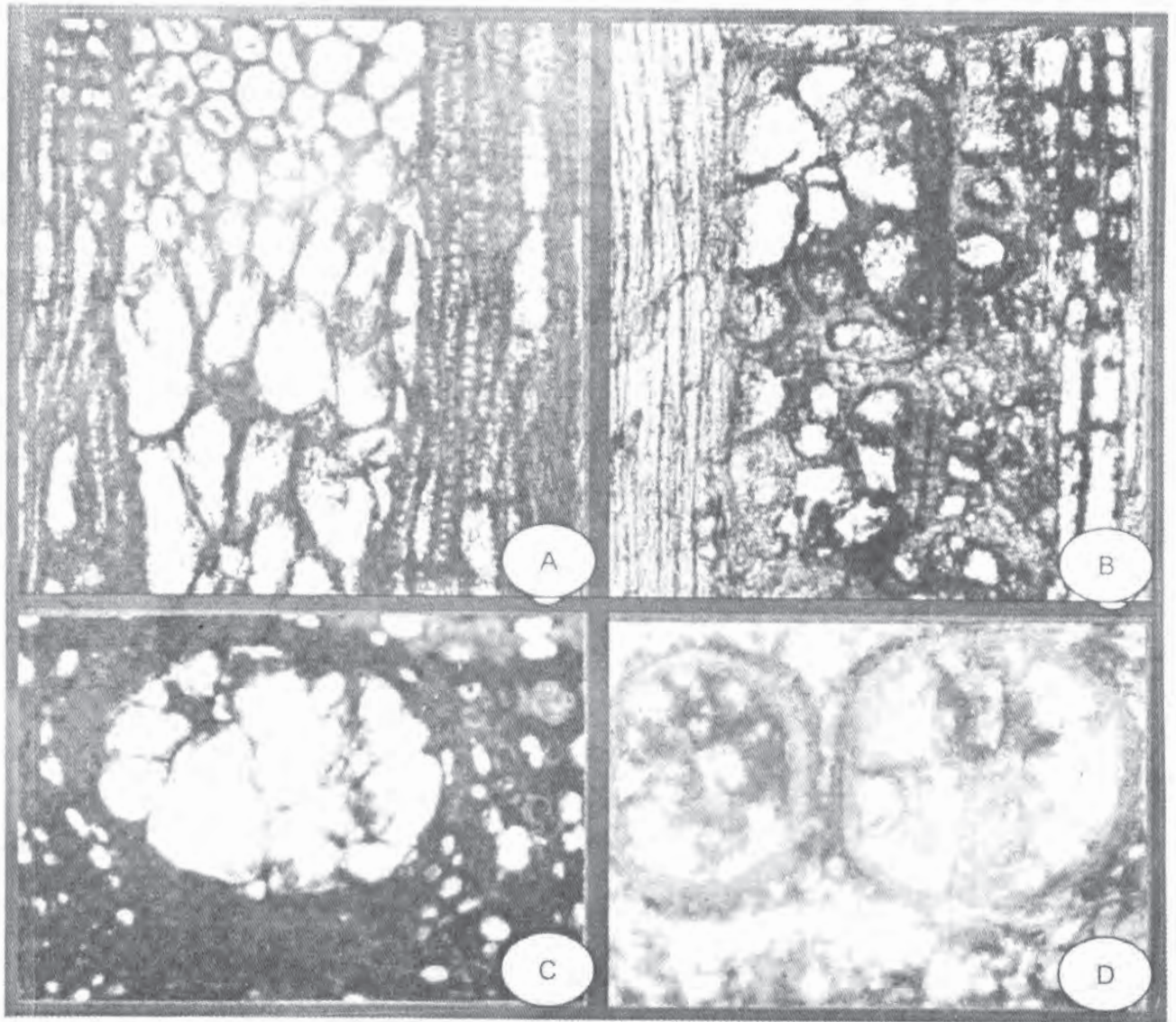


Figura 5. Cortes tangencial (A) y transversal (C) de albura de *Gliricidia sepium*, mostrando tilides de paredes primarias y cortes tangencial (B) y transversal (D) del duramen de esta especie, mostrando tilides esclerosadas con cristales o gomas. 1 cm = 60 μ m.

se hizo en la época de lluvia corresponde a tilides formadas en meses anteriores y las ya existentes, por lo que se asume que desde que dejó de llover, el incremento alcanzó el porcentaje señalado y cuantificado hasta ese momento. La Figura 7 muestra que existe un aumento de tilides en el período de seco de al menos 10%, considerando el límite superior del error estándar en las lluvias y el inferior del error estándar en sequía. Los promedios en el porcentaje de tilides entre las estaciones de lluvia y sequía son cuando menos de 15% y la cantidad de vasos conductores durante la temporada seca alcanza 60% en promedio, lo que significa que esta planta puede funcionar con ese porcentaje de vasos.

