

PLANTAS TREPADORAS: TIPO BIOLÓGICO Y CLASIFICACIÓN

CLIMBING PLANTS: LIFE FORM AND CLASIFICATION

Pablo A. CABANILLAS¹; Julio A. HURRELL²

¹Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Argentina. ²Laboratorio de Etnobotánica y Botánica Aplicada (LEBA), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Argentina.

RESUMEN.

Un tipo biológico es una categoría morfo-estructural con correlato ecológico (adaptativo) que se aplica a diversas especies de plantas, de distintos grupos taxonómicos. Distintas especies, distintos individuos o incluso un mismo individuo a lo largo de su vida puede presentar distintos tipos biológicos. El tipo biológico trepador comprende a aquellas plantas que no se mantienen erguidas por sí mismas, se encaraman a soportes y crecen en altura. Se han propuesto numerosas clasificaciones de este tipo biológico, en su mayoría basadas en sus mecanismos de ascenso. Sin embargo, muchas especies desarrollan más de un mecanismo de ascenso, por lo cual su clasificación resulta conflictiva. Del análisis de diferentes esquemas propuestos consideramos que el esquema más apropiado consiste en distinguir dos grupos básicos: plantas escandentes (presencia de mecanismos de ascenso especializados: zarcillos, pecíolos prensiles, tallos volubles, raíces adherentes), y plantas apoyantes (ausencia de tales mecanismos). Las escandentes de tallos leñosos se denominan *lianas*, las de tallos herbáceos se llaman *enredaderas*. Este esquema pretende acotar el significado de estos términos, que muchas veces se confunden en la bibliografía. Esta contribución se basa en los estudios realizados en la región rioplatense, de donde provienen la mayoría de los ejemplos.

Palabras claves: tipos biológicos, plantas trepadoras, lianas, enredaderas, plantas apoyantes, mecanismos de ascenso.

ABSTRACT.

A life form is a morpho-ecological category with structural (adaptive) correlate, applied to various species of plants of different taxonomic groups. Different species, different individuals or even the same individual throughout life may have different life forms. The climbing life form includes plants that are not kept upright by themselves, climb to a support and grow in height. Several classifications have been proposed of this life form, mostly based on their climbing mechanisms. However, many species develop more than one climbing mechanism, so their classification is debatable. From the analysis of different schemes proposed, we consider the most appropriate is to distinguish two basic groups: scandent plants (presence of specialized climbing mechanisms: tendrils, petioles prehensile, voluble stems, adhesive roots) and leaning plants (absence of those mechanisms). Woody stemmed scandent plants are called *lianas*, while the herbaceous stemmed are called *enredaderas*. This scheme aims to limit the meaning of these terms, which are often confused in the literature. This contribution is based on studies in the Río de La Plata region, from where most of the examples.

Keywords: life forms, climbing plants, *lianas*, *enredaderas*, leaning plants, climbing mechanisms.

Recibido junio 15, 2012 - Aceptado septiembre 28, 2012

* **Correspondencia de autor:** Pablo A. Cabanillas. CIC. Cátedra de Morfología Vegetal, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. UNLP. Paseo del Bosque s/n (CP 1900). La Plata, Argentina. e-mail: cabanillaspablo@gmail.com

INTRODUCCIÓN

Las plantas trepadoras son un elemento conspicuo de las selvas, por su abundancia y diversidad, aunque están presentes en todos los tipos de vegetación, incluidas las estepas desérticas. En las selvas, estas plantas tienen relevancia como elementos estructurales, conectan las copas de los árboles, compiten con ellos por la luz y conforman un estrato importante por su biomasa (hasta el 30% de las especies leñosas de las selvas puede corresponder a plantas trepadoras); además, sirven de alimento y refugio a distintas especies animales (1, 2).

Están representadas en grupos muy diversos de plantas vasculares, tanto actuales como fósiles. Por ejemplo: Pteridófitas (*Lygodium*); Gnetales (*Gnetum*, *Ephedra*); Gigantopteridales† (*Gigantonoclea guizhouensis*† Gu & Zhi); Pteridospermas† [*Dicksonites pluckeneti*† (Schlotheim) Sterzel, *Pseudomariopteris busquetti*† (Zeiller) Danzé-Corsin]. Entre las Angiospermas, la mitad de sus familias incluyen trepadoras, tanto Monocotiledóneas (Araceae: *Philodendron*, *Monstera*; Arecaceae: *Calamus*, *Desmoncus*; Dioscoreaceae: *Dioscorea*; Herreriaceae: *Herreria*), como Dicotiledóneas, entre las cuales, en especial, se hallan mejor representadas en algunas familias, como Bignoniaceae, Convolvulaceae, Hippocrateaceae, Leguminosae, Menispermaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae, Vitaceae (1, 3, 4, 5, 6, 7). De este modo, a lo largo de la historia evolutiva de las plantas vasculares, el tipo biológico trepador habría aparecido muchas veces de modo independiente. Sin embargo, aún no hay consenso respecto de si existe una relación causal entre la aparición de este tipo biológico en un taxón y su diversificación taxonómica (1, 8).

Algunos géneros actuales comprenden exclusivamente especies trepadoras (*Serjania*, Sapindaceae); otros incluyen trepadoras y herbáceas erectas (*Mikania*, Asteraceae); o bien, trepadoras, arbustos y árboles (*Bauhinia*, Leguminosae); o, inclusive, trepadoras, hierbas, arbustos y árboles (*Solanum*, Solanaceae). Ciertas especies son trepadoras cuando disponen de soportes adecuados, pero si carecen de estos crecen como arbustos o árboles, como *Croton pullei* Lanj. (Euphorbiaceae) (9), o bien rastreras, como *Ipomoea indica* (Burm. f.) Merr. o *I. bonariensis* Hook. (Convolvulaceae) (10).

A pesar de su relevancia, este tipo biológico ha recibido menos atención que otros; por ejemplo, los árboles en los estudios forestales; las hierbas, en ecología de pastizales (1, 11, 12). Sin embargo, en las últimas décadas se han realizado numerosos aportes respecto de sus aspectos ecológicos (13, 14, 15, 16, 17), biomecánicos (9, 18, 19, 20, 21, 22), morfológicos (11, 23, 24, 25, 26, 27, 28).

