



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

COMPARACIÓN DE LOS ELEMENTOS CONDUCTORES
(VASOS) DE LA MADERA ENTRE UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO DEL PACÍFICO Y DEL GOLFO DE MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

ALITZEL AGUILAR PEÑA

TUTORA:

DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS
SALGADO



CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX

ENERO DE 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme un espacio propicio para no sólo mi formación académica, si no también recreativa y cultural. Fue dentro del campus C.U. en donde viví y experimenté tantas cosas que cambiaron y marcaron mi vida.

Al coro de la Facultad de Ciencias, también conocido como el coro de Ciencias de la Facultad.

Tantas cosas aprendí de su director y sus integrantes, tantas tonterías que nos daban risa compartimos que simplemente sin ellos mis estudios no hubieran sido lo mismo. Hubieran sido más productivos pero menos felices.

A todas las personas que he conocido en esta etapa de mi vida, sobre todo las que se convirtieron en buenos amigos. Los que conocí antes pero permanecieron durante todo el camino, los que conocí por la carrera y los que conocí en el coro. Todos ellos son los mejores.

A mi tutora por motivarme a culminar mi tesis y apoyarme en todo el proceso.

A mi familia que me ha apoyado hasta este momento y han sido todo lo que cualquiera podría desear.

A mis hermanas que aunque estén lejos sé que siempre serán unas nacas, en donde sea, pero así las quiero.

ÍNDICE

Resumen	6
Introducción	7
Antecedentes.....	8
1. XILEMA.....	8
1.1 Elementos conductores	8
1.2 Embolia en los elementos conductores.....	8
1.3 Parámetros cuantitativos de los elementos conductores.	9
2. BOSQUES TROPICALES CADUCIFOLIOS (BTC).....	10
2.1 Características.	10
2.2 BTC en México.....	11
2.2.1 Clima de los BTC del estudio.....	12
2.3 Anatomía de la madera del BTC en México.....	13
Hipótesis	15
Objetivos.....	15
Materiales y método	16
Mediciones y análisis estadístico.	16
Resultados.....	20
Descripción de los elementos conductores de las especies.	20
Maderas con porosidad difusa.....	20
Maderas con porosidad anular	24
Pruebas t de Welch para dos muestras	28
Pruebas de correlación de Pearson	29
Resultados de los análisis multivariados de correspondencia	32
Comparación entre las características de los vasos de cinco BTC	37
DISCUSIÓN.....	39
1. Comparación entre las diferencias en precipitación y el índice de vulnerabilidad para todos los BTC ...	39
2. Descripción de las características de los elementos traqueales para las localidades de Michoacán y Tamaulipas.....	42
2.1 Comparación entre ambas localidades	42
2.2 En Michoacán	46
2.3 En Tamaulipas.....	46
CONCLUSIONES.....	48
ANEXO. DESCRIPCIÓN DE LOS MÉTODOS ESTADÍSTICOS	49

LITERATURA CITADA.....	52
------------------------	----

FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Mapa de los Bosques Tropicales Caducifolios Neotropicales.....	11
Figura 2. Climatograma de la estación meteorológica Tziritzícuaró, Michoacán.	12
Figura 3. Climatograma de la estación meteorológica La encantada, Tamaulipas.	13
Figura 4. Maderas con porosidad difusa en Michoacán y Tamaulipas.	21
Figura 5. Maderas con porosidad anular en Michoacán.	25
Figura 6. Continuación de las maderas con porosidad anular en Michoacán.	26
Figura 7. Maderas de porosidad anular en Tamaulipas.	27
Figura 8. Distribución espacial de las especies de ambas localidades a partir del análisis de 12 caracteres.	33
Figura 9. Distribución espacial de las especies de Michoacán a partir del análisis de 9 caracteres.	35
Figura 10. Distribución espacial de las especies de Tamaulipas a partir del análisis de 9 caracteres.	37

Cuadro 1. Listado de las especies estudiadas de los BTC procedentes de Tamaulipas y Michoacán; arregladas por familia.	17
---	----

Cuadro 2. Valores promedio con desviación estándar para las especies de Michoacán y Tamaulipas de acuerdo a su porosidad.	22
--	----

Cuadro 3. Valores promedio para todos los parámetros por localidad.	22
--	----

Cuadro 4. Resultados de la prueba de t de Welch al comparar los parámetros promedio entre las localidades.	28
---	----

Cuadro 5. Coeficientes de correlación entre promedio de vasos/mm ² (FV), diámetro de la madera temprana (DVTE), tardía (DVTA), índice de agrupamiento (IA), índice de conductividad relativa (ICR) e índice de vulnerabilidad (IV) por especie para cada localidad sin importar su porosidad y de acuerdo a su porosidad.	30
---	----

Cuadro 6. Resumen de correlaciones significativas encontradas en ambas localidades, en Michoacán y en Tamaulipas.	31
--	----

Cuadro 7. Contribución parcial de la inercia, Chi-cuadrada y valores de coseno cuadrado de los puntos en cada dimensión para las maderas de Michoacán, Tamaulipas y cuatro variables climáticas.....	32
Cuadro 8. Resultados de la fragmentación de la inercia, Chi-cuadrada y valores de coseno cuadrado de los puntos en cada dimensión para las maderas de Michoacán a través del análisis correspondencia.....	34
Cuadro 9. Resultados de la fragmentación de la inercia, Chi-cuadrada y valores de coseno cuadrado de los puntos en cada dimensión para las maderas de Tamaulipas a través del análisis correspondencia.....	36
Cuadro 10. Características abióticas (precipitación y meses secos) y de los vasos para cinco BTC, así como la fuente de donde se tomaron los datos.....	38

RESUMEN

Existen características anatómicas de los elementos conductores del agua (miembros o elementos de vaso) que pueden utilizarse para indagar sobre la eficiencia hidráulica de la planta. Debido a que los Bosques Tropicales Caducifolios (BTC) se caracterizan por tener épocas de sequías muy marcadas, estudios anatómicos de especies pertenecientes a este tipo de vegetación, pueden mostrar importantes adaptaciones relacionadas a la conducción hidráulica. Se estudiaron; tipo de porosidad, diámetro, densidad y agrupamiento de los vasos de la madera y se calcularon los índices de conductividad relativa (ICR) y vulnerabilidad (IV) de 27 especies de un BTC ubicado en la vertiente del Pacífico (Michoacán) y de 21 especies de otro en la vertiente del Golfo de México (Tamaulipas). Se realizaron análisis de correlación entre los atributos de los vasos por BTC y en conjunto; análisis de medias de T con la finalidad de evaluar si existen diferencias significativas para los rasgos de los vasos entre ambos BTC y análisis de ordenación para evaluar la contribución de la precipitación, los meses de sequía y las temperaturas máxima y mínima para explicar la variación de los vasos entre ambas comunidades. También se compararon los resultados para los BTC estudiados con los obtenidos de la literatura para otros BTC (Chamela, El Mamo y El Caimital). En todos los BTC estudiados se observaron valores de IV (índice de vulnerabilidad) que corresponden en su mayoría a maderas mesomórficos. Esto se explica porque muchas especies de este tipo de vegetación son caducifolias y se permiten tener madera con IV altos en la época de lluvias para evitar la cavitación en la época de sequías al tirar sus hojas. Se encontraron diferencias significativas en el diámetro de vasos de la madera temprana, tardía y el ICR entre el BTC de Michoacán y el de Tamaulipas, como el BTC de Michoacán tiene una temporada de lluvias menor al de Tamaulipas, existe una tendencia en las especies del BTC de Michoacán a aumentar su ICR para aprovechar rápidamente el agua. La localidad de Tamaulipas presentó especies con estrategias muy distintas en la localidad, por lo que podría tratarse de una zona de transición.

INTRODUCCIÓN

El movimiento del agua en la planta se realiza principalmente por los elementos conductores (elementos de vaso y traqueidas), las cuales forman parte del tejido conocido como xilema secundario (madera). El estudio de la madera cobra relevancia al ser el agua fundamental para los procesos fisiológicos de la planta. Las características anatómicas de la madera pueden afectar profundamente la eficiencia en la conductividad hidráulica (Reyes-Santamaría et al., 2002) y éstas a su vez pueden ser afectadas por la disponibilidad de agua en el ambiente, aunque también se sabe que algunas características de la madera se deben a la alometría del individuo (Olson et al., 2014; Carrer et al., 2015). De acuerdo a esto es posible realizar estudios cualitativos y cuantitativos de características anatómicas de la madera que arrojen luz sobre las adaptaciones al ambiente en que se encuentran, principalmente las relacionadas con la disponibilidad del agua. Por ejemplo, Carlquist (1977) propone el índice de vulnerabilidad como un parámetro para catalogar la madera como xeromórfica o mesomórfica y relacionarlo con el ambiente donde las especies habitan.

Los bosques tropicales caducifolios (BTC) se encuentran ampliamente distribuidos en América, suelen distinguirse por tener una época de sequía muy marcada que ocasiona la pérdida de hojas, y otra época de lluvia en donde se desarrollan hojas (Dirzo et al., 2011) además de otras estructuras que requieran de estas condiciones para su desarrollo. En México, los BTC representan el 17% del territorio nacional, presentan un alto grado de endemismo (Rzedowski, 1991) y como la mayoría de los BTC, tienen muchas especies arbóreas (Pennington et al., 2006). Estudios anatómicos de la madera a realizarse en este tipo de vegetación podrían reflejar adaptaciones a las condiciones de sequías temporales que deben sufrir las especies. En México son pocos los estudios donde se comparan los atributos de la madera de especies que se distribuyen en diferentes tipos de vegetación, como son el trabajo de Barajas-Morales (1985), quien compara los atributos de la madera de las especies de BTC Chamela, Jalisco con los del bosque tropical lluvioso de Los Tuxtlas, Veracruz; así como los trabajos en el bosque mesófilo de montaña (Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Aguilar-Rodríguez y Castro-Plata, 2006; Aguilar-Alcántara et al., 2014). En este estudio se comparan las características anatómicas de los elementos de vasos, es necesario aclarar que en este estudio se utilizará sin distinción el término vaso y elemento de vaso de acuerdo a la tradición anatómica de usar la palabra “vaso(s)” cuando no se tiene la visión longitudinal (Carlquist, 2001), (densidad de vasos, diámetro de vasos y agrupación de los vasos, así como los índices de conductividad relativa y de vulnerabilidad) de las especies caducifolias de los BTC en Michoacán y en Tamaulipas para conocer si existen diferencias en la conducción hidráulica debido a la gran variabilidad climática de los BTC en México.

ANTECEDENTES

1. XILEMA

1.1 ELEMENTOS CONDUCTORES

Los elementos conductores son las estructuras encargadas de movilizar el agua a través de la planta y son parte del xilema. Estos pueden ser traqueidas o elementos de vaso y en conjunto se les conoce como elementos traqueales. Tanto las traqueidas como los elementos de vasos son células muertas funcionales con características morfológicas optimizadas para la conducción de agua y minerales (Ménard y Pesquet, 2015). Debido a que los elementos de vaso tienen placas de perforación (contrario a las traqueidas) éstas pueden acoplarse una encima de la otra para formar un conducto más largo llamado vaso que provee un eficiente camino de poca resistencia para el movimiento del agua (Taiz y Zeiger, 2006).

1.2 EMBOLIA EN LOS ELEMENTOS CONDUCTORES

La embolia es un problema que puede sufrir el sistema vascular, la cual consiste en la entrada de aire al elemento traqueal provocando la obstrucción de la columna de agua y afectando la conductividad hidráulica del tallo (Tyree y Sperry, 1989). De acuerdo con la teoría de tensión y cohesión, sabemos que la savia ("sap") asciende a través de los elementos traqueales debido al gradiente de potencial del agua ($-\Psi$ MPa) que se genera por la evapotranspiración en las hojas. Este gradiente va desde valores cercanos a 0 MPa en el suelo, hasta valores negativos de -50 MPa en la atmósfera (Tyree y Ewers, 1991; Steudle, 2001). La presión negativa que se genera sobre el agua provoca un estado meta-estable ya que permanece líquida por debajo de su presión de vapor, pero al romperse ocasiona el surgimiento de burbujas de vapor de agua, conocido como cavitación (el cambio de fase repentino de líquido a vapor), esto permite eventualmente la entrada de aire, ocasionando que el elemento traqueal se embolice (Cruiziat et al., 2002), el rompimiento del estado meta-estable de la columna de agua en el sistema vascular es inducido por sequías o por heladas (Lens et al., 2013). En el caso de la cavitación causada por sequías entre más se debilite la columna de agua por falta de la misma es más probable que ocurra la entrada de aire, lo que ocasiona el surgimiento de burbujas de vapor de agua que finalmente inducen el rompimiento del estado meta-estable de la columna de agua, llevando finalmente a que el elemento traqueal se embolice.

La vulnerabilidad de los elementos conductores a embolizarse se relaciona con las

características de las membranas de las punteaduras intervasculares o intertraqueales (Lens et al., 2013) donde, entre menor sea el diámetro del vaso es menos probable que suceda la cavitación; sin embargo, la conductividad hidráulica también disminuye, por lo que para mantener una conductividad hidráulica alta con vasos pequeños, la planta podría compensarlo cambiando algunas características de los elementos conductores como aumentar la cantidad de vasos o desarrollar conductos más largos o conductos con mayor diámetro; sin embargo estas relaciones en la arquitectura hidráulica no son tan claras (Gleason et al., 2016).

1.3 PARÁMETROS CUANTITATIVOS DE LOS ELEMENTOS CONDUCTORES.

Existen algunas características en los elementos conductores que nos ayudan a entender ciertas adaptaciones ambientales relacionadas con la disponibilidad del agua de las especies en un lugar. Según Carlquist (2001) las características anatómicas de la madera en dicotiledóneas relacionadas con la eficiencia y seguridad en la conductividad son las siguientes: diámetro de vasos, largo de los elementos de vaso, número de vasos/mm², anillos de crecimiento, dimorfismo de vasos, vasos fibriformes (que tienen una forma parecida a una fibra o traqueida, o un poco más amplio pero fusiformes), área conductiva, ornamentación helicoidal, punteaduras areoladas, presencia de traqueidas vasicéntricas y presencia de traqueidas vasculares. Por otro lado, estos atributos de los elementos conductores junto con otras características del xilema secundario, como el parénquima axial, radial y las fibras son importantes para hacer inferencias de índole taxonómico (Pace et al., 2014), ecológico (Schreiber et al., 2015), fisiológico (Hajek et al., 2014) y paleobotánico (Wiemann et al., 1998; Martínez-Cabrera et al., 2012; Martínez-Cabrera y Estrada-Ruiz, 2014), entre otros.

Se han desarrollado índices que ayudan a entender la eficiencia hidráulica en las plantas y que utilizan características de los elementos conductores. La conductividad hidráulica es la ecuación Hagen-Poiseuille: $K = r^4\pi/8\eta$; en donde r es el radio del vaso y η es la viscosidad dinámica del líquido (Zimmermann, 1983). Con base en lo anterior, Fahn et al. (1986) proponen estimar la conductividad hidráulica a través de una modificación en la ecuación Hagen-Poiseuille (ver ec. 2 en materiales y métodos). Esta modificación busca aproximarse a la conductividad hidráulica utilizando características cuantificables de los vasos sin necesidad de la experimentación en laboratorio, sin embargo, son pocos estudios los que han utilizado este índice (Reyes-Santamaría et al., 2002; Bacelar et al., 2007; Gonçalves et al., 2007; Gutiérrez et al., 2009; Arbellay et al., 2012).

El índice de vulnerabilidad (IV, ver ec. 3 en materiales y métodos) de Carlquist (1977) es

propuesto como un indicador para saber de forma aproximada si la planta puede soportar la cavitación provocado por sequías y heladas, actualmente existen muchos estudios que utilizan el IV como un indicador eficiente sobre seguridad y redundancia en especies de un determinado grupo taxonómico o a nivel de comunidad (Longui et al., 2012; Sonsin et al., 2012; Apgaua et al., 2015). Carlquist (2001) además propone el índice de agrupamiento (IA, ec.1, ver materiales y métodos), al considerar que un alto grado de agrupamiento se relaciona con ambientes áridos, este índice también se ha utilizado en estudios recientes (Longui et al., 2012; Scholz et al., 2013).

2. BOSQUES TROPICALES CADUCIFOLIOS (BTC).

2.1 CARACTERÍSTICAS.

Los bosques tropicales caducifolios (BTC) se caracterizan principalmente por tener un periodo de sequías, que puede durar de 5 a 6 meses (Pennington et al., 2009), en donde el promedio mensual de precipitación es menor a 100 m m (Maass y Burgos, 2011). Por otro lado el 80% de la precipitación anual ocurre dentro de 5 meses (Maas y Burgos, 2011). Esta periodicidad ocasiona la fenología característica de ausencia de hojas durante los periodos secos y una fisionomía verde (“evergreen”) durante los periodos lluviosos (Dirzo et al., 2011). Los BTC suelen estar dominados por especies arbóreas, aunque las especies suculentas y espinosas también son comunes, se distinguen de las sabanas por no estar dominados por una carpeta de pastos tolerante a incendios (Pennington, 2006).

Los BTC Neotropicales, conocidos en inglés como “tropical deciduous forest”, pueden encontrarse desde el norte de México hasta el norte de Argentina y suroeste de Brasil (Figura 1), con distribuciones variadas, que van desde extensas a solo manchones (Linares-Palomino et al., 2011).