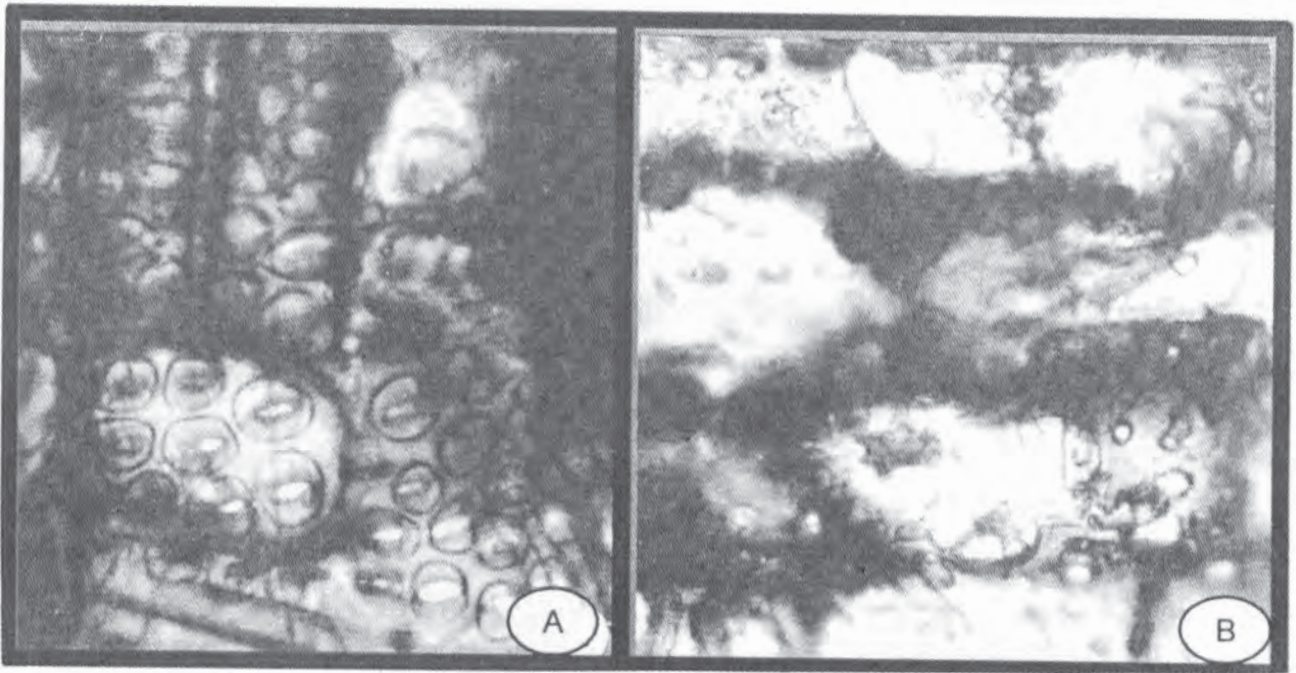


Figura 6. Cortes radiales de albura de *Gliricidia sepium* con punteaduras intervasculares (A) y punteaduras de vaso-parénquima (B).
1 cm = 8 μ m.