El interés que despertaron las plantas trepadoras en algunos naturalistas y el carácter fragmentario de los distintos aportes favorecieron la proliferación de términos y acepciones. El objetivo de este trabajo es revisar la terminología disponible sobre este tipo biológico peculiar, y proponer una clasificación de sus diferentes tipos (o subtipos), con el fin de fomentar su estudio. Variaciones puntuales de esta categorización se discuten sobre la base de ejemplos particulares de la región rioplatense. Ésta comprende la zona de influencia del río de la Plata y los cursos inferiores de los ríos Uruguay y Paraná: el delta inferior, su frente de avance, la isla Martín García y la ribera platense hasta

EL TIPO BIOLÓGICO “TREPADOR”

Un *tipo biológico*, *forma biológica* o *forma de vida* es una categoría morfo-estructural con correlato ecológico (adaptativo), que se aplica a diversas plantas con independencia de su posición sistemática; así, por ejemplo, hay árboles de diferentes especies de distintos géneros, familias, etcétera. A veces se emplea en igual sentido el término *hábito*, pero este alude al aspecto general o *porte* de la planta, sin precisar sus características. Otras veces se utiliza *biotipo* como sinónimo de tipo biológico, pero hace referencia a un grupo de individuos con un mismo patrimonio genético, como una especie o sus poblaciones (29).

El sentido morfo-estructural y ecológico del concepto de tipo biológico queda expresado en los aportes de Raunkiaer (30, 31, 32), quien introdujo como criterio de clasificación la posición de las yemas de renuevo durante la época desfavorable (su grado de protección), que da como resultado las siguientes categorías primarias en su sistema de 1934 (32):

- *Fanerófitos*: yemas de renuevo a más de 25 cm del suelo (árboles, arbustos).
- *Caméfitos*: yemas de renuevo a menos de 25 cm del suelo (subarbustos).
- *Hemicriptófitos*: yemas de renuevo casi al ras del suelo (plantas con estolones).
- *Criptófitos*: yemas de renuevo debajo del nivel del suelo o del agua. Incluye las *geófitas* (plantas con órganos subterráneos), *helófitas* (plantas con órganos subterráneos en suelos inundables), e *hidrófitas* (plantas acuáticas).
- *Terófitos*: perduran sólo las semillas en la época adversa (plantas anuales).

En estas categorías primarias las plantas trepadoras y las epifitas se ubicaban en otros tipos biológicos. Por

ejemplo, se usaron denominaciones mixtas, aplicando el calificativo *escandente* [sinónimo de trepador; cf. Font Quer (29)]; por ejemplo: *fanerófitos escandentes* (33, 34), *hemicriptófitos escandentes* (35), *terófitos escandentes* (36).

En forma paralela, Warming (37, 38) propuso un sistema de tipos biológicos basado en la forma de nutrición, el ambiente donde crecen y si requieren de un apoyo mecánico externo o no para su crecimiento en altura. En este sistema separa las *plantas autónomas* (las que se mantienen erguidas por sí mismas) de las *plantas trepadoras (clinófitas)*:

- *Plantas alótrofas*: se nutren, al menos en parte, de otros organismos vivos.

- *Plantas autótrofas*:

- *Hidatófitas*: plantas de ambientes acuáticos.

- *Aerófitas*: plantas de ambientes terrestres:

- *Autónomas*

- *Ctonófitas*: arraigadas en el suelo.

- *Epifitoides*: arraigadas sobre otras plantas (epifitas) y sobre rocas (epilíticas).

- *Clinófitas*: herbáceas o leñosas que requieren

- un soporte para crecer en altura.

No obstante, hay plantas trepadoras parásitas, como las especies de *Cuscuta* (36, 39); y otras son “plantas carnívoras”, como las especies de *Nepenthes* (40, 41).

El sistema original de Raunkiaer fue modificado y adaptado por Ellenberg y Mueller-Dombois (42), quienes idearon un esquema muy difundido en ecología hasta la actualidad (43); en este, incluyen las plantas trepadoras:

- Plantas con soporte mecánico autónomo; es decir, plantas *erectas* (incluye las categorías primarias de Raunkiaer).

- Plantas que crecen apoyadas en otras:

- Plantas que germinan y se desarrollan sobre

otras plantas: *epifitas*.

■ Plantas que arraigan en el suelo: *plantas trepadoras* y *hemiepifitas*.

Las plantas trepadoras carecen de soporte autónomo; sin embargo, en su desarrollo, pasan por una primera etapa erguida, que puede comprender sólo la plántula, o extenderse por más tiempo (44).

La mayoría de estas plantas crecen arraigadas al suelo durante todo su ciclo vital (Richards 45), pero algunas pueden perder esa conexión y perdurar como epifitas: *Dolichandra unguis-cati* (L.) L.G. Lohmann (Bignoniaceae), *Urera obovata* Benth. (Urticaceae) (10, 46, 47). Gentry (1, 48), Ellenberg y Mueller-Dombois (42) consideran *hemiepifitas* a estas plantas, si bien también aplican este término para aquellas que germinan sobre un soporte (inicialmente epifitas), y sus raíces epigeas descienden hasta arraigar en el suelo, como es el caso de *Ficus luschnathiana* (Miq.) Miq. (Moraceae). Por su parte de la Sota (49) distingue estas dos situaciones con los términos: *hemiepifitos residuales* (cuya condición epifita se debe a la pérdida de la conexión con la tierra); y *hemiepifito de tipo radical* (las cuales establecen una conexión secundaria con la tierra mediante raíces epigeas). Esta segunda acepción del término hemiepifito es el más difundido (29, 43), por lo cual no se recomienda su utilización para las plantas trepadoras.

Muchas trepadoras desarrollan dos sistemas de vástagos: epiclinos y rastreros, según dispongan o no de los soportes adecuados, como *Ephedra tweediana* Fisch & C.A. Mey. *emend.* J.H. Hunz. (Ephedraceae), *Wisteria sinensis* (Sims) DC. (Leguminosae) o *Podranea ricasoliana* (Tanfani) Sprague (Bignoniaceae) (50, 51, 52).

En ocasiones, las semillas de algunas plantas trepadoras germinan sobre el soporte y sus raíces alcanzan el suelo y arraigan, y a partir de vástagos

rastreros crecen nuevos ejes trepadores al hallar el soporte adecuado. De este modo, siguen un “camino en dos direcciones”, descendente y ascendente. Lindman (53) propuso la designación *rastreras leñosas* para las plantas con tallos epigeos enraizantes, ramificados o no, tanto trepadoras como postradas; pero esa denominación es inespecífica, dado que hay arbustos con ramas rastreras (*Juniperus sabina* L., Cupressaceae) o incluso árboles con troncos postrados (*Espeletia semiglobulata* Cuatrec., Asteraceae) (54, 55).

De lo anterior se concluye que las *plantas trepadoras* carecen de un soporte mecánico autónomo en su estado adulto (no se mantienen erguidas por sí mismas), y en su crecimiento se encaraman sobre distintos soportes (plantas erguidas; o bien, soportes inertes), manteniendo la conexión con el suelo de forma permanente o temporaria (a diferencia de las plantas epifitas) y, presentan vástagos rastreros en ausencia de soportes adecuados, que pueden devenir trepadores en presencia de aquellos (a diferencia de las plantas rastreras).

Una vez definido el concepto de “planta trepadora” es posible considerar una clasificación de tipos (o subtipos) más específicos, que den cuenta de su diversidad.