Existen algunas similitudes entre los BTC Neotropicales, que según Pennington et al. (2009) son las siguientes:

1. Fabaceae (Leguminosae) es la familia con mayor riqueza de especies en este tipo de vegetación, con excepción del Caribe y Florida donde las Myrtaceae predominan.
1. La familia Cactaceae usualmente además de ser común se encuentra dentro de las familias más ricas en especies.
2. Presencia abundante de las familias Capparidaceae (Capparaceae), Zygophyllaceae (especialmente en Centro América) y Bombacaceae (Malvaceae).

Con respecto a la diversidad de los BTC Linares-Palomino et al. (2011) confirma baja similitud

florística entre estos, ellos piensan que se debe a la reciente falta de continuidad y de dispersión entre los diferentes BTC.

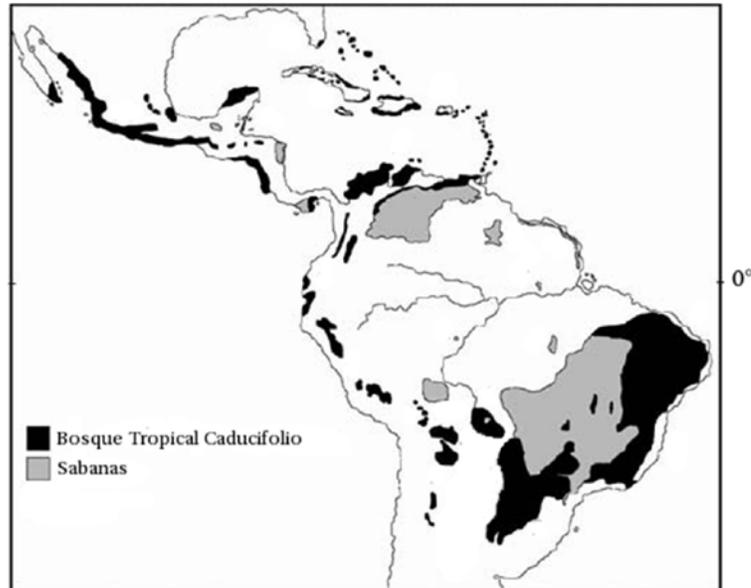


Figura 1. Mapa de los Bosques Tropicales Caducifolios Neotropicales. Modificado de Pennington et al. (2009).

2.2 BTC EN MÉXICO.

En México los BTC tienen una distribución geográfica más extensa hacia la vertiente del Pacífico, ubicada desde el sur de Sonora y el sureste de Chihuahua hasta Chiapas, mientras que en la vertiente del Atlántico hay por lo menos tres manchones aislados: 1) en el sur de Tamaulipas, sureste de San Luis Potosí, extremo norte de Veracruz y extremo noreste de Querétaro, comprendiendo una parte de “La Huasteca”; 2) en el centro de Veracruz, en un área situada entre Nautla, Alvarado, Jalapa y Tierra Blanca, sin llegar a ninguna de estas poblaciones, pero incluyendo las inmediaciones del puerto de Veracruz y 3) en la parte norte de la península de Yucatán, ocupando la mayor parte del estado de Yucatán y una fracción del estado de Campeche (Rzedowski, 2006).

Trejo y Dirzo (2002) realizaron un estudio sobre los BTC de México utilizando 20 localidades que ellos consideraron representativas para este tipo de vegetación. Encontraron que existe una gran diversidad climática (en precipitación mensual y anual, potencial de evapotranspiración y altitud) y que se encuentran presentes dentro de un amplio intervalo latitudinal (16° a $27^{\circ} 15'$), lo

cual es inusual para otros ecosistemas tropicales o para otros BTC en países tropicales. Otro resultado encontrado en dicho estudio es que los BTC mexicanos no comparten muchas especies entre ellos. Para los BTC de México, aunque también es conspicuo en los desiertos del noroeste y del centro, el género *Bursera* se encuentra abundantemente representado y corresponde a uno de los componentes más diversos (Rzedowski, 2006).

2.2.1 Clima de los BTC del estudio

El BTC estudiado en Michoacán se encuentra cerca de la Estación Tziritzícuaro (19° 03' N y 101° 59' S) a una altitud de 213 m s.n.m, presenta un clima seco cálido con régimen de lluvias de verano, con canícula, presenta una temperatura media anual de 27.1 °C, la precipitación media anual es de 755.4 mm, de los cuales el 82% se concentra entre los meses de junio a septiembre, con una marcada estación seca que va de octubre a mayo (Méndez-Toribio et al., 2014).

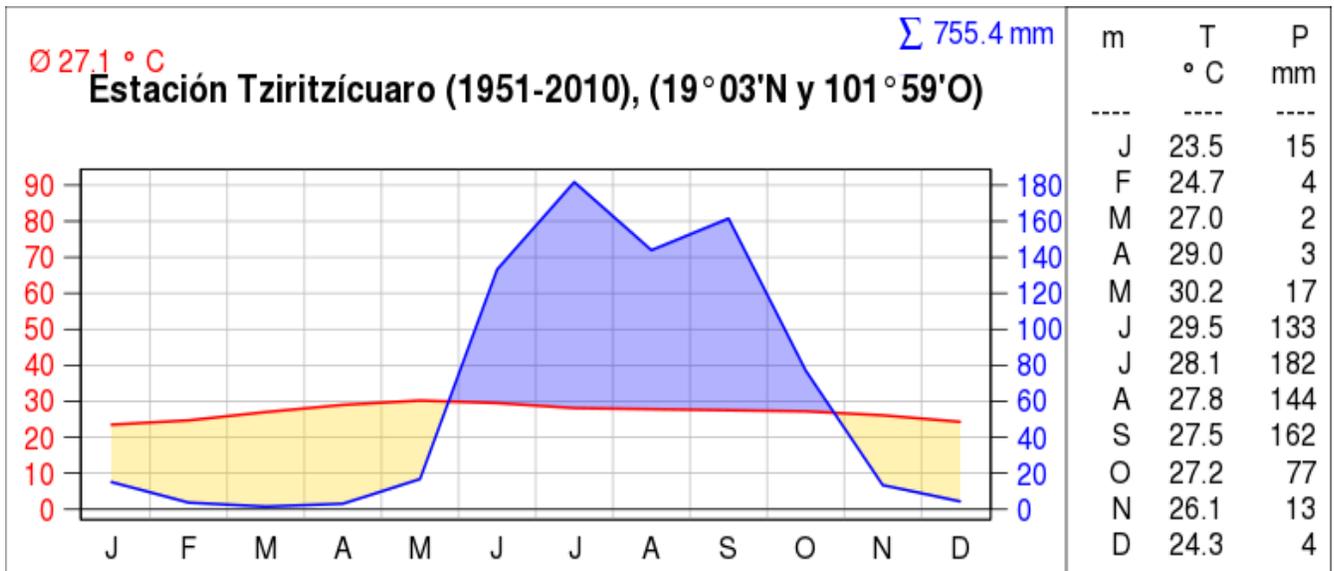


Figura 2. Climatograma de la estación meteorológica Tziritzícuaro, Michoacán. Datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional (smn.cna.gob.mx/es/).

El BTC de Tamaulipas presenta un clima del tipo semicálido subhúmedo con lluvias de verano, la temperatura media anual es de 23.1°C, la precipitación media anual es de 914.5 mm y se encuentra a una altitud de 360 m s.n.m. En la estación La encantada (23° 13' N y 99° 04' O) el 82% de lluvias se concentra en los meses de mayo a octubre.

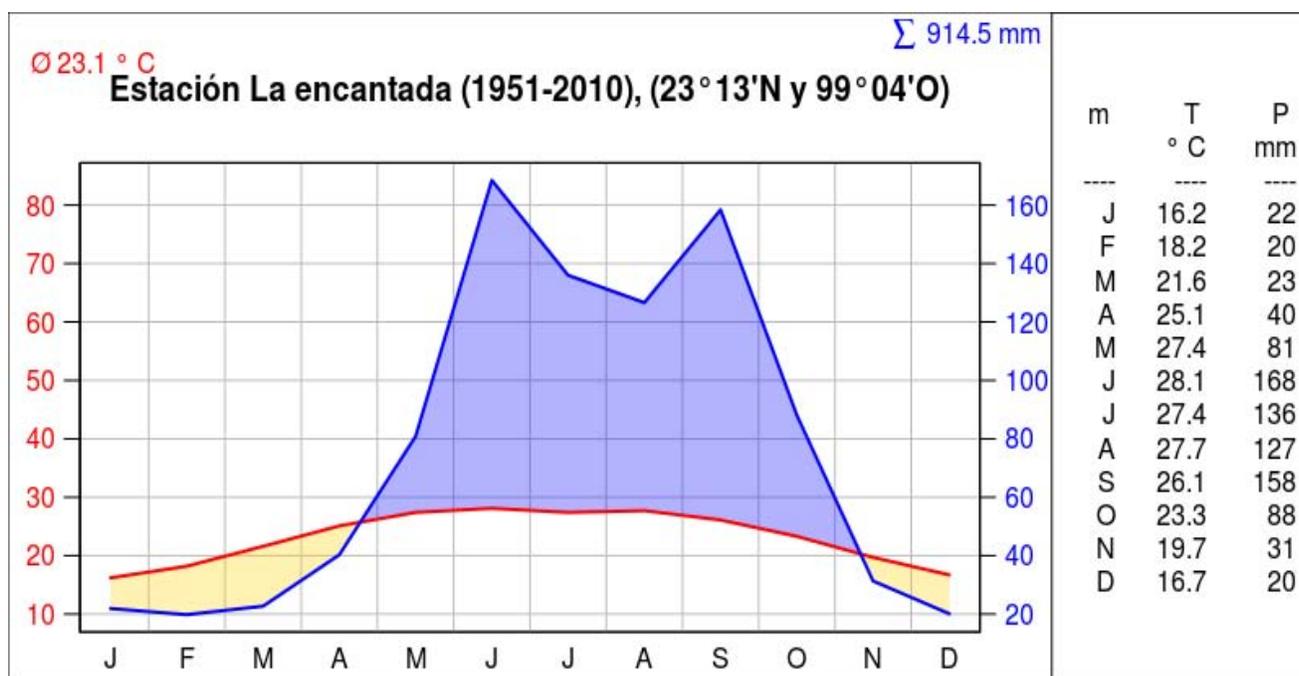


Figura 3. Climatograma de la estación meteorológica La encantada, Tamaulipas. Datos obtenidos del Servicio Meteorológico Nacional (smn.cna.gob.mx/es/).

2.3 ANATOMÍA DE LA MADERA DEL BTC EN MÉXICO

Existen pocos estudios que hayan descrito la anatomía de la madera de las especies que componen el BTC en México. En el trabajo de Barajas-Morales y León-Gómez (1989) describen la madera de 72 especies del BTC de Chamela, Jalisco, el de Quintanar-Isaías et al. (2005) describen cuatro especies de un BTC de Morelos y el de Martínez-Ramírez (2015) de 21 especies de un BTC de Tamaulipas.

Sin embargo, también pueden encontrarse descripciones anatómicas de especies presentes en los BTC aunque los trabajos no hablen de este tipo de vegetación, por ejemplo, en el trabajo de Rebollar-Domínguez et al. (1997) describen ocho especies de la selva mediana subperennifolia de Quintana Roo; una de estas especies (*Coccoloba acapulcensis* Standl.) también se encuentran dentro del BTC de Michoacán en este estudio. Otro ejemplo es el trabajo de Abundiz-Bonilla et al. (2004) en el que describen 43 especies del matorral xerófilo de Tehuacán, Puebla, tres de ellas también están presentes en el BTC de Michoacán (*Bursera copallifera* (Sessé & Moc. Ex D.C.) Bullock, *Cyrtocarpa procera* Kunth y *Euphorbia schlechtdalli* Boiss.), además de varias especies para el BTC de Tamaulipas. En el trabajo de Roig et al. (2005) describen 52 especies del noroeste de la península de Yucatán, en donde dos especies (*Apoplanesia paniculata* C.Presl y *Spondias purpurea* L.) también pertenecen al BTC de Michoacán.

Otras descripciones de la anatomía de la madera para especies presentes en los BTC se

encuentran en trabajos taxonómicos como el de Gasson et al. (2009) para Leguminosae, Caesalpinoideae, Caesalpinieae. El trabajo de Barajas-Morales (1981) describe la anatomía de la madera de la familia Boraginaceae del oeste de México y el de Pace y Angyalossy (2013) de la familia de las Bignoniaceae. Para estos dos últimos estudios las especies *Cordia elaeagnoides* A.DC. (Boraginaceae), *Crescentia alata* Kunth (Bignoniaceae) y *Handroanthus impertiginosus* (Mart. Ex DC.) Mattos (Bignoniaceae) se encuentran presentes en el BTC de Michoacán.

Los estudios que hacen descripciones a nivel de anatomía de madera se han centrado principalmente para el bosque mesófilo de montaña (Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Aguilar-Alcántara et al., 2014). Aunque también existe el estudio de Barajas-Morales (1985) en donde compara algunos parámetros anatómicos de los vasos de dos bosques tropicales, un bosque tropical húmedo en los Tuxtlas, Veracruz y un BTC en Chamela, Jalisco. El estudio de la anatomía de madera de los BTC en México es importante al servirnos como una herramienta para encontrar características en común y agrupar a los BTC, pero también para diferenciarlos entre sí. Aunque los dos BTC estudiados compartan tres géneros (*Acacia*, *Caesalpinia* y *Randia*) y ninguna especie, lo cual también se debe al ya mencionado bajo número de especies compartidas, por lo que esta comparación anatómica de las maderas de especies caducifolias está más enfocada a la similitud ecológica en los BTC. Además, el estudio de las características de los elementos conductores en una vegetación con marcada época de sequía podría reflejar algunas adaptaciones en este nivel.

HIPÓTESIS

- Debido a la gran diversidad climática y florística de los BTC de México encontraremos diferencias en las características de los vasos (número de vasos/mm², diámetro de los vasos de la madera temprana y tardía, índice de agrupación, índice de conductividad relativa e índice de vulnerabilidad) entre los BTC de Michoacán y Tamaulipas.

OBJETIVOS

General

- Comparar características de los vasos de la madera de un bosque tropical caducifolio del Pacífico y del Golfo de México.

Particulares

- Cuantificar las características de los vasos.
- Evaluar si existen diferencias significativas entre ambos bosques y si éstas se relacionan con las discrepancias en precipitación y temperatura.

MATERIALES Y MÉTODO

Se utilizaron preparaciones permanentes de 48 especies (Cuadro 1), de dos a cinco individuos por especie. La madera fue recolectada y descrita por Figueroa (Figueroa y Méndez-Toribio, en prep.) para 27 especies de un bosque tropical caducifolio de Michoacán y por Ramírez-Martínez (2015) para 21 especies de un bosque tropical caducifolio de Tamaulipas.

MEDICIONES Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO.

Para cada individuo, utilizando el corte transversal se hicieron mediciones del diámetro de 25 vasos (haciendo distinción entre madera temprana y tardía si era el caso) por individuo/especie. Además, por individuo/especie se contó el número de vasos/mm², los vasos solitarios y agrupados en 25 campos. Se calculó el porcentaje de agrupación, el índice de agrupamiento (IA) según Carlquist (2001), el cual corresponde al número total de vasos (N_{vasos}) dividido entre el número de grupos de vasos (N_{grupos}) en donde el número total de vasos agrupados es la suma de vasos solitarios más el número de vasos en cúmulo y radialmente agrupados, y en donde un vaso solitario cuenta como un grupo (ver ec. 1). Además, se calculó el índice de conductividad relativa según Fahn et al. (1986) a través de la ecuación Hagen-Poiseuille modificada (ver ec. 2) donde ICR es el Índice de Conductividad Relativa, r es el radio del vaso y FV es la frecuencia de los vasos o el número de vasos/mm². Así mismo también se calculó el IV de Carlquist (1977) utilizando el diámetro de vasos (DVTE, μm) y el número de vasos/mm² (FV) (ver ec. 3).

$$\text{Índice de agrupamiento (IA)} = N_{\text{vasos}}/N_{\text{grupos}} \quad (\text{ec. 1})$$

$$\text{Índice de conductividad relativa (ICR)} = r^4 FV \quad (\text{ec. 2})$$

$$\text{Índice de vulnerabilidad (IV)} = DV/FV \quad (\text{ec. 3})$$

Cuadro 1. Listado de las especies estudiadas del BTC procedentes de Los Ébanos municipio de Casas y El Aracate municipio de Soto La Marina, Tamaulipas y del Ejido Tziritzicuaro, municipio La Huacana, Michoacán; arregladas por familia. Los ejemplares de respaldo se encuentran depositados en UAT (Universidad Autónoma de Tamaulipas) para las especies de Tamaulipas y para Michoacán en el Herbario IEB y MEXU.

