

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 tíldes, 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: aqj@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 agrocultivos, 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-Yáñez *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 (Elelitch 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-Yáñez *et al.*, 1999). Reciente-

mente se ha propuesto para sustituir especies comerciales duras que están escaseando en el mercado internacional (Oluwafemi y Adegbenga, 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 mesomorfia (M) para especies que crecen en distintos hábitats. El autor sostiene que las especies cuyo xilema presenta valores de I. V. por arriba de 1 son vulnerables o poco resistentes al estrés hídrico, y cuando los valores son menores a 1 entonces están bajo 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 tilitides, 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 (cocoíte) 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 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 leguminosas 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) (Mehltreter, 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. Despues 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 el material disociado se midieron la longitud, grosor y diámetro de fibras. En la sección radial se midieron la altura y la anchura de

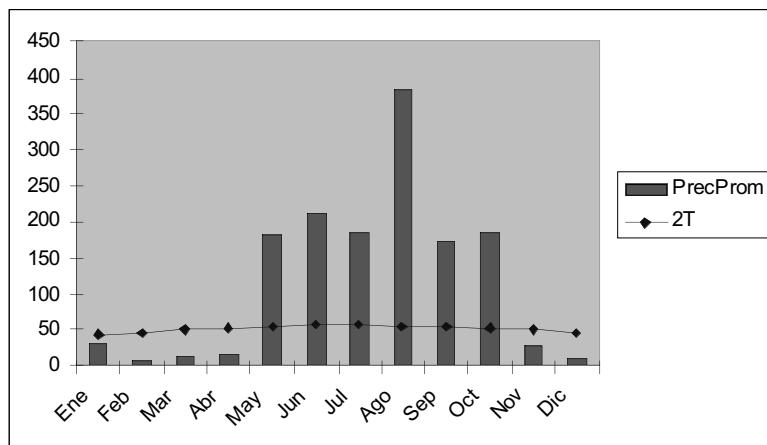


Figura 1. Diagrama ombrotérmico en el que se representan los meses más calurosos y los más húmedos para la zona de estudio.

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 anhídrico / peso del volumen verde

Contenido de humedad (C.H.) = (peso verde-peso anhídrico) / peso anhídrico.

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

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 representación de esta característica se asoció a una superficie de sección circular, que se llamó área efectiva, esto es,

$A_{\text{efectiva}} (A_e) = (\# \text{ poros}/\text{mm}^2) * (\pi d_{\text{vaso}})^2 / 4$. 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 $D_{\text{eq sec}} = (4 * A_{\text{efectiva}} \pi^{-1})^{0.5}$. 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: $m / t^1 = \rho \pi D^4 (128 * \mu)^{-1} dP / dl = \rho \pi r^4 (8 * \mu)^{-1} dP / dl$, 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 la densidad del fluido (Streeter y Wyllie, 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 $K_{h\text{-vaso}}$, $K_{h\text{-área}}$, 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 ($K_{h\text{-vaso}}$, $K_{h\text{-área}}$) 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 $K_{h\text{-área}}/K_{h\text{-vaso}}$ 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 (Stata Corp., 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 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 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 EDK 2000 (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 xStat-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 autofluorescencia.

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 intervásculares son

ornamentadas y las de campo de cruceamiento vaso-radio tienen rebordes internos bien distinguibles, similares a las intervásculares. 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 intervásculares que presentan expansiones tubulares dirigidas hacia una membrana central con forma de disco. La pared del vaso posee punteaduras intervásculares que presentan expansiones tubulares dirigidas hacia una membrana central con forma de disco (figuras 2G, 2I); las de vaso-parénquima terminan en una sola membrana dilatada (Figura 2F). Las cavi-

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*
\bar{I} , V,	93	98	82	87	107	76
\bar{I} , C vasos	0,028	0,0254	0,01213	0,0228	0,0088	0,0,15
\bar{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 .