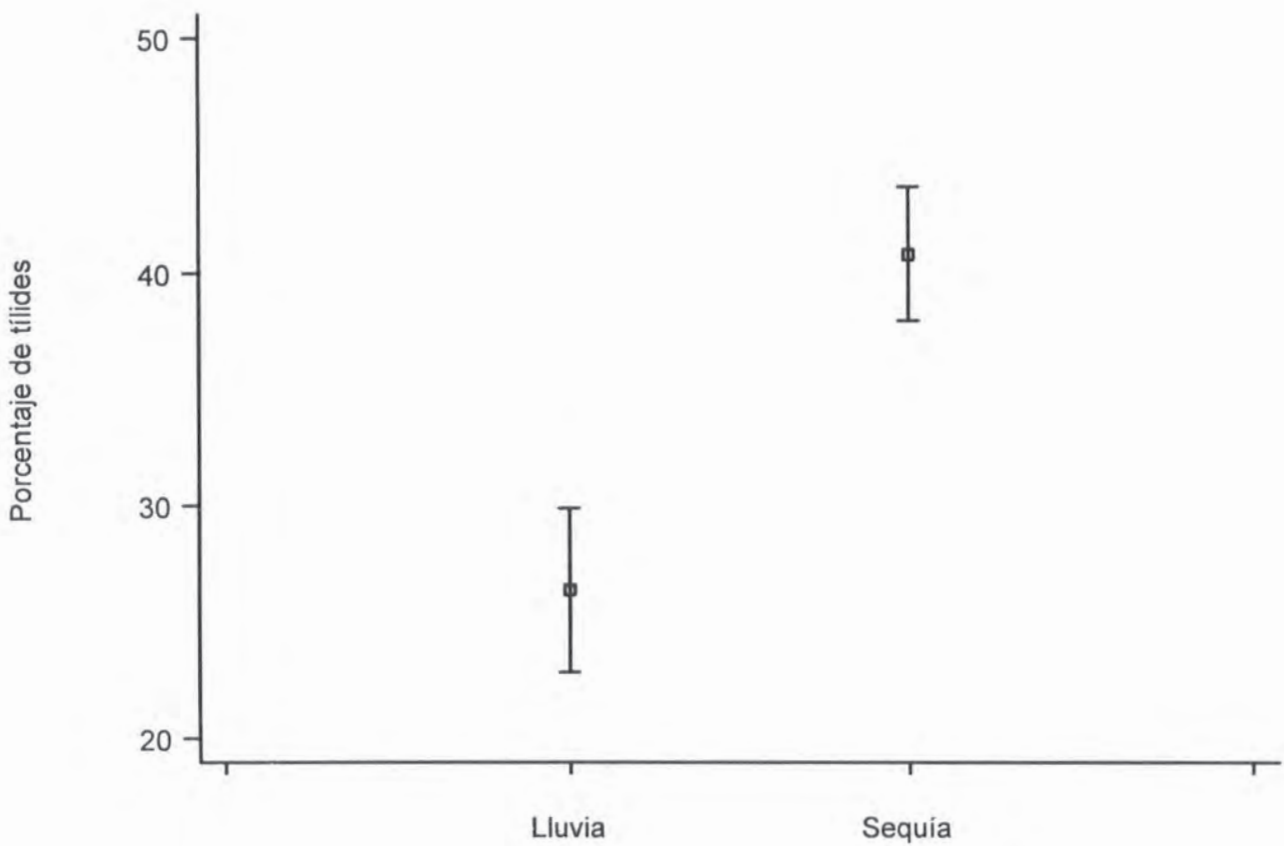


Figura 7. Presencia de tilides en vasos en dos estaciones del año.

Cultivo de cambium vascular

En las figuras 8a y 8b se aprecia la dispersión de los datos relacionados con el conteo de vasos con tilides (T) y sin tilides (NT) en tallos cultivados bajo los siguientes tres tratamientos: tallos crecidos en medio acuoso (A), tallos cultivados sin regulador (SR) y tallos con regulador (CR). En esas figuras se aprecia que no se registraron diferencias significativas entre tratamientos e incluso, la Figura 8a, muestra que la tendencia de los vasos sin tilides es muy alta y se conserva en todo el tiempo de cultivo. También se observa que los vasos sin tilides, que fueron cuantificados para los primeros días, representan una población en la que ya había vasos con tilides (Figura 8b), mientras que el resto de la población de vasos se mantuvo sin bloqueo con estas estructuras. Así mismo hay un nulo crecimiento de vasos con tilides conforme transcurrieron los días de cultivo.

Ambas figuras indican que aunque no hubo un aumento o decremento de tilides y las líneas de ajuste presentan ligeras tendencias hacia el incremento o decremento, respectivamente, éstas no son significativas. Además, para los tres tratamientos se identificó que el número de vasos con y sin tilides entre tallos experimentales sometidos a auxinas, medio acuoso orgánico e inorgánico, no presentaron diferencias significativas de acuerdo con el análisis de varianza practicado con un nivel de confianza de $p < 0.05$.