Distintos tipos de plantas trepadoras

Se han propuesto diferentes clasificaciones de tipos biológicos de plantas trepadoras, sobre la base de distintos criterios.

1. Criterios morfológicos, estructurales y funcionales

Desde un punto de vista morfológico, Du Rietz (56) estableció dos categorías de trepadoras sobre la base de la consistencia de los ejes adultos:

- *Lianas leñosas*: tallos leñosos (*holoxílicos*) de diversos

tamaños y tipos de ramificación, como *Aristolochia triangularis* Cham. (Aristolochiaceae) o *Serjania meridionalis* Cambess. (Sapindaceae).

● *Lianas herbáceas*: tallos herbáceos, como *Cardiospermum glandiflorum* Sw. (Sapindaceae) o *Dioscorea sinuata* Vell. (Dioscoreaceae).

“Liana”, es un galicismo empleado como sinónimo de *bejuco* (una voz caribeña) que en un sentido amplio, refiere a plantas trepadoras, sean leñosas o herbáceas. No obstante, si se atiende al sentido estricto de “bejuco” o “liana”, aluden a los tallos sarmentosos (similares a los vástagos leñosos de *Vitis vinífera* L., Vitaceae) (29). Por lo tanto, es preferible aplicar “liana” sólo a las trepadoras leñosas (10), aunque en la literatura aparece la designación “lianas herbáceas” (47, 57, 58 entre otros).

En referencia a la distinción de Du Rietz, hay arbustos que ocasionalmente presentan hábito *lianoide* ('similar a una liana o bejuco'), que crecen hasta cierto punto sobre las plantas circundantes como *Rubus ulmifolius* Schott. (Rosaceae), que pueden considerarse transicionales entre plantas erguidas y trepadoras.

En relación al correlato entre los tipos biológicos de plantas erguidas y trepadoras, hay que considerar, además, las trepadoras con base leñosa y tallos siempre herbáceos, equiparables a los subarborescentes, como *Herreria montevidensis* Klotzsch ex Griseb. (Herreriaceae).

Tanto Obaton (47) como Cremers (59), caracterizan a las “lianas” (trepadoras) por sus ramas con entrenudos alargados y de rápido crecimiento, adaptadas a la búsqueda de la luz sobre las copas de los árboles. Cremers (44, 59) aportó a la aproximación morfológica desde el punto de vista del desarrollo, distinguiendo la etapa juvenil de la planta (erguida) y la etapa adulta (trepadora), la orientación de sus ramificaciones, su

arquitectura y ritmos de crecimiento. Describió tres modelos arquitecturales exclusivos de las “lianas”:

● Forma juvenil ortótropa, eje trepador monopodial e inflorescencias laterales (*Gouania longipetala* Hemsl., Rhamnaceae).

● Forma juvenil ortótropa, eje trepador formado por simpodios encadenados (*Iodes liberica* Stapf, Icacinaceae).

● Forma juvenil plagiótropa, fijadas a los soportes por raíces adventicias (*Hedera helix* L., Araliaceae).

Algunas trepadoras no se ajustan a ningún modelo arquitectural si no que presentan una combinación de varios, como *Gouania ulmifolia* Hook. et Arn. (Rhamnaceae) (60).

También desde un punto de vista morfológico, Box (61) clasifica a las trepadoras según la persistencia de su follaje en *perennifolias* y *caducifolias*, atributos que cualifican a las plantas (sean trepadoras o no lo sean), pero no hacen referencia directa a su condición de trepadora, o no tienen igual peso que otros caracteres morfológicos como la consistencia de los tallos (leñosos, herbáceos) a la hora de definir subtipos. No obstante, puede ser un criterio útil a la hora de elaborar claves dicotómicas.

En un sentido ecológico-funcional, Richards (45) opinó que es más importante el tamaño y la altura que alcanza una trepadora que su morfología específica. Distingue entonces las *trepadoras grandes* (principalmente leñosas) de las *pequeñas* (por lo general herbáceas). Grubb *et al.* (62), también desde una perspectiva funcional, dividen a las trepadoras en *esciadófiticas* y *fotófiticas*, dado que consideran que la preferencia por la luz o por la sombra es un parámetro ecológicamente más relevante que el tamaño.

Gentry (1, 48), basado en aspectos ecológicos y

morfológicos, distingue:

- *Lianas*: trepadoras leñosas (*climbers*), con tallos relativamente gruesos, que germinan en el suelo y son capaces de crecer en altura en el interior de las selvas.
- *Enredaderas* (*vines*): trepadoras herbáceas o subleñosas (*clamberers*), con tallos delgados que germinan en el suelo y, en general, crecen en los sectores disturbados de los bordes de las selvas.

El término “enredadera”, en general, se emplea para plantas trepadoras cuyos tallos se *enredan* sobre un soporte (29); no obstante, su uso más generalizado se refiere a plantas de tallos herbáceos, de modo que la distinción de Gentry permite separar las *lianas* (en sentido estricto), con tallos leñosos, de las *enredaderas* (también en sentido estricto), con tallos herbáceos (plantas herbáceas o subarborescentes). Esta distinción se corresponde, respectivamente, con las *lianas* (en sentido amplio) “leñosas” y “herbáceas” de Du Rietz.

2. Criterios basados en los mecanismos de ascenso

Los *mecanismos* o *estrategias de ascenso* corresponden a distintas adaptaciones propias de las trepadoras, que les posibilitan crecer en altura (10). Son estructuras morfológicas de diversa organografía, que permiten el sostén de la planta al soporte (Fig. 1 y 2). Sobre la base de tales mecanismos se han ensayado distintas clasificaciones, que se presentan en orden cronológico.

Darwin (63), basado en los trabajos morfológicos de Palm (64) y de von Mohl (65), clasificó a las trepadoras en:

- *Plantas enredaderas*: las que se enrollan en espiral alrededor de un soporte (volubles), sin ayuda de ningún otro mecanismo, como *Ipomoea alba* L. o *Araujia sericifera* Brot. (Apocynaceae).
- *Plantas con órganos sensibles*: las que presentan órganos que, al entrar en contacto con un objeto, lo abrazan

(haptotropismo). Pueden ser *Plantas con zarcillos*, como *Cayaponia bonariensis* (Mill.) Mart. Crov. (Cucurbitaceae) o en *Urvillea uniloba* Radlk. (Sapindaceae); o bien *Plantas de hojas trepadoras* (órganos cuya estructura morfológica no está modificada, como los pecíolos prensiles) de *Tropaeolum pentaphyllum* Lam. (Tropaeolaceae) y *Clematis montevidensis* Spreng. (Ranunculaceae).

- *Plantas con ganchos*: las que ascienden únicamente por medio de “ganchos” (cualquier estructura de ápice acuminado), como los aguijones en *Bougainvillea spectabilis* Willd. (Nyctaginaceae) o las espinas en *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Celtidaceae).