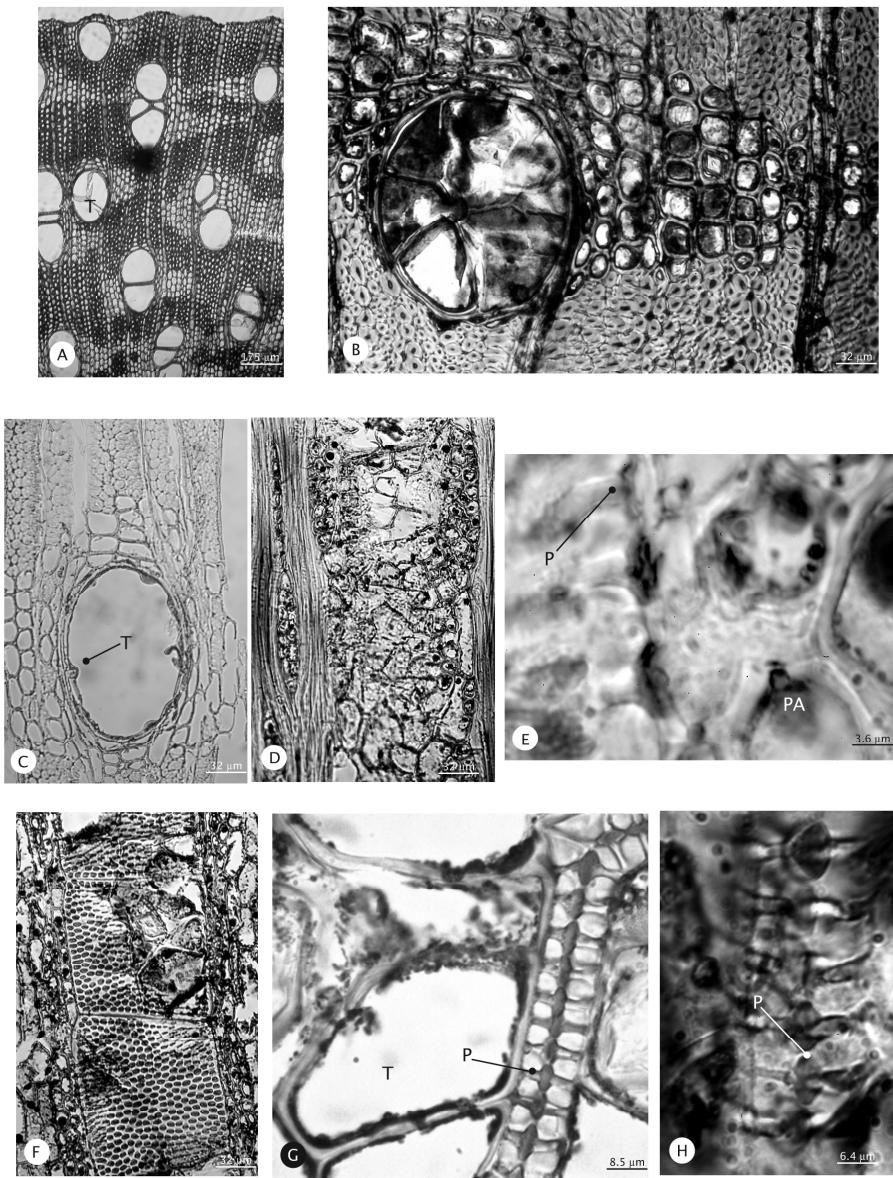


Figura 2. *Gliricidia sepium*. A y C. Cortes transversales de vasos cercanos al cambium vascular. D. Corte tangencial albura media. F. Duramen. E. Punteaduras vaso-parénquima. G y H. Detalles punteaduras vaso-parénquima. T. Tílides. P. Pared de vaso. PA. Parénquima.

Tabla 2. Medias de caracteres microscópicos, densidad relativa, contenido de humedad, índices de resistencia al colapso y vulnerabilidad, $K_{h\text{-teórica}}$ 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 a la albura. $1\mu\text{m}$.

dades de los vasos presentan tilitides comunes en la albura y de tipo esclerosadas en el duramen. Las tilitides provienen del parénquima axial y del radial.

Las paredes de las tilitides en la albura son muy delgadas y se engruesan hacia el duramen. Las tilitides presentes en el duramen son de paredes muy gruesas esclerosadas con abundantes cristales romboidales y gomas que ocultan 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 libri-forme, 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 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 3).