DISCUSIÓN

La presencia de tilides en la región de la albura cercana al cambium vascular hace suponer que los vasos funcionales son muy poco resistentes a la cavitación; dos grupos de vasos tuvieron diámetros desde 80 hasta 230 μm en toda el área del tallo, lo que indica que cualquier tamaño de vaso puede bloquearse por este mecanismo. Sin embargo se debe garantizar un mínimo de vasos conductores. Canny (1997) propuso que un tejido accesorio se relaciona con la recarga de agua hacia los vasos. Lo anterior sugiere que la presencia importante de parénquima axial paratraqueal, de tipo aliforme confluyente y en bandas es un "tejido accesorio" que suministra grandes cantidades de agua, además de estar involucrado en otras funciones. Si lo propuesto por Canny es correcto, entonces este tipo celular interviene en la recarga de aquellos vasos que quedan como funcionales, o en otros que han llegado a embolizar, situación que puede estar apoyada por fenómenos de recarga que ocurren en vasos que han cavitado (Tyree y Zimmermann, 2002). En el presente estudio fue interesante observar que algunos vasos de ramas de sequía ubicados hacia la médula, no mostraron tilides, lo que reforzaría la hipótesis de que la médula funciona como un buen almacén de agua y otros metabolitos.

El tamaño de las punteadura de vaso y el de vaso-parénquima son mayores a las propuestas por Saitoh *et al.* (1993) que, aunado al diámetro de los vasos,