Familia	Especie	Colector y número
Tamaulipas		
Boraginaceae	<i>Cordia boissieri</i> A. DC.	MA1987
	<i>Ehretia anacua</i> (Terán & Berland.) I.M. Johnst.	MA2001
Cannabaceae	<i>Celtis</i> sp.	MA1989
	<i>Celtis laevigata</i> Willd.	MA1988
	<i>Celtis pallida</i> Torr.	MA1990
Cactaceae	<i>Parkinsonia aculeata</i> L.	MA2002
Celastraceae	<i>Wimmeria concolor</i> Schltld. & Cham.	MA1994
Fabaceae	<i>Acacia berlandieri</i> Benth	MA1991
	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	MA2003
	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	MA2001
	<i>Caesalpinia mexicana</i> A. Gray	MA2018
	<i>Ebenopsis ebano</i> (Berland.) Barneby & J.W. Grimes	MA1986
	<i>Harpalyce arborescens</i> A.Gray	MA1992
	<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC	MA1985
Lauraceae	<i>Ocotea tampicensis</i> (Meisn.) Hemsl.	MA2010
Malvaceae	<i>Robinsonella discolor</i> Rose & Baker f. ex Rose	MA2004
Myrtaceae	<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) Mc Vaugh	MA2011
Putranjivaceae	<i>Drypetes lateriflora</i> (Sw.) Krug & Urb.	MA2021
Rubiaceae	<i>Randia</i> L. sp.	MA1984
Rutaceae	<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill.	MA2021
	<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	MA2012
Michoacán		
Anacardiaceae	<i>Amhipterygium adstringens</i> (Schltld.) Standl.	M-50
	<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	M-101
	<i>Spondias purpurea</i> L.	I-6072
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i> L.	M-154
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i> Kunth	M-213, M-363
	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. Ex DC.) Mattos	M-492
Boraginaceae	<i>Cordia elaeagnoides</i> A.DC.	M-42, <u>I-6058</u>
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i> (Sessé & Moc. Ex DC.) Bullock	M-115
	<i>Bursera coyucensis</i> Bullock	M-179, M-258
	<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	M-121, M-260
Capparaceae	<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	M-151, M-679

Combretaceae	<i>Combretum</i> sp. Kunth	C-100, C-120, M-410
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtdallii</i> Boiss.	M-114
	<i>Manihot tomatopylla</i> Standl.	M-705
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i> Wild.	M-310
	<i>Acacia picachensis</i> Brandegeee	C-223
	<i>Acacia</i> sp.	
	<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	M-337, M-687
	<i>Caesalpinia platyloba</i> S.Watson	M-144
	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw.	M-421
	<i>Haematoxylum brasiletto</i> H.Karst.	M-8
	<i>Lysiloma tergeminum</i> Benth.	M-481
	<i>Lysiloma</i> sp.	
Malvaceae	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	M-148
Polygonaceae	<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	M-712
Rubiaceae	<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. Ex DC.) Bullock	M-776
	<i>Randia nelsonii</i> Greenm	M-84

Para hacer la comparación con otros BTC también se utilizaron los datos para las especies estudiadas por Barajas-Morales y León-Gómez (1989) de C hamela, México, los de León-Hernández (2005) del Caimital, Venezuela y los de Lindorf (1994) del Mamo, Venezuela. A partir de los promedios por especie de DV y FV sacados del trabajo de Barajas-Morales y León-Gómez (1989) se calcularon los IV del BTC de Chamela.

Para los análisis estadísticos (ver anexo 1) se utilizaron los promedios/especie. Se hizo distinción entre las especies por localidad y las especies de acuerdo a la porosidad de su madera (anular o difusa), por lo que se comparó por localidad (ambas, Michoacán y Tamaulipas) sin importar su porosidad y de acuerdo a su porosidad. Para distinguir entre porosidad anular y difusa en este trabajo, primero se separó a las especies con distinguible anillo de crecimiento, después se seleccionaron las especies en donde la madera tardía fuera reconocible para todos los individuos/especies. Finalmente, a través de la medición del diámetro de los vasos de la madera temprana y los vasos de la madera tardía se comparó la proporción del diámetro promedio de los vasos de la madera temprana (DVTE) entre los vasos de la madera tardía (DVTA) para cada especie con porosidad anular: de esta manera saber cuántas veces equivale el diámetro de la madera tardía al de la temprana y ayudar a reconocer algún patrón en las maderas con porosidad anular. El análisis estadístico de correlación de Pearson y la prueba de t de Welch para dos muestras independientes con varianzas no homogéneas se realizaron por medio del programa

estadístico R-Rstudio (R Core Team, 2016) con los parámetros en default ($p < 0.05$). Además, se realizaron tres análisis de correspondencia (SAS, ver 9.3 2008). Dos de ellos para identificar los atributos que mejor explican la variación de los elementos conductores para cada conjunto de las especies por localidad y un tercer análisis donde además de los rasgos anatómicos se incluyeron las variables precipitación, temperatura máxima, temperatura mínima y meses de sequía, para identificar cuál de estas variables abióticas explica mejor la variación de la madera de ambas localidades.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LOS ELEMENTOS CONDUCTORES DE LAS ESPECIES.

MADERAS CON POROSIDAD DIFUSA

Las especies con maderas de porosidad difusa fueron 20; 10 de Michoacán y 10 de Tamaulipas (Figura 4). Las especies de Michoacán presentaron valores más altos que las de Tamaulipas para el promedio de todos los parámetros. Además, las especies de Michoacán mostraron mayor variación por individuo en el número de vasos/mm², al igual que para el diámetro de los vasos la madera temprana y los vasos de la madera tardía ya que la desviación estándar de estos parámetros fue más grande que la de Tamaulipas (Cuadro 2). Las especies con menor agrupación de vasos, de acuerdo al IA, fueron *Forchammeria pallida* (Michoacán) con 1.03 y *Celtis laevigata* (Tamaulipas) con 1.09 (Cuadro 3), en ambos casos es notable la presencia de traqueidas vasicéntricas. En cambio, las especies con mayor agrupación fueron *Ehretia anacua* (Tamaulipas) con 2.41 y para *Manihot tomatophylla* (Michoacán) con 2.38 (Cuadro 3). El promedio de los IA de Michoacán y de Tamaulipas son parecidos (Cuadro 2), en cambio el ICR de Michoacán en promedio es más de 5 veces mayor que el promedio de Tamaulipas (Cuadro 2). Los valores de Michoacán del ICR ($\mu\text{m}^4 \times 10^6$) van desde 22.34 (*F. pallida*) hasta 511.24 (*Spondias purpurea*), y en Tamaulipas van desde 5.25 (*Esenbeckia berlandieri*) hasta 109.97 (*Ebenopsis ebano*). En el caso del IV las especies de Michoacán presentaron valores más de 3 veces mayor que los valores para las especies de Tamaulipas (Cuadro 2), el valor más alto en Michoacán fue de 82.92 (*Manihot tomatophylla*) y el más bajo de 0.07 de (*Randia nelsonii*), para Tamaulipas el valor más alto fue de 7.97 (*Celtis laevigata*) y el más bajo 0.52 (*Robinsonella discolor*) (Cuadro 3).



Figura 4. Maderas con porosidad difusa en Michoacán (A–J) y Tamaulipas (K–T). En donde: A) *Spondias purpurea*, B) *Plumeria rubra*, C) *Handroanthus impetiginosus*, D) *Forchhammeria pallida*, E) *Euphorbia schlechtendalli*, F) *Manihot tomatophylla*, G) *Caesalpinia platyloba*, H) *Haematoxylum brasiletto*, I) *Heliocarpus pallidus*, J) *Randia nelsonii*, K) *Celtis laevigata*, L) *Celtis pallida*, M) *Celtis* sp., N) *Ebenopsis ebano*, O) *Harpalyce arborescens*, P) *Robinsonella discolor*, Q) *Myrcianthes fragans*, R) *Randia* sp., S) *Esenbeckia berlandieri* y T) *Zanthoxylum fagara*.

Cuadro 2. Valores promedio con desviación estándar para las especies de Michoacán y Tamaulipas de acuerdo a su porosidad.

	Número de especies	FV (mm ⁻²)	DVTE (µm)	DVTA (µm)	IA	ICR (µm ⁴ x 10 ⁶)	IV
MICHOACÁN							
Difusas	10	73 ± 135	84.57 ± 32.68	-	1.71	169.59	11.83
Anulares	17	56 ± 76	100.46 ± 34.54	49.89 ± 17.24	1.66	411.17	3.70
TAMAULIPAS							
Difusas	10	31 ± 19	60.35 ± 17.04	-	1.69	37.31	3.21
Anulares	11	16 ± 14	70.21 ± 17.58	37.55 ± 7.44	1.79	30.34	7.167

Cuadro 3. Valores promedio para todos los parámetros por localidad. FV = número de vasos/mm²; DVTE = diámetro de vasos de la madera temprana; DVTA = diámetro de vasos de la madera tardía; Solt. = porcentaje de vasos solitarios; Agr. = porcentaje de vasos agrupados; IA = índice de agrupación; ICR = índice de conductividad relativa e IV = índice de vulnerabilidad.

Familia	Especie	FV (mm ⁻²)	DVTE (µm)	DVTA (µm)	Solt. (%)	Agr. (%)	IA	ICR (µm ⁴ x 10 ⁶)	IV	DVTE/DVTA
MADERAS ANULARES										
MICHOACÁN										
Anacardiaceae	<i>Amphipterygium adstringens</i>	34±6	124±18	55±15	80	20	1.31	590.23	3.66	2.27
	<i>Cyrtocarpa procera</i>	42±5	86±18	43±19	62	38	1.58	190.86	2.04	2.01
Bignoniaceae	<i>Crescentia alata</i>	52±22	56± 16	32±10	62	38	1.56	47.75	1.20	1.78
Boraginaceae	<i>Cordia elaeagnoides</i>	16±4	143±50	51±18	77	23	1.35	735.22	9.29	2.81
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i>	36±6	98 ± 20	54±15	70	30	1.56	255.68	2.83	1.8
	<i>Bursera coyucensis</i>	37±5	82±15	58±22	64	36	1.68	119.99	2.25	1.42
	<i>Bursera fagaroides</i>	49±6	75±16	48±16	50	50	1.81	123.82	1.52	1.52
Combretaceae	<i>Combretum sp.</i>	29±5	160±39	44±10	78	22	1.30	1655	5.65	3.65
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i>	15±5	162±36	75±37	66	34	1.73	760.51	12.40	2.15
	<i>Acacia picachensis</i>	24±9	127±16	101±19	78	22	1.45	458.65	6.10	1.26
	<i>Acacia sp</i>	45±9	97±28	33±12	55	45	2.20	389.84	2.26	2.92
	<i>Apoplanesia paniculata</i>	82±18	89±10	36±11	44	56	1.98	347.75	1.13	2.45
	<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	56±13	75±16	48±14	39	61	2.22	139.19	1.39	1.55
	<i>Lysiloma tergeminum</i>	29±4	104±35	44±15	63	37	1.66	355.94	3.69	2.38
	<i>Lysiloma sp.</i>	34±11	114±48	50±14	70	30	1.59	705.48	3.76	2.29
Polygonaceae	<i>Coccoloba acapulcensis</i>	24±5	80±19	47±14	26	74	2.05	75.98	3.57	1.71
Rubiaceae	<i>Hintonia latiflora</i>	345±39	36±4	28±5	87	13	1.21	37.66	0.1	1.26
TAMAULIPAS										
Boraginaceae	<i>Cordia boissieri</i>	11 4	62±10	38±9	38	62	2.10	11.75	6.37	1.64
	<i>Ehretia anacua</i>	11±3	88±13	53±13	47	53	2.41	47.57	8.24	1.67

Familia	Especie	FV (mm ⁻²)	DVTE (µm)	DVTA (µm)	Solt. (%)	Agr. (%)	IA	ICR (µm ⁴ x 10 ⁶)	IV	DVTE/ DVTA
Celastraceae	<i>Wimmeria concolor</i>	58±9	38±5	27±6	81	19	1.15	8.53	0.68	1.4
Fabaceae	<i>Acacia berlandieri</i>	8±2	67±13	30±9	80	20	1.39	12.97	8.32	2.23
	<i>Acacia farnesiana</i>	10±2	92±37	33±14	61	39	1.69	92.51	9.84	2.76
	<i>Bauhinia divaricata</i>	20±4	62±9	39±11	54	46	1.68	21.13	3.26	1.62
	<i>Caesalpinia mexicana</i>	9±4	87±22	33±9	66	34	1.63	46.67	10.92	2.6
	<i>Parkinsonia aculeata</i>	8±2	75±20	48±12	52	48	1.93	21.06	10.43	1.55
	<i>Prosopis juliflora</i>	7±3	90±29	37±9	32	68	2.18	48.93	13.98	2.4
Lauraceae	<i>Ocotea tampicensis</i>	19±5	53±6	34±8	62	38	1.60	10.38	2.92	1.53
Putranjivaceae	<i>Drypetes lateriflora</i>	16±4	58±7	39±16	46	54	1.91	12.28	3.88	1.46
MADERAS DIFUSAS										
MICHOACÁN										
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i>	16±4	137±43		65	35	1.42	511.24	9.64	
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i>	30±4	81±15		75	25	1.50	96.51	2.74	
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	85±25	49±10		59	41	1.76	40.28	0.63	
Capparaceae	<i>Forchhammeria pallida</i>	11±5	73±15		98	2	1.03	22.34	8.17	
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	18±3	107±37		60	40	1.78	245.97	6.33	
	<i>Manihot tomatophylla</i>	2±1	125±49		47	53	2.38	60.14	82.92	
Fabaceae	<i>Caesalpinia platyloba</i>	58±13	68±24		53	47	1.74	119.21	1.25	
	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	32±11	76±32		68	32	1.63	138.27	2.74	
Malvaceae	<i>Heliocarpus pallidus</i>	32±15	99±42		33	67	2.31	421.67	3.83	
Rubiaceae	<i>Randia nelsonii</i>	450±114	31±9		67	33	1.62	40.23	0.07	
TAMAULIPAS										
Cannabaceae	<i>Celtis laevigata</i>	10±3	71±11		91	9	1.09	18.73	7.97	
	<i>Celtis pallida</i>	46±7	65±13		35	65	2.19	62.60	1.45	
	<i>Celtis sp.</i>	23±6	73±22		31	69	2.33	66.10	3.30	
Fabaceae	<i>Ebenopsis ebano</i>	16±9	94±25		72	28	1.34	109.97	7.42	
	<i>Harpalyce arborescens</i>	45±13	61±12		22	78	2	42.29	1.52	
Malvaceae	<i>Robinsonella discolor</i>	74±6	38±6		74	26	1.32	10.66	0.52	
Myrtaceae	<i>Myrcianthes fragans</i>	30±8	50±19		43	57	1.66	29.30	1.78	
Rubiaceae	<i>Randia sp.</i>	15±4	64±12		82	18	1.14	18.31	4.58	
Rutaceae	<i>Esenbeckia berlandieri</i>	30±10	39±7		49	51	1.77	5.25	1.41	
	<i>Zanthoxylum faqara</i>	24±6	48±10		26	74	2.05	9.93	2.18	

MADERAS CON POROSIDAD ANULAR

Las maderas con porosidad anular fueron 28 en total; 17 de Michoacán y 11 de Tamaulipas (Figuras 5-7). Los valores de las especies de Michoacán son más altos para casi todos los parámetros excepto para el IA y el IV (Cuadro 2). Los valores del número de vasos/mm² al igual que el diámetro de vasos para la madera temprana y tardía fueron más variables en las especies de Michoacán al comparar la desviación estándar de ambas localidades. Las especies con menor IA fueron *Wimmeria concolor* (Tamaulipas) con 1.15 y *Hintonia latiflora* (Michoacán) con 1.21. Mientras que las especies con los IA más altos fueron *Ehretia anacua* (Tamaulipas) con 2.41 y *Caesalpinia pulcherrima* (Michoacán) con 2.22. Los valores del ICR ($\mu\text{m}^4 \times 10^6$) varían mucho entre localidades, para Michoacán estos van desde 37.66 (*Hintonia latiflora*) hasta 1655 (*Combretum* sp.), mientras que para Tamaulipas los valores van desde 10.38 (*Ocotea tampicensis*) hasta 92.51 (*Acacia farnesiana*). En el caso del IV las especies de Michoacán el valor más bajo es de 0.1 (*Hintonia latiflora*) y el más alto de 12.4 (*Acacia cochliacantha*); para las especies de Tamaulipas el valor más bajo fue de 0.68 (*Wimmeria concolor*) y el más alto 13.98 (*Prosopis juliflora*).