- *Plantas con raíces trepadoras*: las que trepan gracias a raíces epigeas de fijación como *Monstera deliciosa* Liebm. (Araceae).

Schenk (66) incorpora a la propuesta de Darwin (63) la categoría *semitrepadoras* (*Spreiklimmer*) para las trepadoras sin raíces epigeas, ni zarcillos, ni estructuras volubles, que trepan sólo por medio de ramas divaricadas, con espinas (como mecanismo de anclaje) o sin ellas. Es un grupo heterogéneo que incluye tanto trepadoras sin órganos específicos, como otras con órganos muy especializados, como las prolongaciones foliares armadas de los ratanes (Arecaceae). Este grupo abarca a las *plantas con ganchos* de Darwin y otras trepadoras sin estructuras punzantes como *Justicia tweediana* (Nees) Griseb. (Acanthaceae).

Fitting (67, 68) modificó el sistema de Darwin (63) en dos aspectos:

- 1) excluyó de las *plantas con raíces trepadoras* a aquellas cuyas raíces crecen en torno al soporte pero no se adhieren mediante pegamentos;
- 2) dividió a las *plantas con órganos sensibles* de Darwin en *plantas con zarcillos* y *trepadoras sin órganos especiales*. Esta última incluye a aquellas plantas que trepan gracias a



Figura 1. Mecanismos de ascenso: A *Ipomoea alba* vástagos volubles herbáceos y verrugas; B *Callaeum psilophyllum* vástagos volubles leñosos y entrenudos engrosados; C *Hedera helix* raíces adventicias de fijación; D, E *Dolichandra unguis-cati* zarcillos foliares uncinados (D) y raíces adventicias de fijación (E) (Fotos: Daniel Bazzano).

órganos capaces de abrazar soportes y cuya estructura morfológica no está modificada (como las raíces epigeas de *Vanilla*, Orchidaceae).

Obaton (47) combinó los tipos biológicos de Raunkiaer (32), los aportes de Lebrun (69), y las estrategias de ascenso, y dividió a las plantas trepadoras en:

- *Fanerofitos lianescentes herbáceos* (“fanerofitos”, por la ubicación de sus yemas de renuevo; “lianescentes”, en el sentido de “trepador”; “herbáceos” por la consistencia de los ejes).

- *Fanerofitos lianescentes leñosos*:

- *Lianas subleñosas*: tallos hasta de 3 cm de diámetro. Pueden ser *microfanerófitos* (tallos de 2-8 m de longitud) y *mesofanerófitos* (tallos de 6-30 m de longitud).

Según el mecanismo de ascenso:

- *Lianas sarmentosas*.

- *Lianas con zarcillos*.

- *Lianas volubles*.

- *Lianas leñosas*: tallos de más de 3 cm de diámetro. Son *megafanerófitos*, ya que sus tallos miden, al menos, 30 m de longitud. Según el mecanismo de ascenso:

- *Lianas sarmentosas con ramas no irritables*.

- *Lianas sarmentosas con ramas irritables*.

- *Lianas enganchadoras (grappinantes) con espinas*.

- *Lianas enganchadoras (grappinantes) con aguijones*.

- *Lianas con zarcillos*.

- *Lianas volubles*.

- *Lianas epifitas*.

Menninger (70), por su parte, propuso los siguientes tipos:

- *Apoyantes (leaners)*: no tienen la capacidad de asirse a soporte alguno. Se expanden por un proceso de “arqueado” (*arching*): desde cada punto de apoyo la planta

produce nuevos ejes, generalmente florales, que se curvan hacia arriba y hacia afuera. De este modo, crecen sobre otras plantas *Rosa banksiae* W. T. Aiton (Rosaceae).

- *Punzantes (thorn clingers)*: trepan mediante estructuras punzantes de fijación de distintos tipos, con diferentes niveles de efectividad:

- *Aguijones caulinares*: modificaciones epidérmicas débiles que, en general, se sujetan al follaje.

- *Aguijones robustos*: aguijones fuertes que sostienen la planta.

- *Espinas recurvadas*: espinas espitulares que presentan durante toda su vida, aunque algunas sólo se desarrollan si las plantas son muy grandes, evitando desplomarse por su propio peso.

- *Estructuras armadas*: hojas que rematan en prolongaciones armadas (llamados *flagelos* en los ratanes); hojas con vainas y pecíolos espinosos; espinas que son folíolos modificados; o, incluso, ejes áfilos espinosos. Es la estrategia más efectiva entre las punzantes.

- *Zigzagueantes (weavers)*: tallos que ondulan entrelazándose con los soportes, crecen alternativamente hacia la oscuridad y hacia la luz, como *Podranea ricasoliana*.

- *Agarrantes (graspers)*: implica alguna modificación estructural del cuerpo de la planta que le permite sujetarse a un soporte y sostenerse.

- *Enroscantes*: plantas que se enroscan alrededor de los soportes mediante órganos cuya morfología no está modificada, es la “normal”. Algunas de estas plantas se enroscan por movimientos de circunnutación (son volubles); el sentido de la espira depende de cada especie. Mientras otras se enroscan gracias a tejidos tigmosenes, poseen pecíolos (como *Clematis montevidensis*) o nervios medios sensitivos (como las diferentes especies de *Nepenthes*, Nepenthaceae).

(son volubles); el sentido de la espira depende de cada especie. Mientras otras se enroscan gracias a tejidos tigmosenes, poseen pecíolos (como *Clematis montevidensis*) o nervios medios sensitivos (como las diferentes especies de *Nepenthes*, Nepenthaceae).

■ **Adherentes:** se adhieren a los soportes mediante discos adhesivos por vacío (zarcillos que rematan en discos adhesivos *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold y Zucc.) Planch., Vitaceae) o por pegamento (raíces adventicias en los nudos que secretan pegamento como *Hedera helix*).

■ **Colgantes:** presentan zarcillos que se enroscan a los soportes. Pueden ser de origen caulinar (ejes terminales como en *Cissus verticillata* (L.) Nicolson y C.E. Jarvis, Vitaceae; ramas laterales como en *Passiflora caerulea* L., Passifloraceae) o foliar (base de la hoja como en *Smilax campestris* Griseb., Smilacaceae; folíolos terminales como en *Bignonia callistegioides* Cham., Bignoniaceae; entre otros).

■ **Enganchadoras:** presentan ganchos, agudos o romos, que crecen rodeando soportes delgados. Pueden ser de diverso origen: zarcillos uncinados como en *Dolichandra unguis-cati*; hojas que pierden la lámina y el pecíolo se curva y endurece como en *Combretum grandiflorum* (Loefl.) Stuntz, Combretaceae; entre otros.

● **Radicantes:** plantas con raíces epigeas en los nudos, que crecen en torno a las irregularidades del soporte (como las grietas de la corteza) y en ocasiones llegan a rodearlo por completo como *Campsis radicans* L. (Bignoniaceae).