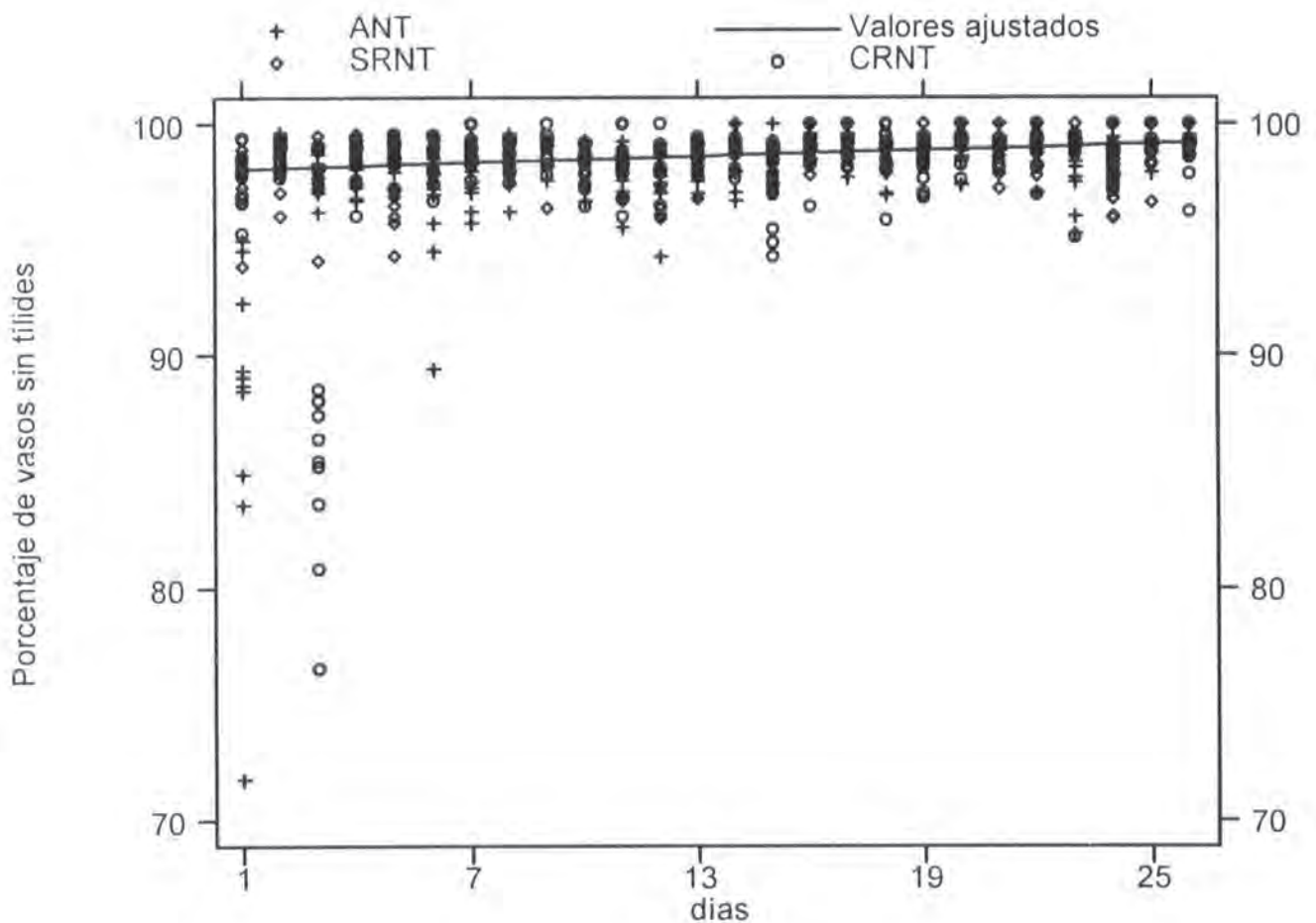


Figura 8a. Tendencia de vasos sin tilides en condiciones de cultivo. ANT (vasos sin tilides en medio acuoso). SRNT (vasos sin tilides en medio sin auxinas). CRNT (vasos sin tilides en medio con auxinas).

llegan a explicar la formación de tilides; entre más amplio sea el lumen del vaso y más grande sea la punteadura, aumenta la posibilidad de que se formen tilides.

Destaca el tipo de engrosamiento de la pared que desarrollan las tilides hacia el duramen. Se sabe que su existencia es una estrategia para sellar regiones que pueden ser muy vulnerables al ataque de insectos. Uno de los objetivos del proceso de duraminización es convertir al duramen en una región que garantice el sostén y la resistencia a las infecciones. Un mecanismo intenso de lignificación y "tilidificación" es una estrategia efectiva para ello, por lo que 65% del volumen del duramen en el xilema secundario garantiza el hecho y sugiere que una porción muy pequeña de la albura del tronco principal posee vasos funcionales.

En este sentido Tyree y Zimmermann (2002) indican que desde el momento en que aparecen las tilides, se está dando el proceso de duraminización. Aunque esto