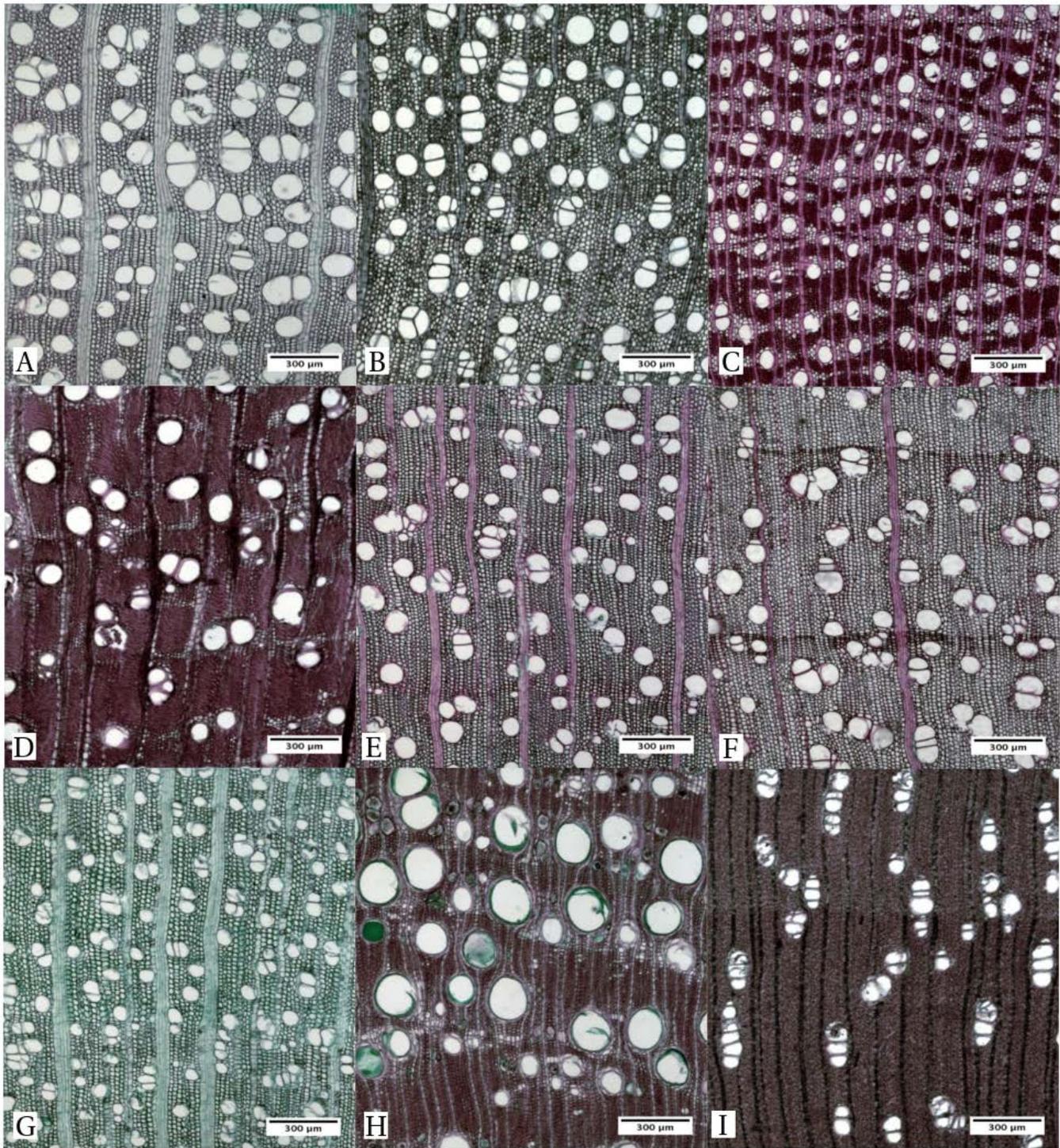


Figura 5. Maderas con porosidad anular en Michoacán, en donde: A) *Amphipterygium adstringens*, B) *Cytocarpa procera*, C) *Crescentia alata*, D) *Cordia elaeagnoides*, E) *Bursera copallifera*, F) *B. coyucensis*, G) *B. fagaroides*, H) *Combretum* sp y I) *Coccoloba acapulcensis*.

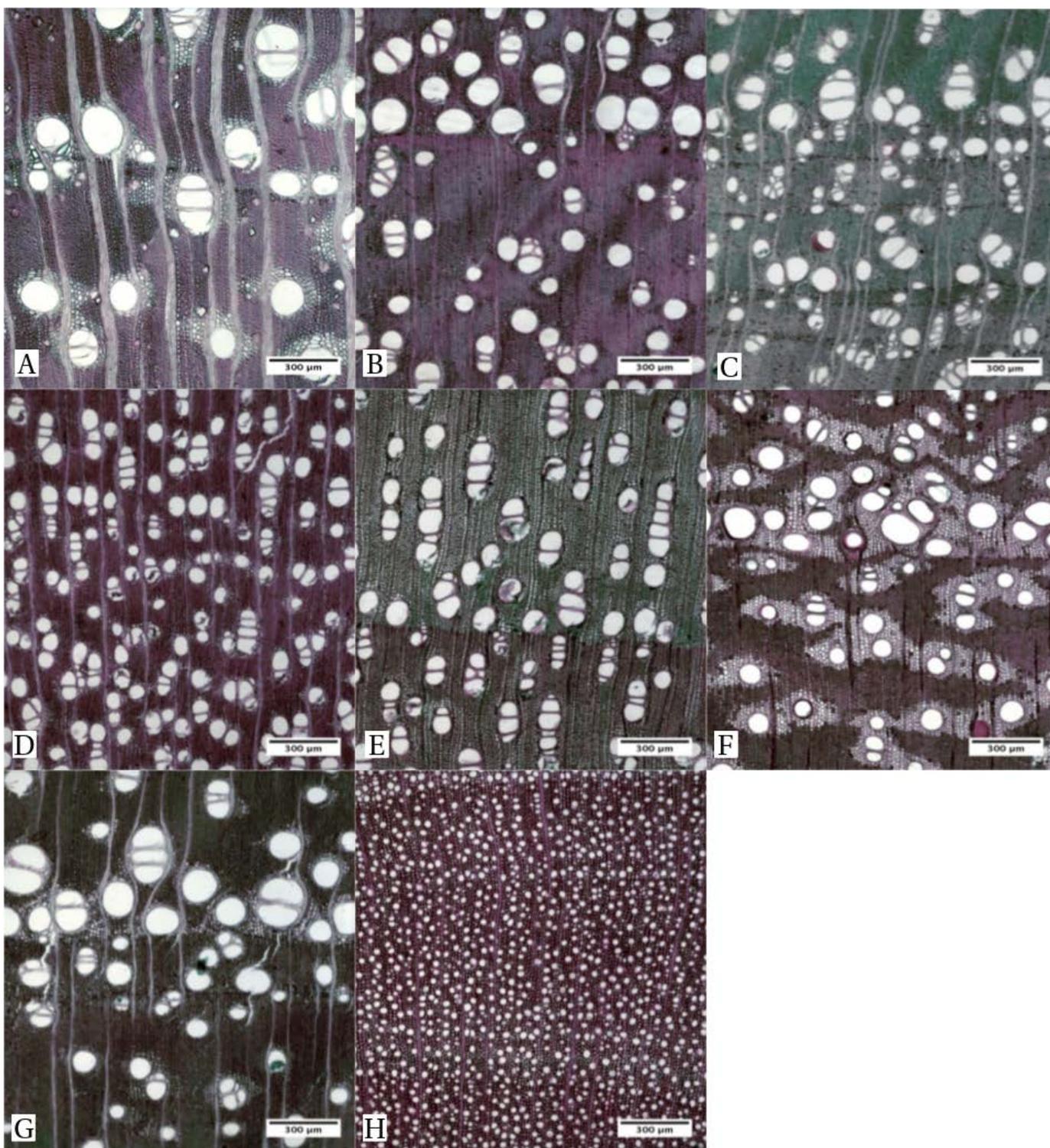


Figura 6. Continuación de las maderas con porosidad anular en Michoacán, en donde: A) *Acacia cochliacantha*, B) *Acacia picachensis*, C) *Acacia* sp., D) *Apoplanesia paniculata*, E) *Caesalpinia pulcherrima*, F) *Lysiloma tergeminum*, G) *Lysiloma* sp. y H) *Hintonia latiflora*.

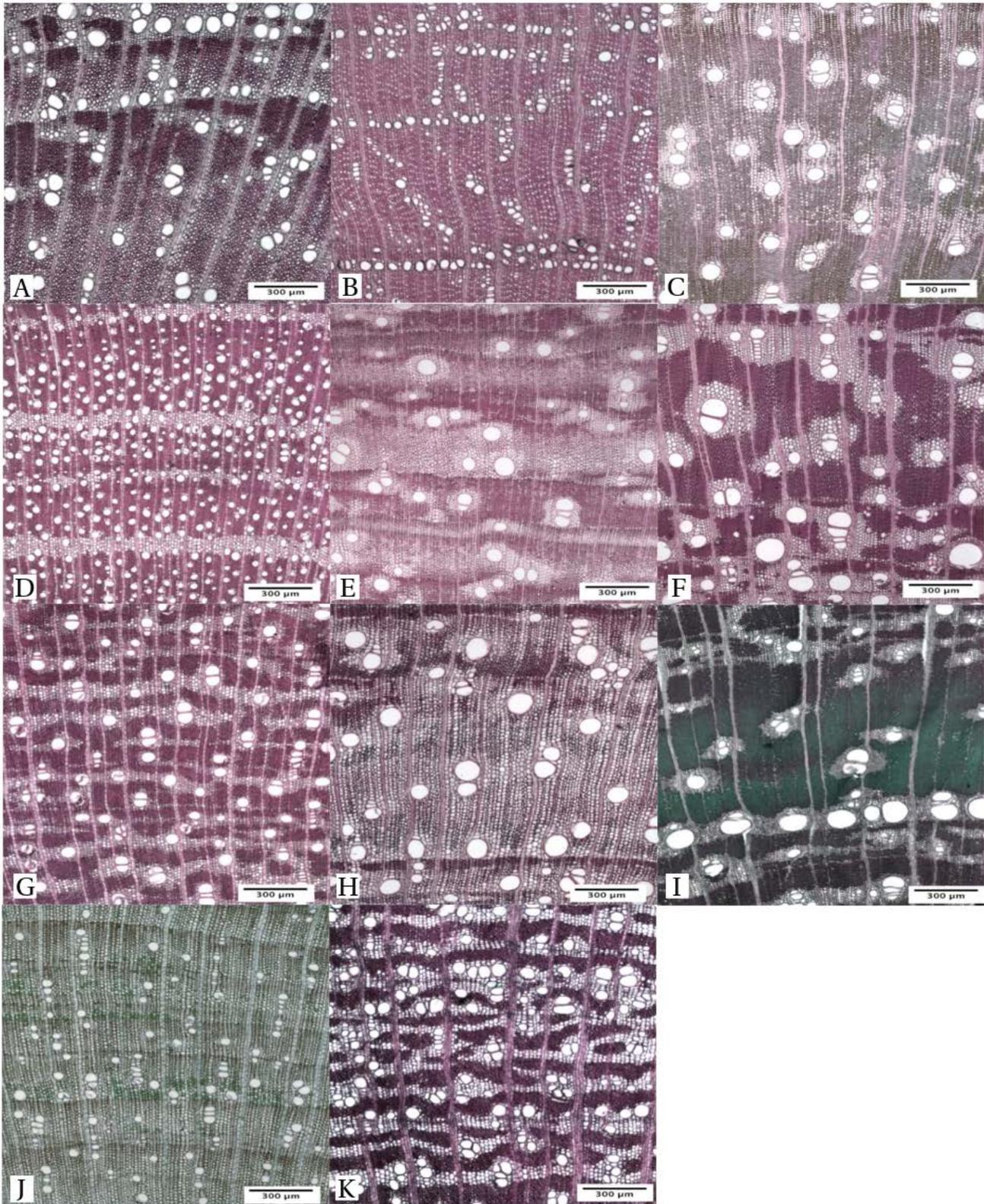


Figura 7. Maderas de porosidad anular en Tamaulipas, en donde: A) *Cordia boissieri*, B) *Ehretia anacua*, C) *Parkinsonia aculeata*, D) *Wimmeria concolor*, E) *Acacia berlandieri*, F) *Acacia farnesiana*, G) *Bauhinia divaricata*, H) *Caesalpinia mexicana*, I) *Prosopis juliflora*, J) *Ocotea tampicensis* y K) *Drypetes lateriflora*.

PRUEBAS T DE WELCH PARA DOS MUESTRAS

Al comparar los valores de las características entre las dos localidades se encontraron diferencias significativas para el ICR y para el diámetro de vasos de la madera temprana y de la madera tardía. Entre las maderas con porosidad anular de ambas localidades hubo diferencias significativas para el diámetro de vasos de madera temprana, el ICR y el IV. Mientras que en el caso de las maderas con porosidad difusa, las diferencias significativas fueron únicamente en el ICR. Al comparar las especies con porosidad difusa y anular dentro de cada localidad no se encontraron diferencias significativas en Michoacán y en el caso de Tamaulipas sólo hubo diferencias significativas para el IV. Los resultados de las pruebas de t de Welch se muestran en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Resultados de la prueba de t de Welch al comparar los parámetros promedio entre las localidades, con una $p < 0.05$.

Parámetro	Michoacán	Tamaulipas	Michoacán	Difusas	Anulares
FV	62 ^a	23 ^a	FV	73 ^a	56 ^a
DVTE	94.58 ^a	65.52 ^b	DVTE	70.21 ^a	100.46 ^a
DVTA	49.89 ^a	37.55 ^b	DVTA	-	46.89
IA	1.68 ^a	1.74 ^a	IA	1.72 ^a	1.66 ^a
ICR	321.69 ^a	33.66 ^b	ICR	169.59 ^a	411.17 ^a
IV	6.70 ^a	5.28 ^a	IV	11.83 ^a	3.70 ^a
Maderas con porosidad anular			Tamaulipas		
FV	56 ^a	16 ^a	FV	31 ^a	16 ^a
DVTE	100.46 ^a	70.21 ^b	DVTE	60.35 ^a	71.21 ^a
DVTA	49.89 ^a	37.55 ^a	DVTA	-	38.37
IA	1.66 ^a	1.79 ^a	IA	1.69 ^a	1.79 ^a
ICR	411.17 ^a	30.34 ^b	ICR	37.31 ^a	30.34 ^a
IV	3.70 ^a	7.17 ^b	IV	3.21 ^a	7.17 ^b
Maderas con porosidad difusa					
FV	73 ^a	31 ^a			
DVTE	84.57 ^a	60.35 ^a			
DVTA	-	-			
IA	1.71 ^a	1.69 ^a			
ICR	169.59 ^a	37.31 ^b			
IV	11.83 ^a	3.21 ^a			

PRUEBAS DE CORRELACIÓN DE PEARSON

En algunas pruebas de correlación se quitaron especies debido a ciertas consideraciones explicadas en el Anexo 1.

En los resultados se observa que sólo cuatro correlaciones fueron significativas para todos los casos (Cuadro 5): DVTE –DVTA, DVTE – ICR, FV – IV y DVTE – IV. En donde sólo para la correlación DVTE – ICR no se hizo remoción de especies (Cuadro 4). En el caso de la correlación DVTE – DVTA se quitaron tres especies de Tamaulipas: *Acacia berlandieri*, *Acacia farnesiana* y *Caesalpinia mexicana*. Para la correlación FV – IV en todos los casos en donde se utilizaban las especies de Michoacán, con excepción del análisis para todas las especies de ambas localidades con madera de porosidad anular, se quitaban las mismas tres especies: *Hintonia latiflora*, *Manihot tomatophylla* y *Randia nelsonii*. En tanto en la correlación DVTE – IV sólo tuvo que quitarse a *Manihot tomatophylla* y solamente fue necesario para los análisis dentro de la localidad de Michoacán. Las correlaciones presentes en la localidad de Michoacán fueron: IA – ICR, FV – ICR, DVTA – IV e IV – ICR. Solamente en la correlación DVTA – IV no se quitaron especies (Cuadro 4). En el caso de la correlación IA – ICR los resultados significativos se observaron cuando se comparó todas las maderas de esta localidad sin importar su porosidad ($0.58, p \leq 0.05$), pero fue necesario remover ocho especies de Michoacán (*Acacia cochliacantha*, *A. picachensis*, *Amphipterygium adstringens*, *Cordia elaeagnoides*, *Combretum* sp., *Manihot tomatophylla*, *Lysiloma* sp. y *Spondias purpurea*). Esta correlación también fue significativa para las maderas de porosidad difusa de Michoacán ($0.81, p \leq 0.05$), para el cual también fue necesario remover dos especies (*Manihot tomatophylla* y *Spondias purpurea*).

La correlación FV – ICR fue significativa al comparar todas las maderas sin su porosidad ($-0.56, p \leq 0.05$) y para las maderas de anular ($-0.65, p \leq 0.05$). Sin embargo fue necesario remover siete especies de Michoacán (*Apoplanesia paniculata*, *Combretum* sp., *Forchammeria pallida*, *Handroanthus impetiginosus*, *Hintonia latiflora*, *Manihot tomatophylla* y *Randia nelsonii*), en donde para las maderas de porosidad anular se quitaron solo tres de las siete especies (*Apoplanesia paniculata*, *Combretum* sp. y *Hintonia latiflora*). La correlación IV – ICR fue significativa en las especies de Michoacán ($0.52; p \leq 0.05$) sin importar su porosidad pero sin tomar en cuenta a *M. tomatophylla*, también fue significativa para las maderas de porosidad anular de esta misma localidad ($0.59; p \leq 0.05$).