Putz (2), respecto de la clasificación de Darwin: 1) dividió a las plantas volubles en *plantas con eje principal voluble* (la mayor parte del sostén se debe al eje principal que se enrosca en el soporte) y *plantas con ramas volubles* (la mayor parte del sostén se debe a las ramas foliosas, como *Anthodon panamense* A.C. Sm.,

Hippocrateaceae); 2) creó la categoría *trepadoras radicales y por zarcillos adhesivos* para aquellas plantas que se adhieren mediante secreciones glandulares o al crecer en grietas del soporte; y 3) creó la categoría *plantas que se extienden y trepadoras por enganche* para aquellas que se apoyan sobre los soportes pero no se adhieren a ellos.

Putz y Chai (71) dividieron a las plantas volubles según el crecimiento determinado o indeterminado de sus ejes principales. En el primer caso, el eje principal se enrolla en el soporte y deja de crecer cuando se desarrollan las hojas. Estos ejes fijados al soporte proveen una base firme para el crecimiento de un eje lateral que adquiere dominancia, y adquiere una posición terminal. En cambio, en el segundo caso, el eje principal es de crecimiento indeterminado y no es reemplazado.

Hegarty y Clifford (72) separaron las plantas volubles en aquellas que se enroscan por los ápices caulinares y las que se enroscan con sus órganos laterales (ramas, pecíolos, peciólulos).

Sitte (41) excluyó, al igual que Schenk (66), a las plantas que trepan por medio de órganos cuya estructura morfológica no está modificada.

En la Argentina, Hurrell (10) y Ferrucci *et al.* (73), dividieron a las plantas trepadoras considerando tanto aspectos morfo-adaptativos como los mecanismos de ascenso:

● **Plantas escandentes:** con mecanismos de ascenso más o menos especializados (tallos volubles, zarcillos, raíces adherentes, entre otros). Incluye:

■ **Lianas:** escandentes con ejes leñosos.

■ **Enredaderas:** escandentes con ejes herbáceos, que comprende:

○ **Plantas herbáceas:** anuales o perennes.

○ **Plantas subarborescentes:** con base leñosa y tallos

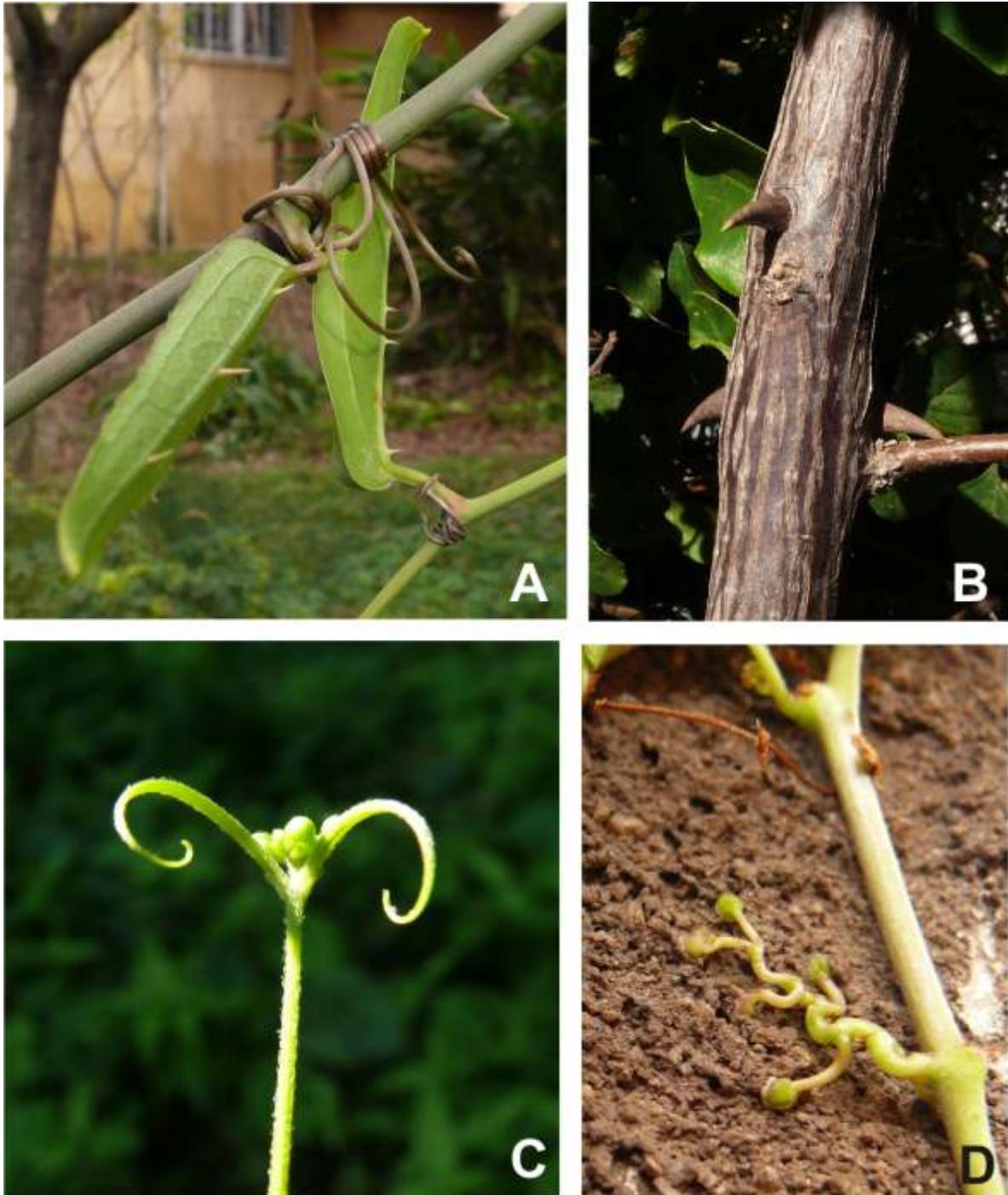


Figura 2. Mecanismos de ascenso: A *Smilax campestris* zarcillos foliares y agujones; B *Bougainvillea spectabilis* agujones; C *Uroillea uniloba* zarcillos derivados de la inflorescencia; D *Parthenocissus tricuspidata* zarcillos caulinareos con discos adhesivos (Fotos: Daniel Bazzano).

herbáceos.

● *Plantas apoyantes*: cuyo mecanismo de ascenso se basa únicamente en *vástagos* que no se mantienen erguidos por sí mismos, y crecen apoyados sobre el soporte. Comprende plantas herbáceas anuales o perennes, subarborescentes y leñosas.

El término “escandente”, que en sentido amplio es sinónimo de “trepador”, se aplica en esta contribución para designar a aquellas plantas que presentan mecanismos de ascenso más o menos especializados; en este sentido, se trata de trepadoras *propriadamente dichas*. Mientras que las plantas apoyantes, carecen de estructuras específicas pero poseen *vástagos* que se apoyan en los soportes (29, 70).