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

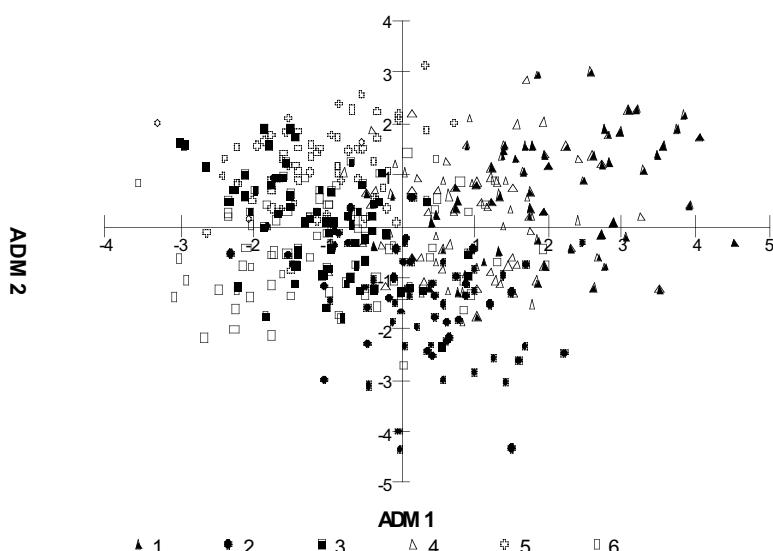


Figura 3. Diagrama de dispersión de 396 muestras provenientes de seis árboles en un espacio discriminante definido por las dos primeras funciones del ADM que explican el 73% de la variabilidad de la matriz.

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 λ 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 entre las

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
	Número / mm ²	0,091	-0,251	0,285
	Diámetro	0,219	-0,053	0,260
	Longitud	-0,349	0,399	-0,416
	Altura punteadura	-0,113	0,412	-0,097
	Anchura punteadura	0,185	0,084	0,060
Radios	Anchura	0,557	0,445	0,005
	Altura	-0,101	0,071	0,098
	Número / mm	-0,294	-0,440	-0,167
Fibras	Diámetro	0,011	0,242	-0,347
	Grosor de pared	0,569	-0,199	0,282
	Longitud	0,311	0,089	0,655

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 ($r = 0,655$).