Cuadro 5. Coeficientes de correlación entre promedio de vasos/mm² (FV), diámetro de vasos de la madera temprana (DVTE), diámetro de vasos de la madera tardía (DVTA), índice de agrupamiento (IA), índice de conductividad relativa (ICR) e índice de vulnerabilidad (IV) por especie para cada localidad sin importar su porosidad y de acuerdo a su porosidad. En donde en negritas se indican los resultados significativos ($p < 0.05$), con ^a los resultados obtenidos sin ocho especies de Michoacán (*A. cochliacantha*¹, *A. picachensis*², *A. adstringens*³, *C. elaeagnoides*⁴, *Combretum* sp.⁵, *M. tomatophylla*⁶, *Lysiloma* sp.⁷, *S. purpurea*⁸), con ^b sin siete especies de Michoacán (*A. paniculata*⁹, *Combretum* sp.⁵, *F. pallida*¹⁰, *H. impetiginosus*¹¹, *H. latiflora*¹², *M. tomatophylla*⁶, *R. nelsonii*¹³), con ^c sin tres especies de Michoacán (*H. latiflora*¹², *M. tomatophylla*⁶, *R. nelsonii*¹³), con ¹⁴ sin *A. berlandieri*, con ¹⁵ sin *A. farnesiana*, con ¹⁶ sin *C. mexicana* y con ¹⁷ sin *E. ebano*, además se indica la remoción individual de las especies utilizando los superíndices del 1 al 17.

	Ambas					Michoacán					Tamaulipas				
	FV	DVTE	DVTA	IA	ICR	FV	DVTE	DVTA	IA	ICR	FV	DVTE	DVTA	IA	ICR
FV															
DVTE	-0.39					-0.6					-0.67				
DVTA	-0.23	0.61				-0.42	0.54				-0.44	0.76 ^{14,15,16}			
IA	-0.14	-7.6 x 10 ⁶	-0.01			-0.16	-0.05	-0.15			-0.17	0.25	0.82		
ICR	-0.1	0.8	0.40 ²	-0.17		-0.56 ^b	0.79	0.19	0.58 ^a		-0.19	0.76	0.1	0.6 ^{15,17}	
IV	-0.8 ^c	0.35	0.2	0.25	0	-0.77 ^c	0.79 ⁶	0.6	0.35	0.52 ⁶	-0.76	0.83	0.27	0.11	0.36
Difusas															
FV															
DVTE	-0.45					-0.67					-0.56				
DVTA	-	-				-	-				-	-			
IA	-0.03	0.14	-			-0.08	0.29	-			0.2	-0.09	-		
ICR	-0.14	0.73	-	0.14		-0.3	0.68	-	0.81 ^{6,8}		-0.19	0.85	-	0.2	
IV	-0.76 ^{6,13}	0.54	-	0.31	0	-0.83 ^{5,13}	0.8 ⁶	-	0.53	-0.15	-0.76	0.78	-	-0.56	0.39
Anulares															
FV															
DVTE	-0.34					-0.59					-0.74				
DVTA	-0.23	0.61				-0.42	0.54				-0.44	0.76 ^{14,15,16}			
IA	-0.3	-0.11	0.01			-0.27	-0.25	-0.15			-0.61	0.57	0.82		
ICR	-0.08	0.85	0.40 ²	-0.32		-0.65 ^{5,9,12}	0.85	0.19	-0.38		-0.38	0.83	0.1	0.27	
IV	-0.47	0.42	0.2	0.19	0.1	-0.76 ¹²	0.86	0.6	-0.23	0.59	-0.73	0.89	0.27	0.49	0.75 ¹⁴

Cuadro 6. Resumen de correlaciones significativas ($p \leq 0.05$) encontradas en ambas localidades, en Michoacán y en Tamaulipas. En donde: X indica que se encontró correlación significativa, O que no fue significativa, – indica que no tiene resultados por utilizar un atributo sólo presente en maderas anulares y * indica los análisis en donde se quitaron especies.

Correlación	Ambas localidades			Michoacán			Tamaulipas			Signo
	Todas	Difusas	Anulares	Todas	Difusas	Anulares	Todas	Difusas	Anulares	
FV – DVTE	X	O	O	X	X	X	X	O	X	Negativo
DVTE - DVTA	X	-	X	X	-	X	X	-	X*	Positivo
DVTE – ICR	X	X	X	X	X	X	X	X	X	Positivo
FV – IV	X*	X*	X	X*	X*	X*	X	X	X	Negativo
DVTE – IV	X	X	X	X*	X*	X	X	X	X	Positivo
DVTA – ICR	O	-	X	O	-	O	O	-	O	Positivo
IA – ICR	O	O	O	X*	X*	O	X*	O	O	Positivo
DVTA – IA	O	-	O	O	-	O	O	-	X	Positivo
FV – ICR	O	O	O	X*	O	X*	O	O	O	Negativo
DVTA – IV	O	-	O	O	-	X	O	-	O	Positivo
IV – ICR	O	O	O	X*	O	X	O	O	X*	Positivo

Las correlaciones presentes en la localidad de Tamaulipas fueron: IA – ICR, DVTA – IA y IV – ICR. Sólo para la correlación DVTA – IA no se quitaron especies. La correlación IA – ICR como se mencionó antes también se observó en las especies de Michoacán, pero en el caso de Tamaulipas sólo fue significativa cuando se tomó en cuenta todas las maderas sin importar su porosidad (0.60 , $p \leq 0.05$) pero fue necesario remover a *Acacia farnesiana* y a *Ebanopsis ebano*. La correlación IV – ICR, la cual también se mencionó para el caso de Michoacán, sólo fue significativa para las maderas de porosidad anular de Tamaulipas (0.75 ; $p \leq 0.05$) pero quitando del análisis a *A. berlandieri*.

RESULTADOS DE LOS ANÁLISIS MULTIVARIADOS DE CORRESPONDENCIA

El análisis de correspondencia mostró que al analizar las dos localidades en conjunto la Dimensión 1 explica el 71.18% de la variación observada y la Dimensión 2 el 18.43%. En la dimensión 1 las variables que mejor representan esta dimensión son el ICR, la precipitación y la temperatura mínima, los valores de coseno¹ cuadrado para estas tres variables son respectivamente: 0.99, 0.94 y 0.77 (El coseno cuadrado se utiliza para medir la “calidad” entre la variable y la dimensión asociada. Bajos valores de calidad significa que el número de dimensiones actuales no representa bien la columna (renglón) respectivo) en el caso de la dimensión 2 el número de vasos/mm² es el que mejor representa esta dimensión con un valor de coseno cuadrado de 0.93 (Cuadro 7).

La gráfica resultante (Figura 8) muestra como el ICR separa a la mayoría de las especies de Michoacán en el lado positivo del eje x (Dimensión 1) y todas las especies de Tamaulipas se encuentran en el lado negativo. En el caso del eje y (Dimensión 2) el FV claramente separa dos especies de Michoacán (*H. latiflora* y *Randia nelsonii*) poniéndolas en el extremo positivo.

Cuadro 7. Contribución parcial de la inercia, Chi-cuadrada y valores de coseno cuadrado de los puntos en cada dimensión para las maderas de Michoacán, Tamaulipas y cuatro variables climáticas.

	Dimensión 1	Dimensión 2
Valor singular	0.46	0.23
Inercia principal	0.21	0.05
Chi-cuadrada	12390.7	3208.3
Porcentaje explicado	71.18	18.43
FV	0.0538	0.9253
DVTE	0.1743	0.2819
solí	0.11187	0.0387
agrup	0.3020	0.0718
IA	0.4727	0.0742
ICR	0.9913	0.0007
IV	0.0077	0.1487
porosidad	0.3402	0.0167
precipitación	0.9379	0.0382
Meses sequia	0.3276	0.0179
Temperatura máxima	0.5089	0.0059
Temperatura mínima	0.7712	0.0002

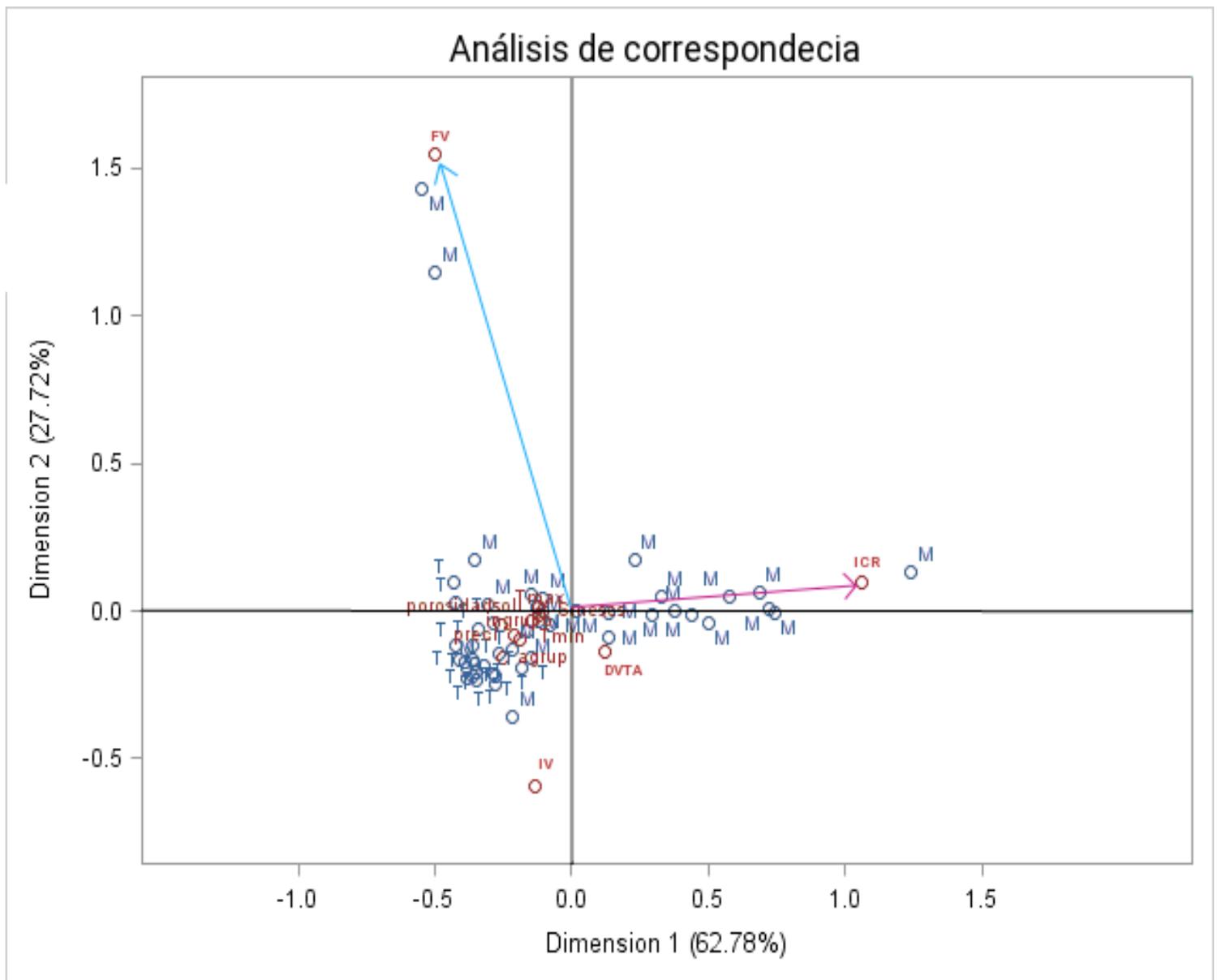


Figura 8. Distribución espacial de las especies de ambas localidades a partir del análisis de 12 caracteres. En donde: M indica los datos de las especies de Michoacán, T de Tamaulipas, el índice de conductividad relativa (ICR) es la Dimensión 1 y el número de vasos/mm² (FV) es la Dimensión 2.

El análisis de correspondencia para la localidad de Michoacán mostró que la dimensión 1 explica el 59.31% de la variación y está mejor representada por el FV y el ICR, estos tienen valores de coseno cuadrado de 0.94 y 0.65, respectivamente (Cuadro 8). La dimensión 2 explica el 26.29% de la variación y se encuentra mejor representada por el diámetro de los vasos de la madera temprana (DVTA) y por el diámetro de vasos de la madera tardía (DVTE), con valores de coseno

cuadrado de 0.83 y 0.81, respectivamente.

Cuadro 8. Resultados de la fragmentación de la inercia, Chi-cuadrada y valores de coseno cuadrado de los puntos en cada dimensión para las maderas de Michoacán a través del análisis correspondencia.

	Dimensión 1	Dimensión 2
Valor singular	0.57	0.38
Inercia principal	0.33	0.15
Chi-cuadrada	5864.76	2599.11
Porcentaje explicado	59.31	26.29
FV	0.9430	0.0496
DVTE	0.0401	0.8070
DVTA	0.0053	0.8311
solí	0.2200	0.2573
agrup	0.0627	0.3365
IA	0.1427	0.5321
ICR	0.6475	0.3367
IV	0.0044	0.5094
porosidad	0.1842	0.5140

Hintonia latiflora y *Randia nelsonii* se separan del resto en la dimensión 1 debido a alto número de vasos (Figura 9). También se puede observar como las especies con maderas de porosidad difusa se agrupan en el lado positivo del eje (Dimensión 2), mientras que las anulares se distribuyen más ampliamente en este eje.

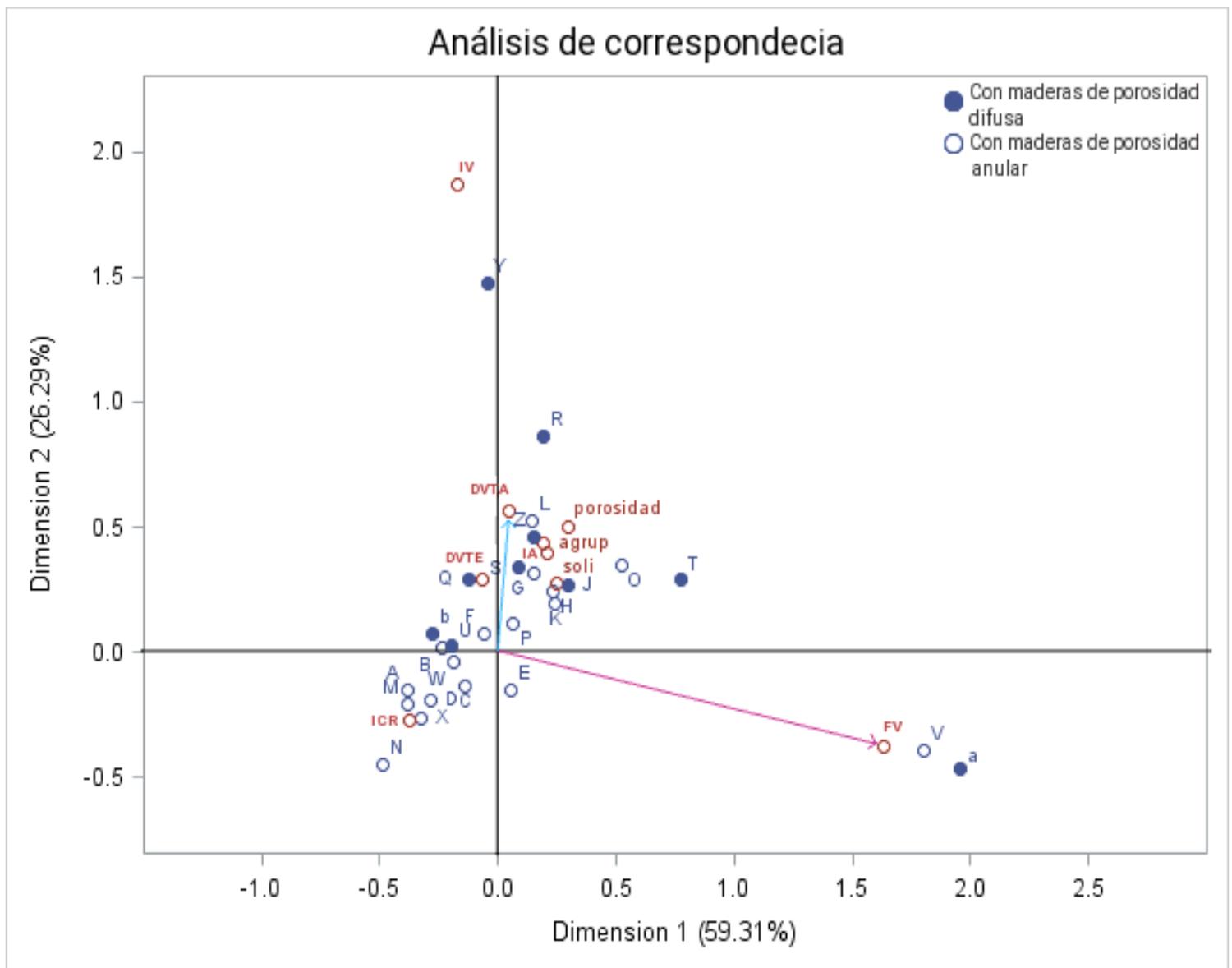


Figura 9 (página anterior). Distribución espacial de las especies de Michoacán a partir del análisis de 9 caracteres. En donde cada letra denota el nombre de una especie: (A) *A. cochliacantha*, (B) *A. picachensis*, (C) *Acacia* sp., (D) *A. adstringens*, (E) *A. paniculata*, (F) *B. copallifera*, (G) *B. coyucensis*, (H) *B. fagaroides*, (J) *C. platyloba*, (K) *C. pulcherrima*, (L) *C. acapulcensis*, (M) *C. elaeagnoides*, (N) *Combretum* sp., (O) *C. alata*, (P) *C. procera*, (Q) *E. schlechtendalli*, (R) *F. pallida*, (S) *H. brasiletto*, (T) *H. impetiginosus*, (U) *H. pallidus*, (V) *H. latiflora*, (W) *L. terginum*, (X) *Lysiloma* sp., (Y) *M. tomatopylla*, (Z) *P. rubra*, (a) *R. nelsonii* y (b) *S. purpurea*.