La distinción entre *lianas* y *enredaderas*, con tallos leñosos y herbáceos respectivamente, concuerda, en parte, con lo expresado por Gentry (48).

En las plantas escandentes, es posible diferenciar categorías más específicas de acuerdo con los mecanismos de ascenso que presentan.

Las clasificaciones más difundidas de plantas trepadoras se basan en sus mecanismos de ascenso y la mayoría de ellas establece una categoría de trepadora en correspondencia con cada mecanismo. Muchas especies presentan un único mecanismo de ascenso; pero otras tienen varios mecanismos, como *Dolichandra unguis-cati*, con zarcillos foliares uncinados en los tallos verdes, y raíces adventicias de fijación en los leñosos. De este modo, debería ser incluida, a la vez, en dos categorías de igual rango (Tabla 1).

CLASIFICACIÓN PROPUESTA

El ajuste propuesto al sistema clasificatorio de las plantas trepadoras requiere, en primer lugar, una definición precisa. Como se señaló antes, las *plantas*

trepadoras son aquellas cuyas partes aéreas carecen de un soporte mecánico autónomo en su estado adulto y, en su crecimiento, se encaraman sobre distintos soportes, manteniendo generalmente la conexión con el suelo de forma permanente o, en ocasiones, temporaria.

En segundo lugar, los tipos (o subtipos) de plantas trepadoras se basan en los *mecanismos de ascenso* que, a los fines de su clarificación, se dividen en:

● *Especializados*: las estructuras establecen una estrecha relación con el soporte al que abrazan, envuelven y/o se adhieren por diferentes vías. En algunos casos todo el *vástago* se enrosca alrededor del soporte (*vástagos volubles*: *Tragia volubilis* L., Euphorbiaceae) o bien lo hace alguna parte especializada (zarcillos: *Cissus striata* Ruiz y Pav., Vitaceae; pecíolos volubles: *Tropaeolum pentaphyllum*). Otras, en cambio, se adhieren mecánicamente mediante órganos como zarcillos uncinados (*Dolichandra unguis-cati*) o discos adhesivos (*Parthenocissus tricuspidata*). O bien lo hacen mediante sustancias químicas segregadas por la planta (raíces adherentes, *Ficus pumila* L., Moraceae).

● *No especializados*: las estructuras no abrazan ni se adhieren a los soportes, sino que aumentan la fricción de la planta contra la superficie del sostén, evitando que se deslice y caiga por su propio peso. Como mecanismos pasivos de ascenso también se pueden mencionar la disposición opuesta de las hojas [*Mikania cordifolia* (L.f.) Willd., Asteraceae]; nudos engrosados [*Callaeum psilophyllum* (A. Juss.) D.M. Johnson, Malpighiaceae]; espinas (*Celtis iguanea*); aguijones (*Byttneria urticifolia* K.Schum., Sterculiaceae); pelos rígidos (*Melica sarmentosa* Nees, Poaceae).

De este modo, de acuerdo con la presencia o ausencia de mecanismos especializados de ascenso, las trepadoras se dividen en las siguientes categorías:

Ejemplos	Darwin (1875)	Schenk (1892)	Fitting (1923)	Fitting (1949)	Menninger (1970)	Putz (1982)	Sitte (1994)	Hurrell (2000)
<i>Podranea ricasoliana</i>	[sin categorización]	Semitrepadoras	[sin categorización]	[sin categorización]	Zigzagueantes	Plantas que se expanden y trepadoras por en ganche	[sin categorización]	Plantas escandentes
<i>Ipomoea alba</i>	Plantas enredaderas	Plantas que se enroscan	Plantas volubles	Plantas volubles	Enroscantes	Plantas volubles	Plantas volubles	Plantas escandentes
<i>Anthodon panamense</i>	Plantas enredaderas	Plantas que se enroscan	Plantas volubles	Plantas volubles	Enroscantes	Plantas con ramas volubles	Plantas volubles	Plantas escandentes
<i>Clematis montevidentis</i>	Plantas de hojas trepadoras	[sin categorización]	[sin categorización]	Trepadoras sin órganos especiales	Enroscantes	[sin categorización]	[sin categorización]	Plantas escandentes
<i>Urvillea uniloba</i>	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	[sin categorización]	Trepadoras por zarcillos	Trepadoras zarcillosas	Plantas escandentes
<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Plantas con zarcillos	Adherentes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras zarcillosas	Plantas escandentes
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	Plantas con zarcillos. Plantas con raíces trepadoras	Plantas con zarcillos. Plantas con raíces trepadoras	Plantas con zarcillos. Trepadoras radicales	Plantas con zarcillos. Trepadoras radicales	Enganchadoras. Radicantes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras zarcillosas. Trepadoras radicales	Plantas escandentes
<i>Bougainvillea spectabilis</i>	Plantas con ganchos	Semitrepadoras	Trepadoras por enganche	Trepadoras por enganche	Punzantes	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	Trepadoras desparramadas	Plantas apoyantes
<i>Combretum grandiflorum</i>	Plantas con ganchos	Semitrepadoras	Trepadoras por enganche	Trepadoras por enganche	Enganchadoras	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	Trepadoras desparramadas	Plantas apoyantes
<i>Justicia tweediana</i>	[sin categorización]	Semitrepadoras	[sin categorización]	[sin categorización]	Apoyantes	Plantas que se expanden y trepadoras por enganche	[sin categorización]	Plantas apoyantes
<i>Hedera helix</i>	Plantas con raíces trepadoras	Plantas con raíces trepadoras	Trepadoras radicales	Trepadoras radicales	Adherentes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras radicales	Plantas escandentes
<i>Vanilla</i> sp.	Plantas con raíces trepadoras	Plantas con raíces trepadoras	Trepadoras radicales	Trepadoras sin órganos especiales	Radicantes	Trepadoras radicales y trepadoras por zarcillos adhesivos	Trepadoras radicales	Plantas escandentes

Tabla 1. Comparación de las principales clasificaciones basadas en mecanismos de ascenso. Para mayor detalle de cada ejemplo y categoría ver el texto.

- *Plantas escandentes*: presentan algún mecanismo especializado de ascenso.
- *Plantas apoyantes*: no presentan ningún mecanismo especializado de ascenso.

Ambos tipos pueden presentar, asimismo, diversos mecanismos no especializados.

Según la consistencia de sus tallos pueden ser leñosas o herbáceas. Las plantas escandentes de tallos leñosos se denominan *lianas*, mientras las de tallos herbáceos reciben el nombre de *enredaderas* (10) (Tabla 2).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a Emilio Ulibarri, Daniel Bazzano, Alcides Saenz y Fernando Buet por su valiosa colaboración en los viajes de estudio. Asimismo desean agradecer especialmente a Daniel Bazzano por el meticuloso trabajo de registro fotográfico y a Alcides Saenz por los invaluable intercambios de ideas sobre el tema y por la lectura crítica del manuscrito.