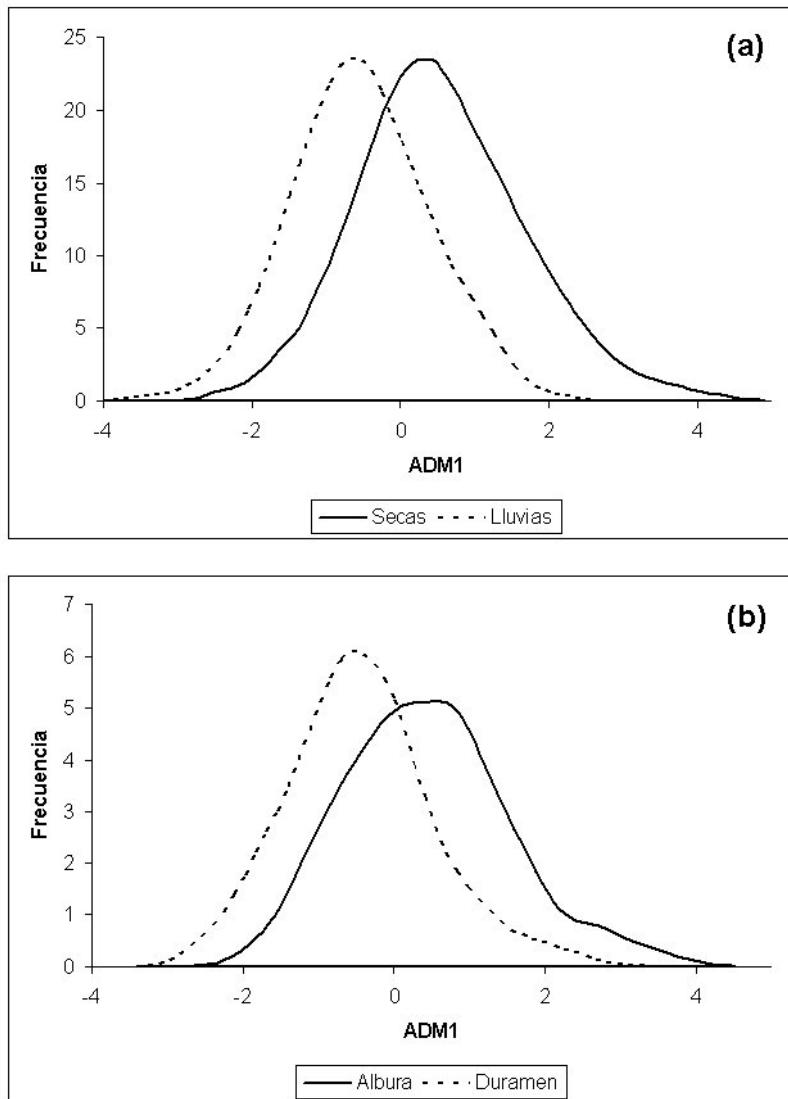


Figura 4. Estimadores de Densidad por Kernel (EDK) a lo largo de la función discriminante extraída para (a) época (secas y lluvias) y (b) zona (albura y duramen). EDK generados a partir de la función ponderada de Epanechnikov con amplitud de ventana óptima de Haerdle de 0.837 (época) y 0.869 (zona).

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

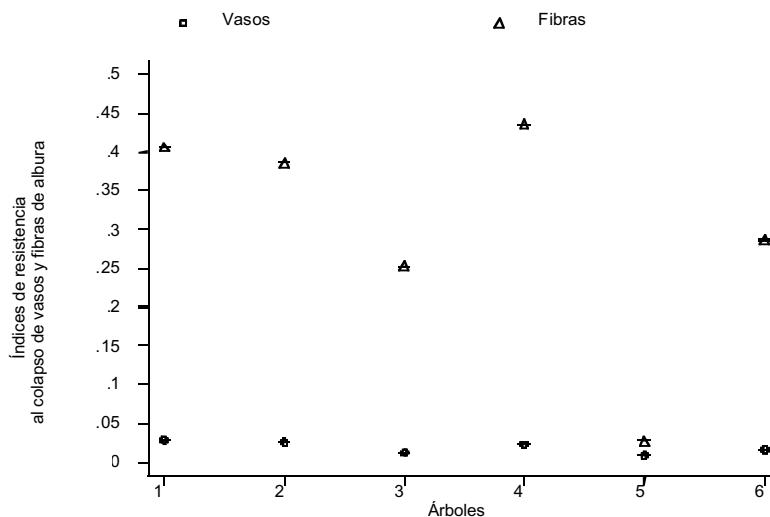


Figura 5. Representación de los errores estándares de los índices de resistencia al colapso de vasos y fibras para los seis árboles.

Tabla 4. Comparación entre la época de secas y lluvias y entre albura y duramen en la 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 Papilioideae 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 intervaskulares 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 intervaskulares 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 tildes ejercerían una presión adicional sobre las paredes internas de los vasos, lo que incrementaría su resistencia al colapso (Figura 2E). Lo anterior sugiere que durante el desarrollo de las tildes 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 tildes.

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 Liquidámar, 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 semejantes en los períodos 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 Adegbenga (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 Adegbenga (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 Adegbenga (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 Adegbenga (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 escurreimientos 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 escurreimientos 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 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 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 $I\cdot C_{\text{vasos}}$ 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 cava, debido a su diámetro, entonces el área conductora del xilema se reduce. El desarrollo de tíldes 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 tíldes 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 tíldes 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 tíldes 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 ($m^*kg^*MPa^{-1}s^{-1}$) calculada para vasos y para el área de diferentes leguminosas.

Valores de K_h	<i>G. sepium</i>	<i>Piptadenia flava</i>	<i>Prosopis laevigata</i>	<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Cercidium plurifoliolatum</i>
Veracruz	Oaxaca	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	$1,68 \times 10^{-10}$	$8,42 \times 10^{-10}$	$7,48 \times 10^{-10}$	$2,03 \times 10^{-10}$	$1,07 \times 10^{-9}$
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 Narciso 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. Echenique 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 once 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. Adegbenga. 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 histquímica 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 analysis. The study of group differences. IPAT. Champaign, III.
- 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.