El análisis de correspondencia para el BTC de Tamaulipas en la dimensión 1 explicó el 43.13% de la variación y las variables que mejor la representaron fueron el FV y el ICR, con valores de coseno cuadrado de 0.73 y 0.63, respectivamente (Cuadro 9). Mientras que la dimensión 2 explicó el 29.5% el porcentaje y los vasos solitarios (soli) y agrupados fueron las variables que

mejor representaron esta dimensión, con valores de c oseno cuadrado de 0.72 y 0.71, respectivamente.

En el caso de la gráfica para la localidad de Tamaulipas (Figura 10) todas las especies parecen estar uniformemente distribuidas.

Cuadro 9. Resultados de la fragmentación de la inercia, Chi-cuadrada y valores de coseno cuadrado de los puntos en cada dimensión para las maderas de Tamaulipas a través del análisis correspondencia.

	Dimensión 1	Dimensión 2
Valor singular	0.29	0.24
Inercia principal	0.09	0.06
Chi-cuadrada	503.25	344.87
Porcentaje explicado	43.13	29.56
FV	0.7264	0.1034
DVTE	0.4447	0.1843
DVTA	0.0005	0.0025
solí	0.2657	0.7162
agrup	0.0006	0.7128
IA	0.0019	0.3293
ICR	0.6283	0.0109
IV	0.3511	0.2265
Porosidad	0.2916	0.0593

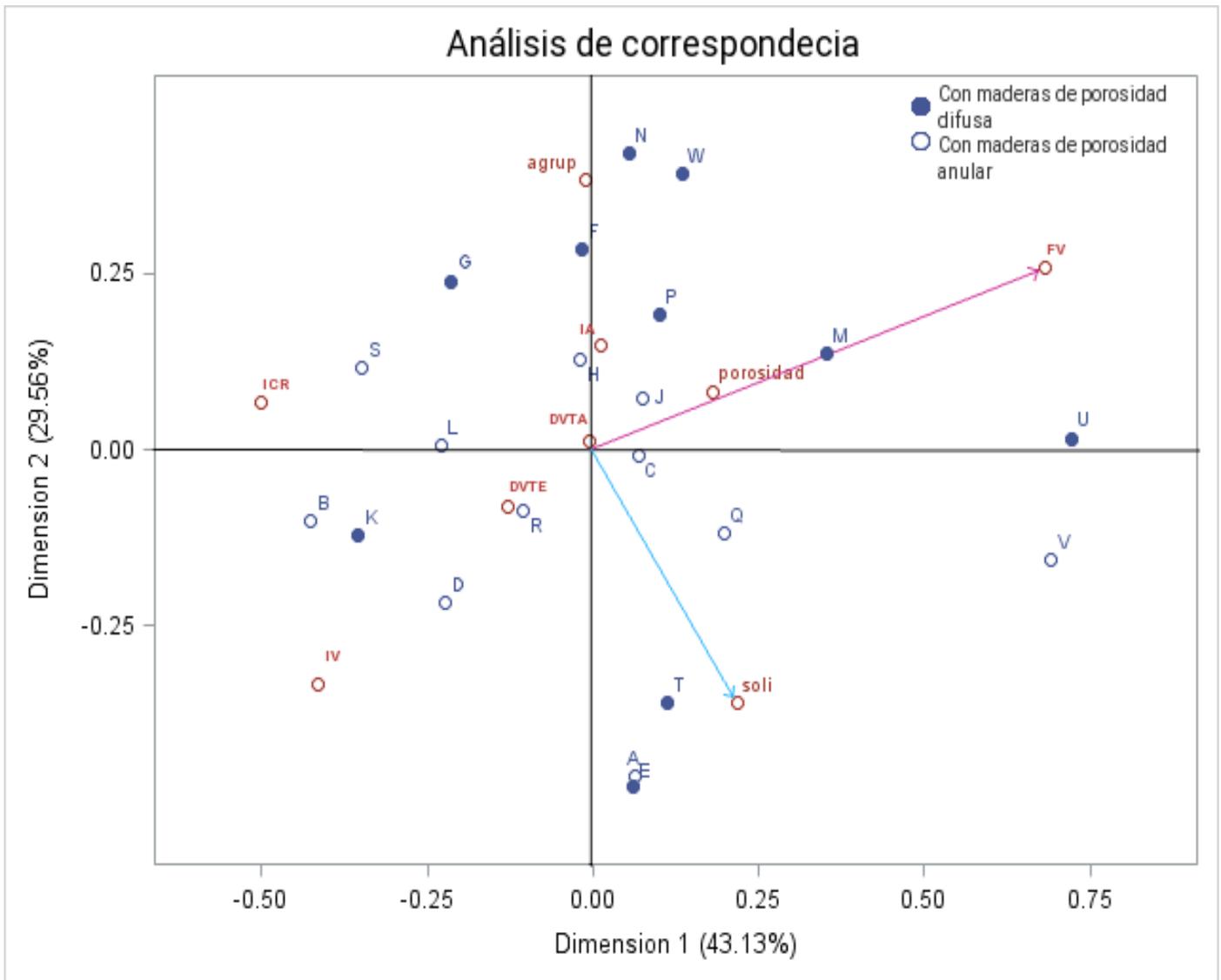


Figura 10. Distribución espacial de las especies de Tamaulipas a partir del análisis de 9 caracteres. En donde cada letra denota el nombre de una especie: (A) *A. berlandieri*, (B) *A. farnesiana*, (C) *B. divaricata*, (D) *C. mexicana*, (E) *C. laevigata*, (F) *C. pallida*, (G) *Celtis* sp., (H) *C. boissieri*, (J) *D. lateriflora*, (K) *E. ebano*, (L) *E. anacua*, (M) *E. berlandieri*, (N) *H. arborescens*, (P) *M. fragrans*, (Q) *O. tampicensis*, (R) *P. aculeata*, (S) *P. juliflora*, (T) *Randia* sp., (U) *R. discolor*, (V) *W. concolor* y (W) *Z. fagara*.

COMPARACIÓN ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS VASOS DE CINCO BTC

Se compararon los datos obtenidos para el BTC de Michoacán y Tamaulipas con los de Chamela, Jalisco para México y dos BTC de Venezuela (Cuadro 10). Debido a que en el trabajo de Barajas-Morales y León-Gómez (1989) no se obtuvieron los IV, estos se calcularon por medio de los promedios por especie de DV y FV para el BTC de Chamela. Con respecto a estos valores, Michoacán y Tamaulipas son más similares entre sí, ya que la mayoría de sus IV están entre $1 < IV$

< 10 y no difieren significativamente (Cuadro 3 y 4). El mayor porcentaje de los valores de IV de Chamela y del Caimital se encuentran por arriba de 3. Chamela con el 83% y El Caimital con el 92%. Por otro lado, el BTC de Mamo, Venezuela presenta el porcentaje más alto de maderas xeromórficas (Cuadro 10). De esta manera el orden del porcentaje de maderas mesomórficas en los BTC es: El Caimital (92%) > Chamela (83%) > Tamaulipas (62%) > Michoacán (48%) > Mamo (16%).

Cuadro 10. Características abióticas (precipitación y meses secos) y de los vasos para cinco BTC, así como la fuente de donde se tomaron los datos. Los porcentajes de IV se calcularon con el total de las especies medidas por localidad, en donde el superíndice a) es para especies con IV < 1, b) para especies con valores de IV de 1 a 3 y c) para especies con IV > 3.

Localidad (no. de spp.)	Precipitación media anual (mm)	Meses secos	DV (diámetro vaso, μm)	FV (vasos / mm^2)	IV (%)	Referencia
Mamo, Venezuela (51)	558	7	58 \pm 21	67 \pm 43	47 ^a 37 ^b 16 ^c	Lindorf (1994)
El Caimital, Venezuela (19)	1400 – 1500	4-5	145 \pm 44	10 \pm 11	8 ^b 92 ^c	León-Hernández (2005)
Chamela, Jalisco (72)	756.95	8	122 \pm 56	25 \pm 41	10 ^a 7 ^b 83 ^c	Barajas-Morales y León-Gómez (1989)
Ejido de Tziritzicuaró, Michoacán (28)	755	8	95 \pm 34	62 \pm 101	11 ^a 41 ^b 48 ^c	Este trabajo
Los Ébanos y El Arecate, Tamaulipas (21)	914	6	66 \pm 24	23 \pm 19	10 ^a 29 ^b 62 ^c	Este trabajo

DISCUSIÓN

1. COMPARACIÓN ENTRE LAS DIFERENCIAS EN PRECIPITACIÓN Y EL ÍNDICE DE VULNERABILIDAD PARA TODOS LOS BTC

Siguiendo el criterio de Carlquist (1977) en donde valores por debajo de 1.0 nos hablan de maderas xeromórficas y por arriba de 3.0 de maderas mesomórficas, de las especies estudiadas de los BTC de México solamente tres de Michoacán (*Handroanthus impetiginosus*, *Hintonia latiflora* y *Randia nelsonii*) y dos de Tamaulipas (*Wimmeria concolor* y *Robinsonella discolor*); así como siete de Chamela (*Alstonia longifolia*, *Bourreria purpusii*, *Casearia tremula*, *Exostema caribaeum*, *Guettarda elliptica*, *Hintonia latiflora* y *Thouinia paucidentata*) presentaron $IV < 1$, por lo que la gran mayoría de las especies de estos BTC mexicanos, sin importar su porosidad y ubicación geográfica, presentan maderas mesomórficas (Cuadro 10). Posiblemente la presencia de maderas cuyos valores del índice de vulnerabilidad indican mesomorfía se deba a que estas especies son caducifolias y solo conducen agua en la época de lluvias (Méndez-Alonzo et al., 2012). A nivel comunidad se puede observar que a mayor precipitación media anual el DV se incrementa al igual que el porcentaje de especies con $IV > 3$ (Cuadro 10). Fichtler y Worbes (2012) en un estudio para 14 sitios con precipitaciones que van desde 454 hasta 4230 mm encontraron una correlación positiva significativa entre DV y la precipitación media anual y también entre IV y la precipitación media anual, congruente con los resultados de este trabajo. Los valores de DV de Chamela se encuentran sobrestimados debido al método utilizado por Barajas-Morales y León-Gómez (1989) para cuantificar el diámetro de los vasos. Estos autores midieron selectivamente los vasos de mayor diámetro, por lo que, aunque los valores de DV y el porcentaje de $IV > 3$ son muy parecidos a los del Caimital, Chamela presenta una precipitación media anual más parecida a la de Michoacán (Cuadro 10).

Comparando los BTC de México se encontró que las especies de Michoacán presentaron valores de DV significativamente mayores a los de las especies de Tamaulipas, al igual que de ICR (Cuadro 4). Además en Tamaulipas se presenta un mayor porcentaje de maderas mesomórficas que en Michoacán. Los valores de DV y el porcentaje de IV son más altos de lo esperado para Chamela debido a lo ya mencionado antes, sin embargo el número de vasos/mm² presenta valores muy parecidos a los de Tamaulipas, mientras que Michoacán presenta valores más altos (Cuadro 10). Los tres BTC de México presentan valores muy similares en la precipitación media anual, aunque el BTC de la vertiente del Golfo de México (Tamaulipas) tiene un menor número de meses secos (6 meses) que los BTC de la vertiente del Pacífico (Michoacán y Chamela; 8 meses),

además en estos meses secos la vertiente del Golfo de México presenta un mayor porcentaje (25.9%) del total de lluvias anuales que en la vertiente del Pacífico (Michoacán 17.9% y Chamela 21%). Posiblemente asociado a lo anterior, las especies de Michoacán presentan características más xeromórficas que las especies de Tamaulipas. Por otro lado, las especies de Michoacán tienen en promedio los valores más altos de número de vasos/mm², lo cual es un indicio xeromórfico (Carlquist y Hoekman, 1985) y se asocia a una menor vulnerabilidad a la cavitación. Las diferencias observadas entre las localidades de México pueden, como se indicó anteriormente, deberse a la disponibilidad del agua (meses con lluvias) más que a la precipitación media anual. El mayor tiempo de lluvias para el BTC de Tamaulipas (6 meses) se asocia a $IV > 3$ con DV de tamaño medio y un bajo número de vasos/mm². Grandes valores de DV se relacionan, aunque de forma indirecta, a una mayor vulnerabilidad a la cavitación (Hacke et al., 2006), mientras que una menor cantidad de vasos/mm² y diámetros mayores se relacionan a una menor densidad de la madera o número de células por unidad de área, a una menor resistencia mecánica y a una mayor vulnerabilidad a la cavitación pero mayor eficiencia hidráulica (Sperry et al., 2008; Fichtler y Worbes, 2012; Méndez-Alonzo et al., 2012) y éste fue el caso del BTC de Michoacán. Las interpretaciones sobre la variabilidad encontrada fueron corroboradas por el análisis de correspondencia para las dos localidades, lo que también mostró que las diferencias entre ellas son debidas principalmente al ICR y el FV (Figura 8), como las pruebas de t también muestran.

Cabe destacar que la mayoría de las especies de ambas localidades presentaron anillos de crecimiento (Figuras. 4-7), inclusive las especies de porosidad difusa tienen marcados los anillos de crecimiento aunque delimitados por fibras o parénquima. La presencia de anillos de crecimiento indica un paro o una disminución en el crecimiento radial del árbol. El crecimiento es controlado por la actividad del cámbium vascular (latente o activo), la madera de anillo a anillo representa el periodo de crecimiento del árbol en un año, aunque no siempre es así. Se sabe que la actividad del cámbium vascular se ve afectada por la disponibilidad de agua, el fotoperiodo (Camarero et al., 2010) y por la temperatura (Begum et al., 2007). En las localidades aquí estudiadas la actividad del cámbium vascular posiblemente está más influenciada por disponibilidad de agua, debido a que ambas presentan una marcada época con esta característica, especialmente Michoacán donde la precipitación representa apenas el 17.9% de la precipitación total anual. Otro factor que podría afectar la actividad del cámbium vascular en la localidad de Tamaulipas es el fotoperiodo, debido a su latitud más lejana al Ecuador y muy próxima al Trópico de Cáncer, lo que ocasionaría en teoría, menos horas de luz en el invierno. Sin embargo, con los datos que este estudio tomó en

consideración no es posible saber con exactitud que afecta la actividad del cámbium vascular y en que magnitud, aunque si se puede reconocer que en ambas localidades existen factores que están afectando la actividad cambial debido a la formación de anillos de crecimiento.

El BTC de Chamela y el de Michoacán presentan similitudes en la precipitación total anual promedio, en el mismo número de meses secos y con lluvias, y en la presencia de 11 especies en común (*A. adstringens*, *S. purpurea*, *C. alata*, *C. elaeagnoides*, *F. pallida*, *A. cochliacantha*, *A. paniculata*, *C. platyloba*, *H. brasiletto*, *H. pallidus* y *H. latiflora*). Las diferencias entre el BTC de Chamela y Michoacán principalmente se observan en el número de vasos/mm² ya que al comparar a todas las especies en común, en Michoacán siempre presentan valores más altos, pero menor diámetro de vasos. Altos valores de vasos/mm² suelen asociarse a falta de disponibilidad de agua, el caso contrario es el BTC del Caimital, Venezuela (Cuadro 10) al presentar mayor precipitación y bajos valores promedio de vasos/mm².

Sin embargo también hay que tomar en cuenta que las especies estudiadas de Michoacán presentaron una gran variación (Cuadros 2, 3) por lo que existen dentro de la misma localidad diferentes estrategias de vida (ver sección 2.2). Los resultados del análisis de correspondencia para ambas localidades (Figura 8) también mostraron la variabilidad de las especies de Michoacán, habiendo incluso especies (*Bursera coyucensis*, *Coccoloba acapulcensis*, *Forchhammeria pallida*, *Haematoxylon brasiletto*, *Manihot tomatophylla* y *Plumeria rubra*) que se sobrelapan con las de Tamaulipas. Todas las especies del BTC de Michoacán y de Tamaulipas son caducifolias. Esta fenología puede explicar el alto porcentaje de $IV > 3$ en ambas localidades, ya que la pérdida de hojas evita llegar a potenciales negativos que ocasionen la cavitación (Pockman y Sperry, 2000) y permite a la planta favorecer a la eficiencia hidráulica (Méndez-Alonzo et al., 2012), la cual es fundamental si se tiene un periodo corto para el desarrollo y crecimiento como en el caso de la localidad de Michoacán. Al comparar la localidad de Michoacán con la localidad de Tamaulipas, los valores de precipitación fueron los segundos más altos para la Dimensión 1 y la temperatura mínima, los terceros más altos en el análisis de correspondencia para ambas localidades (Cuadro 7).

2. DESCRIPCIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS ELEMENTOS TRAQUEALES PARA LAS LOCALIDADES DE MICHOACÁN Y TAMAULIPAS

2.1 COMPARACIÓN ENTRE AMBAS LOCALIDADES

Los análisis estadísticos indican que las especies del BTC de Michoacán y de Tamaulipas difieren en los elementos conductores de agua (DVTE, DVTA e ICR), pero que todas ellas comparten la presencia de marcas de crecimiento (anillos) como ya se mencionó arriba. Existen cinco correlaciones que ambas localidades presentaron (Cuadro 6). La correlación negativa de FV con DVTE es la mejor representada en la literatura, al comparar con las otras correlaciones utilizadas en este trabajo, además es una relación generalizada para todas las plantas. Los valores encontrados para esta correlación van de -0.39 a -0.74 y en la literatura consultada van de -0.46 a -0.97 (Van den Oever et al., 1981; Phend, 1985; Gasson y Dobbins, 1991; Zhang et al., 1992; Noshiro y Baas, 1998; Corcuera et al., 2004; Preston et al., 2006; Gonçalves et al., 2007; Poorter et al., 2010; Martínez-Cabrera et al., 2015; Noshiro et al., 2010; Boura et al., 2011; Crivellaro et al., 2012; Hoeber et al., 2014). En todos los estudios se utiliza la prueba de Pearson o de Spearman, y no se hace una distinción entre los vasos de la madera temprana y tardía. Esta correlación sobre todo se asocia el espacio limitante que hay en el tallo, ya que los vasos no son los únicos tipos celulares que la madera presenta (traqueidas, fibras y parénquima), de esta forma la planta debe decidir las proporciones en que se presentarán los tipos celulares, tomando en cuenta que cada tipo celular cumple funciones diferentes y útiles para la planta en determinadas situaciones. El límite de empaquetamiento ("packing limit") habla de esta correlación, este límite asume que toda la madera está ocupada por lúmenes de vasos con valores de diámetro promedio (Sperry et al., 2008). En otras palabras, la madera no solamente presenta vasos de tamaño promedio, por lo que los datos empíricos siempre quedan por debajo de este límite de empaquetamiento, como en este estudio.

Las otras cuatro correlaciones significativas que se presentaron para todas las especies fueron las de: DVTE – DVTA, DVTE – ICR, FV – IV y DVTE – IV (Cuadros 5, 6). En los últimos tres casos la correlación se debe a que los parámetros que se comparan son utilizados para sacar al mismo ICR o IV respectivamente. Por lo que se espera que estas correlaciones sean significativas con valores positivos para DVTE – ICR y para IV – DVTE, y negativos para IV – FV, tal como ocurrió. Al comparar con la literatura los valores de correlación IV – FV de este estudio (-0.47 a -0.83); se observa que en otros estudios se ha encontrado valores de -0.37 (Fichtler y Worbes, 2012) y de -0.98 (Hoeber et al., 2014), por lo que son congruentes dentro del rango registrado.

Para el caso de la correlación de IV – DVTE, los valores de este estudio van de 0.35 a 0.89 y en otros estudios se han encontrado valores de 0.82 (Fichtler y Worbes, 2012) y de 0.96 (Hoerber et al., 2014), también congruentes dentro del rango registrado. En el caso de la correlación de DVTE – DVTA en los estudios revisados ninguno lo considera; sin embargo, podría tratarse de una característica establecida genéticamente. Las correlaciones (FV – DV, y tal vez DVTE – DVTA) que comparten las dos localidades no son peculiares, sino que más bien son ampliamente encontradas en todas las especies o se deben a la forma en que se calcularon los índices (DVTE – ICR, IV – FV, IV – DVTE).

Con la finalidad de mejorar los coeficientes de correlación fue necesario quitar algunas especies en ambas localidades (Anexo 1); esto se atribuye a la falta de similitud con las demás especies de la localidad ya que sobresalían por algunos de sus valores. Para Michoacán tres especies fueron eliminadas en repetidas ocasiones de los análisis, incluso en aquellos que presentaban todas las especies (FV – IV y DVTE – IV). Estas tres especies (*Hintonia latiflora*, *Manihot tomatophylla*, *Randia nelsonii*) tiene valores extremos, ya sea por presentar muchísimos FV (*Hintonia latiflora* y *Randia nelsonii*) o por tener un IV muy alto (*Manihot tomatophylla*). En el caso de *Hintonia latiflora* y *Randia nelsonii*, su ausencia en las correlaciones se debe únicamente a sus valores altos de FV, esto se nota al observar que sólo en correlaciones en donde FV interviene es necesario quitar a alguna de estas especies, sin embargo sí se presentan en otras correlaciones, por lo que *Hintonia latiflora* comparte características de las especies de madera anular de Michoacán y *Randia nelsonii* comparte las características de las especies de madera difusa de Michoacán (sección 2.2). Un caso similar es *Manihot tomatophylla* que comparte la correlación negativa FV – DVTE (aparentemente universal para todas las plantas) y la correlación positiva DVTE – ICR (relacionada con la misma forma en que se saca el ICR) pero debido a su IV muy elevado sobresale de las demás especies de Michoacán (Figura 9). Al comparar todas las especies de ambas localidades *M. tomatophylla* se ubica más cercanamente al grupo que forman las especies de Tamaulipas (Figura 8). Aunque el término de inercia filogenética es utilizado en muchos estudios como “comodín” y aun no existe una definición clara (Blomberg y Garland, 2002) en este estudio se optó por recurrir a este concepto al encontrarnos con un atributo que sobresalía en dos especies pertenecientes a la misma familia (Rubiaceae) y una perteneciente a Euphorbiaceae. Por lo que se eligió la definición de Edwards y Naeem (1993) la cual, a grandes rasgos menciona que la inercia filogenética ocurre cuando un atributo persiste en el linaje aunque la presión selectiva que la moldeó haya cesado. Las especies de Rubiaceae (*Randia nelsonii* y

Hintonia latiflora) sobresalieron en los análisis a partir de su elevado FV, puede deberse a inercia filogenética ya que en el estudio de Martínez-Cabrera et al. (2015) se encontraron valores altos para este atributo en otras especies de la misma subfamilia (Cinchonoideae) a la cual pertenece *Hintonia latiflora*, y como según los autores, los géneros *Arachriothryux* y *Hillia* se presentan en selva alta perenifolia y bosque mesófilo para el último, esto podría interpretarse que aunque las especies estén bajo distintas presiones ambientales este atributo no varía. Esto también podría ser el caso para *Manihot tomatophylla*, sin embargo no hay información sobre los atributos de los vasos para otras especies de otras regiones o en general.

Para la localidad de Tamaulipas también se encontró un comportamiento similar para dos especies que igualmente se puede explicar por una falta de similitud a las demás especies de esta localidad. Para la correlación IA – ICR, se eliminaron *Acacia farnesiana* y *Ebenopsis ebano*; esta correlación fue significativa únicamente para todas las especies de Tamaulipas y no para algún tipo de porosidad en específico (difusa o anular). Estas especies claramente sobresalían por sus altos valores de ICR (92.51 y 109.97 $\mu\text{m}^4 \times 10^9$ respectivamente), los más altos en Tamaulipas, en donde, según la correlación IA – ICR (sección 2.3), estos altos valores de ICR deberían corresponder a altos valores de IA; sin embargo, sus valores no son tan altos (1.69 y 1.34 respectivamente) como los esperados por la correlación. Si consideramos que estas especies habitan en el mismo tipo de vegetación (un BTC), la remoción de especies en los análisis por sus valores aparentemente distintos a los esperados por la correlaciones encontradas, también es consecuencia de los atributos utilizados y considerados importantes para la permanencia en este tipo de vegetación, ya que se consideró que la falta de disponibilidad de agua tendría efectos en la conducción de las plantas analizadas. La falta de disponibilidad de agua podría reflejarse en otros atributos de la madera como; la utilización del parénquima axial y radial para almacenamiento de agua que se asocia con la densidad de la madera, al igual que otros atributos de los vasos de tipo estructural como; largo de los elementos de vaso, promedio de punteaduras por elemento de vaso. Además no sólo los atributos de la madera están involucrados con el movimiento del agua dentro de la planta también las hojas juegan un papel sumamente importante. En el estudio de Méndez-Alonzo et al. (2012) se observan atributos de hoja y madera correlacionados; como el tiempo en que los árboles tardan en tirar sus hojas, además en este mismo estudio se menciona la importancia de ver a las plantas como la interacción de todas sus partes, por lo que estos autores urgen utilizar más atributos en estudios ecológicos – funcionales para tener una visión más clara. Además otras variables climáticas como la temperatura y la humedad en el ambiente.

Otra posible explicación para mejorar los coeficientes de correlaciones fue su falta de similitud a las características del grupo al que se les asignó dependiendo de su porosidad, como en el caso de *Spondias purpurea* de Michoacán. En esta especie su ICR se encuentra fuera de los valores que las demás especies de madera difusa presentaron, aunque también otros autores (Roig et al., 2005) describen su madera como de porosidad difusa. En el caso de *Combretum* sp. de Michoacán fue necesario quitar a esta especie por su valor tan alto de ICR; no obstante, sigue presentando la correlación entre mayor conductividad relativa menos número de vasos/mm² (ver Cuadro 3) como las otras maderas con porosidad anular. En el caso de *Apoplanesia paniculata* de Michoacán, la relación FV – ICR parece no mantenerse o por lo menos no de igual manera que las demás especies con porosidad anular. Esto es congruente con el análisis de correspondencia (Figura 8) porque presenta un ICR alto ($347.75 \mu\text{m}^4 \times 10^9$) que se relaciona con un FV ($82/\text{mm}^2$) más alto de lo que se esperaría. Al comparar con *Lysiloma tergeminum* de Michoacán que presenta un ICR muy parecido ($355.94 \mu\text{m}^4 \times 10^9$) al de *A. paniculata*, éste se relaciona con un FV ($29/\text{mm}^2$) casi tres veces más pequeño y muy parecido a otras especies con porosidad anular. Cabe destacar que seis especies de Michoacán (*Bursera coyucensis*, *Coccoloba acapulcensis*, *Forchhammeria pallida*, *Haematoxylon brasiletto*, *Manihot tomatophylla* y *Plumeria rubra*) se sobrelaparon con las de Tamaulipas en el análisis de ambas localidades (Figura 8) y en el análisis de correspondencia de esta localidad (Figura 9) las especies con porosidad anular se agruparon con las maderas de porosidad difusa debido a que presentan valores de FV más pequeños que las otras especies en el mismo cuadrante, pero que eran similares a los de Tamaulipas. Por ejemplo, *Bursera coyucensis* está en las coordenadas 0.1540 - 0.3177 y presenta 37 vasos/mm², mientras que *Cytocarpa procera* se encuentra en las coordenadas 0.0602 - 0.1143 y presenta 42 vasos/mm², debido a que se encuentra más cerca del 0 en la Dimensión 1, debería tener un número de vasos más pequeño que *B. coyucensis*, pero no es así. Debido a que estas seis especies tienen un bajo FV con un ICR pequeño, resultan ser más parecidas a las especies de Tamaulipas. En la localidad de Tamaulipas también hubo un caso que podría deberse a su falta de similitud al grupo que se le asignó, se trata de las especies con porosidad anular en donde se quitaron tres de ellas para la correlación DVTE – DVTA (*Acacia berlandieri*, *A. farnesiana* y *Caesalpinia mexicana*) debido a que estas especies tienen valores muy bajos para el diámetro de vasos de la madera tardía (respectivamente 30, 33 y 33 μm), pero valores altos para el diámetro de la madera temprana (respectivamente 67, 92 y 87 μm) distinguiéndose de las otras especies de Tamaulipas en donde las diferencias en diámetros de la madera temprana y tardía no es tan contrastante. Además, en el análisis de correspondencia

para la localidad de Tamaulipas (Figura 10) estas especies se encuentran más cercanas entre sí por tener los IV más altos para la localidad, esto también probablemente se deba a que las tres son Fabaceae.

2.2 EN MICHOACÁN

Como se mencionó antes, se encontraron correlaciones que solamente fueron significativas para las especies con madera anular de Michoacán. Las correlaciones fueron: DVTA – IV, IV – ICR y FV – ICR (Cuadros 5, 6). Estas correlaciones en conjunto nos dicen que las maderas anulares de Michoacán, con excepción de tres especies (*Apoplanesia paniculata*, *Combretum* sp. y *Hintonia latiflora*), presentan pocos vasos con alta conductividad relativa (Cuadro 3), este es el caso de las especies de madera anular con DVTE > 100 μ m como *Acacia cochliacantha*, mientras que muchos vasos con baja conductividad relativa se observa en las especies de madera anular con 50 μ m < DVTE < 99 μ m como *Handroanthus impetiginosus*. Estos resultados son congruentes con el análisis de correspondencia de la localidad (Figura 9).

En el caso de las especies con madera difusa de Michoacán solamente la correlación positiva del IA – ICR fue significativa. Cabe mencionar que también fue significativa para todas las especies en conjunto de Michoacán; sin embargo, fue necesario quitar ocho especies, seis de ellas con porosidad anular (Cuadro 5) y la correlación no fue significativa para las especies con madera de porosidad anular. Por lo tanto, esta correlación parece estar más relacionada con las especies de porosidad difusa de Michoacán, de esta manera sus especies con porosidad difusa presentaron vasos agrupados con alta conductividad relativa o los casos contrarios.

2.3 EN TAMAULIPAS

Para las especies con porosidad anular de la localidad de Tamaulipas, las correlaciones significativas que se encontraron fueron IV – ICR y DVTA – IA (Cuadros 5, 6). Nuestros resultados indican que tanto para las especies con porosidad difusa como para las de porosidad anular, los vasos con alta conductividad hidráulica están más agrupados (Cuadro 3) y estos resultados se apoyaron por el análisis de correspondencia para la localidad (Figura 10), con excepción del DVTA porque no resultó relevante para explicar la variación. Cabe mencionar que las maderas con porosidad difusa de Michoacán también presentaron esta correlación (ver sección 2.2).

Las especies con madera de porosidad difusa de Tamaulipas no presentaron correlaciones significativas únicas, pero al compararlas con las especies de madera anular de la misma localidad

se observaron diferencias significativas en el IV (Cuadro 4). No haber encontrado correlaciones significativas para estas maderas puede deberse a que las especies son muy diferentes entre sí y no comparten muchas características. En el análisis de correspondencia (Figura 10,) las especies se ubican dispersas en ambas dimensiones y no se agrupan por tipo de porosidad como se había supuesto. Sin embargo, el 60% de las especies con madera de porosidad difusa, presentaron valores de IV < 3 y ninguna especie por arriba de 10, esto podría ser una característica en común en este grupo.

Como se mencionó antes, en general el análisis de correspondencia (Figura 10) de la localidad de Tamaulipas muestra mucha segregación entre las especies, esto puede deberse a que ciertas especies de este lugar también se distribuyen en otros tipos de vegetaciones y quizá esta localidad en Tamaulipas represente un BTC con elementos del bosque mesófilo de montaña. Sin embargo, se aprecia que existen estrategias diferentes como la de tener un ICR alto, pero conservando la seguridad al encontrarse agrupados, este es el caso de *Celtis* sp., aunque también hay especies que aun teniendo un alto ICR no agrupan sus vasos por lo que su IV incrementa como en *Acacia farnesiana*. En el caso de las Fabaceae, puede observarse que todas las especies de esta localidad tienen DVTE altos (> 60 μm) y FV bajos (< 45 vasos/ mm^2). Sin embargo, cabe destacar que se debe mencionar de nuevo la falta de suficientes atributos relevantes, lo que pudo provocar una aparente segregación cuando en realidad las especies podrían compartir otros atributos que nos hablen de su permanencia en este tipo de vegetación.

CONCLUSIONES

Las especies de los BTC de Michoacán y de Tamaulipas presentan diferencias en los atributos de los elementos traqueales (DVTE y DVTA) y en los índices generados (ICR), esto se debe a las condiciones ambientales (principalmente la precipitación), la composición florística y las discrepancias en la talla.

Hay especies que posiblemente presentan una fuerte inercia filogenética por lo que resultan “aberrantes” dentro de la comunidad, con aberrantes nos referimos a que estas especies sobresalen en la comunidad al utilizar estrategias diferentes que podrían estar relacionadas con su linaje como en el caso de las Rubiaceae (*Randia nelsonii* y *Hintonia latiflora*) y Euphorbiaceae (*Manihot tomatophylla*).

En este estudio la formación de anillos de crecimiento se atribuye principalmente a la estacionalidad. Hay un 58% de especies con porosidad anular y el resto presenta anillos de crecimiento marcados por fibras, de esta manera la formación de anillos de crecimiento en estas especies podría deberse a factores ambientales y genéticos.

ANEXO. DESCRIPCIÓN DE LOS MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Prueba de t de Welch para dos muestras independientes

De acuerdo a Méndez-Ramírez et al. (1990) se utilizó la prueba de t debido a:

- El estudio usa datos numéricos
- Se compara dos poblaciones
- Se trata de muestras independientes (sin control de factores de confusión)

Se considera que no se tuvo control sobre los factores de confusión debido a que no hay una verdadera igualdad de atributos. La separación entre tipos de porosidad se deben tomar como hipótesis y no como un criterio estricto de clasificación debido a que todas estas especies presentan porosidad que no son precisamente anulares o difusas.

Además, debido a que la varianza no es homogénea y los datos no son “normales” se utilizó estadística no paramétrica. El método de t de Welch, también conocido como la prueba de t para varianzas no iguales, es una alternativa que comienza a utilizarse más debido a su facilidad y buen rendimiento (Ruxton, 2006).