<i>Plantas trepadoras</i>	presencia-ausencia de mecanismo especializado de ascenso	<i>Escandentes</i>	<i>Lianas</i>
			<i>Enredaderas</i>
		<i>Apoyantes</i>	

Tabla 2. Clasificación propuesta (modificado de Hurrell, 10).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Gentry AH. (1991) The distribution and evolution of climbing plants. En: The biology of vines, Putz FE & Mooney HA (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, RU, pp. 3-52.
2. Putz FE. (1982) The natural history of lianas and their influence on tropical forest dynamics. Faculty of the graduate school of Cornell University, Nueva York, USA.
3. Burnham RJ. (2009) An overview of the fossil record of climbers: bejucos, sogas, trepadoras, lianas, cipós, and vines. *Rev Bras Paleontol*; 12: 149-160.
4. Kerp H, Krings M. (1998) Climbing and scrambling growth habits: common life strategies among Late Carboniferous seed ferns. *Comptes Rendus Acad Sci; Ser 2A* 326: 583-588.
5. Krings M, Kerp H, Taylor TN, Taylor EL. (2001) Reconstruction of *Pseudomariopteris busquetti*, a vine-like Late Carboniferous-Early Permian pteridosperm. *Amer J Bot*; 88: 767-776.
6. Krings M, Kerp H, Taylor TN, Taylor EL. (2003) How paleozoic vines and lianas got off the ground: on scrambling and climbing Carboniferous-Early Permian pteridosperms. *Bot Rev*; 69: 204-224.
7. Li H, Tian B, Taylor EL, Taylor TN. (1994) Foliar anatomy of *Gigantonoclea guizhouensis* (Gigantopteridales) from the Upper Permian of Guizhou Province, China. *Amer J Bot*; 81(6): 678-689.
8. Gianoli E. (2004) Evolution of a climbing habit promotes diversification in flowering plants. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*; 271: 2011-2015.
9. Gallenmüller F, Müller U, Rowe N, Speck T. (2001) The growth form of *Croton pullei* (Euphorbiaceae)- Functional morphology and biomechanics of a neotropical liana. *Plant Biol. (Stuttg)*; 3: 50-61.
10. Hurrell JA. (2000) Introducción. En: Biota Rioplatense V. Plantas trepadoras, nativas y exóticas, Hurrell JA (ed.) (2da. ed.: 2006), Edit. Lola, Buenos Aires, Argentina, pp. 16-25.

11. Araújo GUC, Costa CG. (2007) Anatomia do caule de *Serjania corrugata* Radlk. (Sapindaceae). Acta Bot Bras; 21: 489-497.
12. Putz FE. (2011) Vine ecology. Ecology Info 24 [En línea] <<http://ecology.info/article.aspx?cid=10&id=67>> [Consulta: 10-6-2011].
13. Acevedo-Rodríguez P. (2005) Vines and climbing plants of Puerto Rico and the Virgin Islands. Contr US Natl Herb; 51: 1-483.
14. Nabe-Nielsen J. (2000) Liana Community and Population Ecology in a Neotropical Rain Forest. Ph.D. dissertation submitted to the faculty of Natural Sciences, Aarhus University, Dinamarca.
15. Paul GS, Yavitt JB. (2011) Tropical vine growth and the effects on forest succession: A review of the ecology and management of tropical climbing plants. Bot Rev; 77: 11-30.
16. Salzer J. (2004) Structural and nutritional differences between climbers and their supporting trees in a montane rainforest in South-Ecuador. Dissertation Thesis, Department of Systematic Botany and Ecology, University of Ulm, Alemania.
17. Wright SJ, Calderón O, Hernández A, Paton S. (2004) Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. Ecology; 85: 484-489.
18. Gallenmüller F, Rowe NP, Speck T. (2004) Development and growth form of the neotropical liana *Croton nuntians*: the effect of light and mode of attachment on the biomechanics of the stem. J Plant Growth Regul; 23: 83-97.
19. Isnard S, Rowe NP, Speck T. (2003) Growth habit and mechanical architecture of the sand dune-adapted climber *Clematis flammula* var. *maritima* L. Ann Bot; 91: 407-417.
20. Isnard S, Rowe NP. (2008) The climbing habit in palms: biomechanics of the cirrus and flagellum. Amer J Bot; 95: 1538-1547.
21. Ménard L, McKey D, Rowe N. (2009) Developmental plasticity and biomechanics of treelets and lianas in *Manihot* aff. *quinquepartita* (Euphorbiaceae): a branch-angle climber of French Guiana. Ann Bot; 103: 1249-1259.
22. Rowe N, Isnard S, Speck T. (2004) Diversity of Mechanical Architectures in Climbing Plants: An Evolutionary Perspective. J Plant Growth Regul; 23(2): 108-128.
23. Brandes AF das Neves. (2007) Anatomia do lenho e dendrocronologia de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Mata Atlântica. Dissertação (mestrado) Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/Escola Nacional de Botânica Tropical, Rio de Janeiro, Brasil.
24. Carlquist S. (2007) Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. J Torrey Bot Soc; 134: 301-332.
25. Gutierrez M, San Miguel-Chávez R, Terrazas T. (2009) Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of southwest México. Int J Bot; 5(4): 279-286.
26. Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. (2009) The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). Evol Dev; 11(5): 465-479.
27. Tamaio N, Somner GV. (2010) Development of corded vascular cylinder in *Thinouia restingae* Ferruci & Somner (Sapindaceae: Paullinieae). J Torrey Bot Soc; 137: 319-326.
28. Tamaio N, Joffily A, Alvarenga Braga JM, Rajput KS. (2010) Stem anatomy and pattern of secondary growth in some herbaceous vine species of Menispermaceae. J Torrey Bot Soc; 137: 157-165.
29. Font Quer P. (1993) Diccionario de Botánica. 2 vol., Labor, Barcelona, España.
30. Raunkiaer C. (1905) Types biologiques pour la géographie botanique. Videnskaberne Selskabs Oversigter 1905; 347-438.
31. Raunkiaer C. (1907) Planterigetets Livsformer og deres Betydning for Geografien. Gyldendalske Boghandel-Nordisk Forlag, Oslo, Noruega.
32. Raunkiaer C. (1934) Life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press. Oxford, RU.
33. Duarte M, Aguiar F, Ferreira M, Albuquerque A. (2007) Pode a Vegetação das Galerias Ribeirinhas Reflectir as Perturbações Resultantes da Actividade Humana? Silva Lus; 15(2): 257-276.
34. Panareda JM, Nuet J. (1994) Tipología y cartografía corológica de las plantas vasculares de Montserrat (Cordillera Prelitoral Catalana). Rev Geograf (Barcelona); 27-28: 33-58.
35. Gerasimidis A, Korakis G. (2009) Contribution to the study of the flora of Mount Mitsikeli, NW Greece. Fl Medit; 19: 161-184.
36. Cabrera AL, Dawson G. (1944) La selva marginal de Punta Lara en la ribera argentina del Río de La Plata. Rev Mus La Plata (NS) Bot; 5: 267-382.
37. Warming E. (1919) Dansk Plantevækst. 3. Skovene. 6. Hefte. Bot Tidsskr 35(6).
38. Warming E. (1923) Økologiens Grundformer. Udkast til en systematisk Ordning. D. Kgl. Danske Vidensk. Selk. Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd., 8. Raekke, IV, 2. Copenhagen, Dinamarca.
39. Múlgura ME. (1979) Cuscutaceae. En: Fl. Ilustr. Entre Ríos, Burkart A (ed.). Colecc Ci Inst Nac Tecnol Agropecu; 6(5): 195-203.
40. Dawson G. (1965) Las plantas carnívoras. Eudeba, Buenos Aires, Argentina.
41. Sitte P. (1994) Cap. III: Morfología y anatomía de las plantas vasculares. En: Tratado de botánica de Strasburger, Sitte P, Ziegler H, Ehrendorfer F & Bresinsky A (eds.), Ediciones Omega S.A., Barcelona, España, pp. 166-239.
42. Ellenberg H, Mueller-Dombois D. (1966) A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. Ber Geob Inst ETH Stiftung Rübel, Zürich; 37: 56-73.
43. Margalef R. (1986) Ecología. Omega, Barcelona, España.
44. Cremers G. (1974) Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale, 2. Candollea; 29: 57-110.
45. Richards PW. (1952) The tropical rain forest. An ecological study. Cambridge Univ. Press. Cambridge, RU.
46. Martín SG, Waechter JL, Cabral EL. (2011) Epifitas vasculares en tres especies arbóreas del nordeste argentino. Bol Soc Argent Bot; 46(Supl.): 197-198.
47. Obaton M. (1960) Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. Ann Sci Nat, Bot Biol Veg; sér 12: 1-220.
48. Gentry AH. (1985) An ecotaxonomic survey of Panamanian lianas. En: Historia natural de Panamá, D'Arcy WG & Correa M (eds.), Missouri Bot. Garden, St. Louis, USA, pp. 29-42.