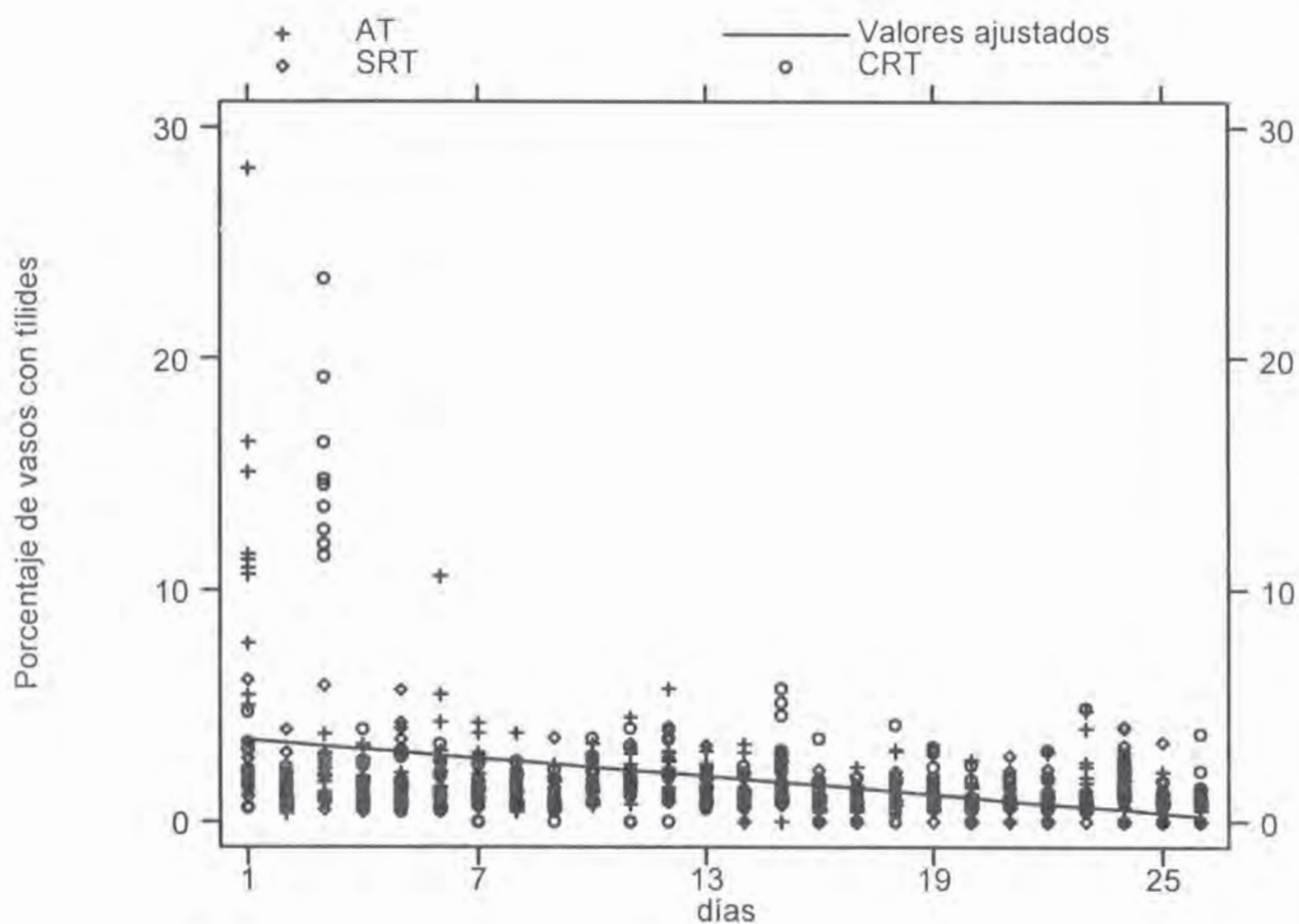


Figura 8b. Tendencia de vasos con tálides en el tiempo bajo condiciones de cultivo. AT (vasos con tálides en medio acuoso). SRT (vasos con tálides en medio sin auxinas). CRT (vasos con tálides en medio con auxinas).

es una aseveración simple, los autores del presente trabajo observaron núcleos en las tálides de vasos recién formados, situación que no corresponde a un fenómeno de formación de duramen, pero sí representa un efecto que incrementa la cantidad de tejido parenquimatoso capaz de surtir agua a vasos contiguos aún no embolizados, así como el incremento del área metabólicamente activa, que se pierde cuando el duramen aparece temprano. Por otro lado, la presencia de estas células en la albura y en las ramas de *Gliricidia sepium* es una estrategia latente y eficaz que impide la proliferación de microbios y el fácil sellamiento en el árbol, cuando éste deja de tener vasos funcionales, que si no se bloquean, son conductos perfectos para la dispersión de patógenos.

Las ramas de lluvia con diámetros hasta de 1.5 cm tienen la función exclusiva de conducción, ya que las tálides estuvieron prácticamente ausentes. Los tallos de

sequía fungen como órganos de vertedero y de reserva de agua; parece ser que se recargan con agua durante la noche, de acuerdo con observaciones de campo. Es interesante notar que en los segmentos de ramas de sequía de 1 a 1.5 cm de diámetro, la cantidad de vasos con tilides se incrementa en 9-15-18% (mínimo-media-máximo) en un año, lo que puede proponer un modelo de cavitación y sellamiento. A partir de conteos en campo, se reconoce un aumento importante del número de tilides en tallos de diámetros mayores a 4 cm, lo que significa (a reserva de estudiarse con más detalle), que los vasos pierden muy pronto la capacidad de conducción de agua y que la relación de vasos embolizados, potencialmente formadores de tilides y su diámetro, no siguen un comportamiento lineal.

Algunos vasos de la albura del tallo principal, adyacente al cambium vascular son funcionales y se conectan a las ramas más jóvenes. En la actualidad se están llevando a cabo experimentos dirigidos a dilucidar la influencia de las tilides en los vasos funcionales.

La ausencia de una tendencia de crecimiento de tilides en los tres tipos de tratamientos realizados, sugiere que en *G. sepium* las auxinas no representan un factor fisiológico determinante en la formación de dichas estructuras. Sin embargo, no se descarta su papel en condiciones naturales, por lo que será necesario hacer más investigaciones al respecto.

Los mecanismos de sellamiento temprano en los vasos influyen sobre la talla de los individuos. En las selvas de Veracruz los árboles no sobrepasan los 5 m, por lo que se entiende que estarán afectados en forma directa en su altura al tener un mecanismo hidráulico constituido por pocos vasos funcionales, esto es, la población sacrifica eficiencia hidráulica por supervivencia, expresada en almacenamiento de agua, incremento de tejido parenquimatoso y defensa contra patógenos.