49. de la Sota ER. (1971) El epifitismo y las pteridófitas en Costa Rica (América Central). *Nova Hedwigia*; 21: 401-465.
50. Cabanillas PA, Borniego ML, Sáenz AA, Hurrell JA. (2011) Nueva estrategia de ascenso en plantas trepadoras. *Bol Soc Argent Bot*; 46(Supl.): 215.
51. Hurrell JA, Cabanillas PA, Delucchi G. (2011) *Wisteria sinensis* (Leguminosae) adventicia en la Argentina. Primer registro y mecanismos de expansión. *Rev Mus Argentino Cienc Nat*, ns; 13(2): 125-130.
52. Hurrell JA, Cabanillas PA, Buet Costantino F, Delucchi G. (2012) Bignoniaceae adventicias en la Argentina. Primera cita de *Podranea ricasoliana* y nuevos registros de *Campsis radicans*. *Rev Mus Argentino Cienc Nat*, ns; 14(1) (en prensa).
53. Lindman CAM. (1914) Nagra bidrag till fragan: buske eller träd? K. Vetenskapsakademiens Arsbok, 12 Upsala, Suecia.
54. Farjon A. (2005) A Monograph of Cupressaceae and *Sciadopitys*. Royal Bot Gard, Kew, UK.
55. Hernández Z. (2005) Modelos arquitectónicos en humedales andinos (Andes de Venezuela) Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
56. Du Rietz GE. (1931) Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeogr Suecica*; 3: 1-195.
57. Deginani NB. (2001) Las especies argentinas del género *Passiflora* (Passifloraceae). *Darwiniana* 39(1-2): 43-129.
58. Oliveira NA, Amaral IL. (2005) Aspectos florísticos, fitossociológicos e ecológicos de um sub-bosque de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amaz*; 35(1): 1-16.
59. Cremers G. (1973) Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale, 1. *Candollea* 28: 249-280.
60. Tourn GM, Bartoli A, Tortosa RD. (1991) The morphology and growth of *Gouania ulmifolia* Triana & Planch. (Rhamnaceae): An architectural analysis. *Naturalia Monspelienis* ns; A-7: 666-667.
61. Box EO. (1981) *Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography*. Springer-Verlag, New York, USA.
62. Grubb PJ, Lloyd JR, Pennington TD, Whitmore TC. (1963) A comparison of Montane and Lowland rain forest in Ecuador. I. The forest structure, physiognomy and floristics. *J Ecol*; 51(3): 567-601.
63. Darwin C. (1875) On the movements and habits of climbing plants. *J Linn Soc (Bot)*; 9: 1-118.
64. Palm LH. (1827) Ueber das Winden der Pflanzen: Eine botanisch-physiologische Abhandlung. Löflund et sohn, Stuttgart, Alemania.
65. von Mohl H. (1827) Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. H. Laupp, Tübingen, Alemania.
66. Schenck H. (1892) Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besondern der in Brasilien einheimischen Arten. Beiträge zur Anatomie der Lianen. En *Botanische Mittheilungen aus den Tropen* 5, Schimper AF (ed.), G. Fischer, Jena, Alemania, pp 1-271.
67. Fitting J. (1923) Cap. III: Organografía. En: *Tratado de botánica de Strasburger*, Fitting J, Jost L, Schenk E & Karsten J (eds.), Manuel Marín editor, Barcelona, España, pp. 69-191.
68. Fitting J. (1949) Cap. III: Organografía. En: *Tratado de botánica de Strasburger*, Fitting J, Sierp A, Harder R & Firbas F (eds.), Manuel Marín editor, Buenos Aires, Argentina pp. 67-181.
69. Lebrun J. (1937) Observations sur la morphologie et l'écologie des lianes de la forêt équatoriale du Congo. *Bull Inst Roy Col Belge*; 8(1): 78-87.
70. Menninger EA. (1970) *Flowering vines of the world: an encyclopedia of climbing plants*. Hearthsides Press, New York, USA.
71. Putz FE, Chai P. (1987) Ecological studies of lianas in Lambir National Park, Sarawak, Malaysia. *J Ecol*; 75: 523-531.
72. Hegarty EE, Clifford HT. (1990) Climbing angiosperms in the Australian flora. En: *The Rainforest Legacy*, Werren G & Kershaw P (eds), Australian Government Publishing Service, Canberra, Australia, pp. 105-120.
73. Ferrucci MS, Cáceres Moral SA, Galbany Casals M. (2002) Las plantas trepadoras. En: *Flora del Iberá*, Arbo MM & Tressens SG (eds.) Eudene, Corrientes, Argentina, pp. 111-153.