CONCLUSIONES

El xilema secundario de *Gliricidia sepium* ofrece estrategias de protección y sellamiento que garantizan la actividad continua de un sistema de conducción formado por vasos de grandes dimensiones.

El rápido cambio de albura a duramen indica que ésta última región corresponde a un mecanismo muy eficiente contra la dispersión de microorganismos, es decir, la presencia de gran cantidad de extractivos, paredes de los elementos celulares muy gruesas y principalmente vasos sellados con tilides pétreas que contienen cristales y extractivos, se traduce en una pobre disponibilidad de alimento de origen celulósico para los patógenos.

La opción de sellar de inmediato vasos de diámetros amplios que son muy vulnerables a la cavitación y que cuentan con punteaduras muy grandes, garantizará

la ocurrencia de pocas infecciones asociadas a microorganismos, una buena defensa contra insectos, pero tallas pequeñas de los individuos que poseen estas características.

La tilidificación puede contribuir al incremento de las funciones del tejido parenquimatoso en términos de almacenamiento de agua y otros metabolitos. También pareciera que estas estructuras no suponen un mecanismo hormonal para su formación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al señor Narciso Hernández, a los biólogos Claudia Paredes López y Gabriel Orozco Hoyuela su trabajo constante y dedicación para la colecta de las muestras en "La Catalana". A los doctores Francisco Cruz Sosa y Juan Orozco del Laboratorio de Biotecnología Vegetal por su asesoría en el cultivo de tejidos. También a los propietarios del predio que muy amablemente están permitiendo los estudios en *Gliricidia sepium*. Al señor Jorge Lodigiani Rodríguez por el apoyo fotográfico. Al M. en C. Marco A. Jacobo por su asesoría en la parte de la física de capilares y a los doctores Karl A. Grellmann y Hans G. Richter por la revisión crítica al manuscrito. Esta investigación es parte del proyecto Anatomía Funcional de Tallos de Especies Mexicanas, aprobado y apoyado por la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa para el bienio 2003-2004.

REFERENCIAS

- Babos, K. 1993. Tyloses formation and the state of health of *Quercus petraea* L. trees in Hungary. IAWA Journal 14: 239-143.
- Bonsen, K. and L. Kucera. 1990. Vessel occlusions in plants: morphological, functional and evolutionary aspects. IAWA Bulletin n.s. 11: 393-399.
- Canny M., J. 1997. Tyloses and maintenance of transpiration. Annals of Botany 80: 565-570.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy: systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag, New York, NY, USA. 436 p.
- Desch, H. E. 1981. Timber, its structure, properties and utilisation. Timber Press, Forest Grove, OR, USA. 120 p.
- Foster, R. 1964. Fine structure of tyloses. Nature 204: 194-195.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bulletin. n. s. 10: 219-332
- Kollmann, F. and W. Coté. 1968. Principles of wood science and technology I. Solid wood. Springer-Verlag, New York, NY, USA. 592 p.
- Korán, Z. and W. Coté. 1965. The ultrastructure of tyloses. In: Coté W. A. (Ed): Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse University Press, NY. pp. 319-333.

- Leitch, M., R. Savidge, G. M. Downes and I. L. Hudson. 1999. Induction of tyloses in *Eucalyptus globulus* "chips". IAWA Journal. 20: 193-201.
- Metcalfe, C. and L. Chalk. 1950. Anatomy of Dicotyledons. Clarendon, Oxford, UK. 1500 p.
- Murmanis, L. 1975. Formation of tyloses in felled *Quercus rubra* L. Wood Sci. Technol. 9: 3-14.
- Quintanar, A., L. Rivera, A. Torre-Blanco and S. Rebollar. 1997. Comparative histochemistry and cell morphology of sapwood and heartwood of *Gliricidia sepium* (Fabaceae). Rev. Biol. Trop. 45: 1005-1011.
- 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. 12: 241-249.
- Savidge, R. 1993. In vitro wood formation in 'chips' for merchantable stem regions of *Larix laricina*. IAWA Journal 14: 3-11.
- Schmitt, U. and W. Liese. 1994. Wound tyloses in *Robinia pseudoacacia* L. IAWA Journal 15: 157-160.
- Streeter, L., E. Wylie y K. Bedford. 2000. Mecánica de fluidos. Mc. Graw Hill. Bogotá, Colombia. 740 p.
- Tyree, M. T. and M. H. Zimmermann. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Germany. 283 p.