Pruebas de correlación de Pearson

La prueba de correlación de Pearson busca relaciones lineales entre dos variables, las muestras deben ser aleatorias y representativas, además las variables a comparar deben tener una distribución normal (McKillup, 2011). Como ya se ha mencionado casi todos los datos utilizados en este estudio no tienen una distribución normal (sólo el índice de agrupación y el diámetro de la madera temprana y tardía presentaron una distribución normal al usar la prueba de normalidad Shapiro-Wilk) por lo que la prueba no paramétrica de correlación Spearman también podría utilizarse, sin embargo en la mayoría de los estudios revisados se utiliza la prueba de Pearson para estas comparaciones, además la correlación de Pearson es mejor para relaciones lineales (McKillup, 2012) y al consultar las gráficas de dispersión para cada variable la relación lineal era aparente.

Los criterios para quitar especies en las correlaciones fueron los siguientes: 1) si la especie

sobresalía visualmente en las gráficas de dispersión (x,y) creadas para los atributos a comparar y 2) si la especie ya se había sacado en otra correlación debido al caso a). Estos criterios tenían el objetivo de saber si la correlación resultaba significativa con las modificaciones, ya que no siempre la modificación provocaba este resultado.

Ejemplos de los casos 1) y 2):

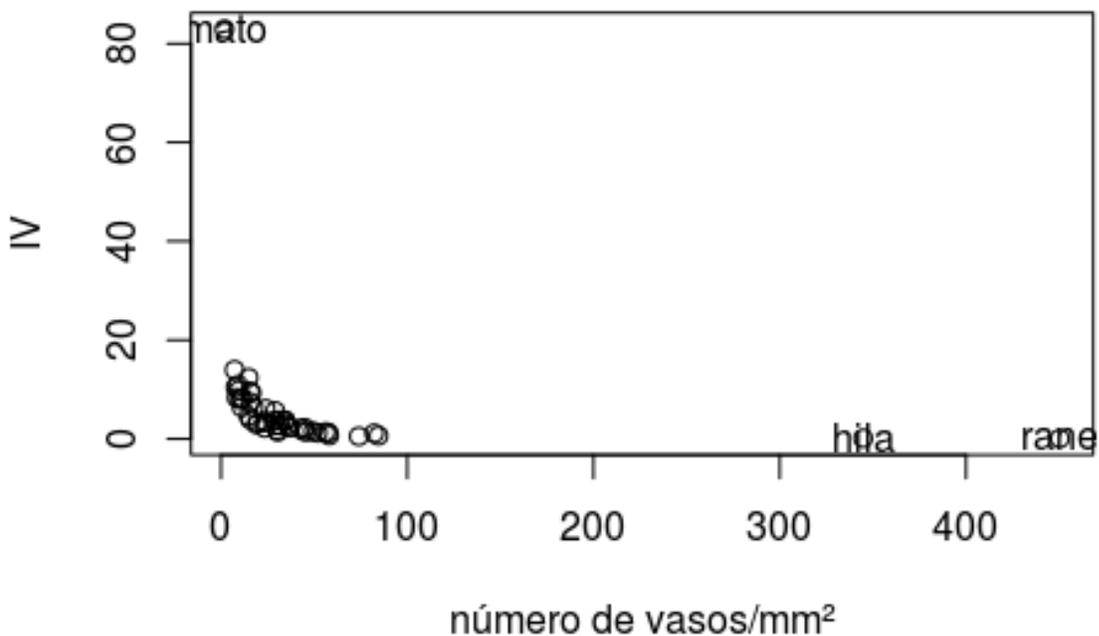


Figura 1. Ejemplo del criterio 1) para la correlación de todas especies de ambas localidades sin importar su porosidad. Se muestran las tres especies que se quitaron por sobresalir.

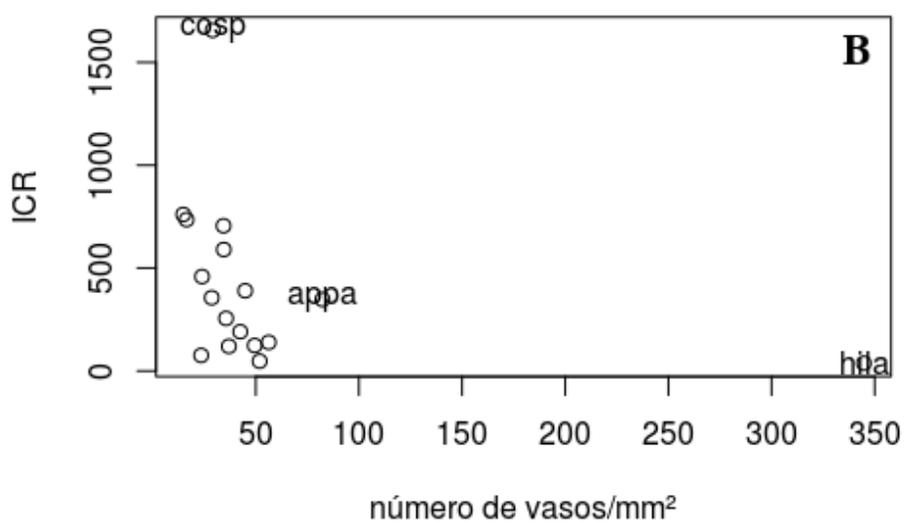
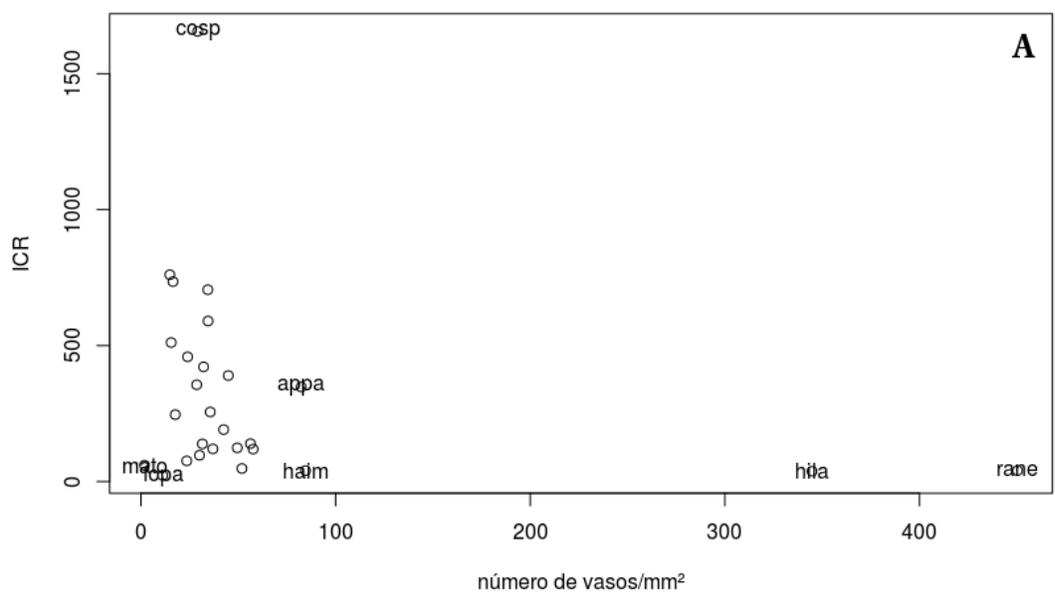


Figura 2. Ejemplo del criterio 2) en donde: A) muestra la correlación de todas las especies de Michoacán junto con todas las especies que se quitaron y B) muestra la misma correlación pero sólo para las especies de madera anular de Michoacán junto con las especies que se quitaron previamente en A) de madera anular.

LITERATURA CITADA

- ABUNDIZ-BONILLA, L.A.M., J. BARAJAS-MORALES y P. TENORIO-LEZAMA. 2004. Anatomía de maderas de México: árboles y arbustos del matorral xerófilo de Tehuacán, Puebla. Publicaciones especiales No. 19, Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología, México, D.F.
- AGUILAR-ALCÁNTARA, M., S. AGUILAR-RODRÍGUEZ y T. TERRAZAS. 2014. Anatomía de la madera de doce especies de un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 20: 69-86.
- AGUILAR-RODRÍGUEZ, S. y J. BARAJAS-MORALES. 2005. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 51-58.
- AGUILAR-RODRÍGUEZ, S. y B.J. CASTRO-PLATA. 2006. Anatomía de la madera de doce especies del bosque mesófilo de montaña del Estado de México. *Madera y Bosques* 12: 95-115.
- APGAUA, D.M.G., F.Y. ISHIDA, D.Y.P. TNG, M.J. LAIDLAW, R.M. SANTOS, R. RUMMAN, D. EAMUS, ET AL. 2015. Functional traits and water transport strategies in lowland tropical rainforest trees. *PloS one* 10 (6): e0130799.
- ARBELLAY, E., P. FONTI y M. STOFFEL. 2012. Duration and extension of anatomical changes in wood structure after cambial injury. *Journal of Experimental Botany* 63: 3271-7.
- BACELAR, E.A., J.M. MOUTINHO-PEREIRA, B.C. GONCALVES, H.F. FERREIRA y C.M. CORREIA. 2007. Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany* 60: 183-192.
- BARAJAS-MORALES, J. 1981. Descriptions and notes on the wood anatomy of Boraginaceae from western Mexico. *IAWA Bulletin* 2: 61-67.
- BARAJAS-MORALES, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin n.s.* 6: 355-364.
- BARAJAS MORALES, J. y C. LEÓN GÓMEZ. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. *Publicaciones especiales del Instituto de Biología. UNAM* 1: 1-163.
- BEGUM, S., S. NAKABA, Y. ORIBE, T. KUBO y R. FUNADA. 2007. Induction of cambial reactivation by localized heating in a deciduous hardwood hybrid poplar (*Populus sieboldii* x *P. grandidentata*). *Annals of Botany* 100: 439:447.
- BLOMBERG, S. P. & GARLAND, T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 899-910.
- BOURA, A., T. LE PÉCHON y R. THOMAS. 2011. Wood anatomy of the Mascarene Dombeyoideae: Systematic and ecological implications. *IAWA Journal* 32: 493-519.

- CAMARERO, J.J., J.M. OLANO y A. PARRAS. 2010. Plastic bimodal xylogenesis in conifers from continental Mediterranean climates. *The New Phytologist* 185: 471-80.
- CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887.
- CARLQUIST, S. 2001. Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. 2nd ed. Springer.
- CARLQUIST, S. y D.A. HOEKMAN. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bulletin n.s.* 6: 319-347.
- CARRER, M., G. VON ARX, D. CASTAGNERI y G. PETIT. 2015. Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: the standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree Physiology* 35: 27-33.
- CORCUERA, L., J.J. CAMARERO y E. GIL-PELEGRÍN. 2004. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees* 18: 83-92.
- CRIVELLARO, A., K. MCCULLOH, F. ANDREW-JONES y B. LACHENBRUCH. 2012. Anatomy and mechanical and hydraulic needs of woody climbers contrasted with subshrubs on the island of Cyprus. *IAWA Journal* 33: 355-373.
- CRUIZIAT, P., H. COCHARD y T. AMEGLIO. 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. *Annals of Forest Science* 59: 723-752.
- DIRZO, R., H.S. YOUNG, M. HAROLD A. y G. CEBALLOS. 2011. Introduction. En R. Dirzo, H. S. Young, M. Harold A. y G. Ceballos [eds.], Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation, 395. Island press.
- EDWARDS, S. V. & NAEEM, S. 1993. The phylogenetic component of cooperative breeding in perching birds. *American Naturalist* 754-789.
- FAHN, A., E. WERKER y P. BAAS. 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. Israel.
- FICHTLER, E. y M. WORBES. 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal* 33: 119-140.
- GASSON, P. y D.R. DOBBINS. 1991. Wood Anatomy of the Bignoniaceae, with a comparison of trees and lianas. *IAWA Journal* 12: 389-415.
- GASSON, P., K. WARNER y G. LEWIS. 2009. Wood anatomy of *Caesalpinia* s.s., *Coulteria*, *Erythrostemon*, *Guilandia*, *Libidibia*, *Mezoneuron*, *Poincianella*, *Pomaria* and *Tara* (Leguminosae, Caesalpinoideae, Caesalpinieae). *IAWA Journal* 30: 247-276.
- GLEASON, S.M., M. WESTOBY, S. JENSEN, C. BRENDAN, U.G. HACKE, R.B. PRATT, R. BHASKAR, ET AL. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the

- world's woody plant species. *New Phytologist*, 209 (1): 123-136.
- GONÇALVES, B.C., C.M. CORREIA, A.P. SILVA, E.A. BACELAR, A. SANTOS, H.F. FERREIRA y J.M. MOUTINHO-PEREIRA. 2007. Variation in xylem structure and function in roots and stems of scion-rootstock combinations of sweet cherry tree (*Prunus avium* L.). *Trees* 21: 121-130.
- GUTIÉRREZ, M., R. SAN MIGUEL-CHÁVEZ y T. TERRAZAS. 2009. Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of southwest Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 5: 279-286.
- HACKE, U.G., J.S. SPERRY, J.K. WHEELER y L. CASTRO. 2006. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26: 689-701.
- HAJEK, P., C. LEUSCHNER, D. HERTEL, S. DELZON y B. SCHULDT. 2014. Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in *Populus*. *Tree Physiology* 34: 744-56.
- HOEBER, S., C. LEUSCHNER, L. KÖHLER, D. ARIAS-AGUILAR y B. SCHULDT. 2014. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *Forest Ecology and Management* 330: 126-136.
- LENS, F., A. TIXIER, H. COCHARD, J.S. SPERRY, S. JANSEN y S. HERBETTE. 2013. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology* 16: 287-292.
- LEÓN-HERNÁNDEZ, W. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 28: 257-273.
- LINARES-PALOMINO, R., A.T. OLIVEIRA-FILHO y R.T. PENNINGTON. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism, and biogeography of woody plants. *En* R. Dirzo, H. S. Young, M. Harold A, y G. Ceballos [eds.], *Seasonally Dry Tropical Forests: ecology and conservation*, 395. Island press.
- LINDORF, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361-376.
- LONGUI, E.L., D. ROMEIRO, L.N. TESTONI, O.T. DE AGUIAR, R. CIELO FILHO, I.L. DE LIMA, y S.M.B. FLORSHEIM. 2012. Water deficit affects wood vessels of *Croton floribundus* Spreng. in different vegetation types, São Paulo State, Brazil. *Hoehnea* 39: 113-123.
- MAASS, M., y A. BURGOS. 2011. Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. *En* R. Dirzo, H. S. Young, H. A. Mooney, y G. Ceballos [eds.], *Seasonally Dry Tropical Forests: ecology and conservation*, 141-156. Island press, Washington, DC.
- MCKILLUP, S. 2012. *Statistics Explained. An introductory guide for life scientists.* Cambridge University Press.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H. I., E. ESTRADA-RUIZ, C. CASTAÑEDA-POSADAS & D. WOODCOCK. 2012. Wood specific gravity estimation based on wood anatomical traits: Inference of key ecological

- characteristics in fossil assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology* 187: 1-10.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H.I. y E. ESTRADA-RUIZ. 2014. Wood anatomy reveals high theoretical hydraulic conductivity and low resistance to vessel implosion in a Cretaceous fossil forest from northern Mexico. *PloS one* 9: e108866.
- MARTÍNEZ-CABRERA, D., T. TERRAZAS, H. OCHOTERENA y L. LÓPEZ-MATA. 2015. Bark and wood anatomy of the Tribe Hamelieae (Rubiaceae). *IAWA Journal* 31: 425-442.
- MÉNARD, D. y E. PESQUET. 2015. Cellular interactions during tracheary elements formation and function. *Current Opinion in Plant Biology* 23: 109-115.
- MÉNDEZ-ALONZO, R., H. PAZ, R. CRUZ, J.A. ROSELL y M.E. OLSON. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397-2406.
- MÉNDEZ-RAMÍREZ, I., NAMIHIRA-GUERRERO, D., MORENO-ALTAMIRANO, L. Y SOSA DE MARTÍNEZ, C. 1990. El protocolo de investigación: lineamientos para su elaboración y análisis. *Editorial Trillas, SA*.
- MÉNDEZ-TORIBIO, M., J. MARTÍNEZ-CRUZ, J. CORTÉS-FLORES, F.J. RENDÓN-SANDOVAL y G. IBARRA-MANRÍQUEZ. 2014. Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tzirtzicuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1117- 128.
- NOSHIRO, S. y P. BAAS. 1998. Systematic wood anatomy of cornaceae and allies. *IAWA Journal* 19: 43-97.
- NOSHIRO, S., H. IKEDA y L. JOSHI. 2010. Distinct altitudinal trends in the wood structure of *Rhododendron arboreum* (Ericaceae) in Nepal. *IAWA Journal* 31: 443-456.
- VAN DEN OEVER, L., P. BAAS y M. ZANDEE. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude and altitude of provenance. *IAWA Bulletin* 2: 3-24.
- OLSON, M.E., T. ANFODILLO, J.A. ROSELL, G. PETIT, A. CRIVELLARO, S. ISNARD, C. LEON-GOMEZ, ET AL. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: Vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* 17: 988-997.
- PACE, M.R. y V. ANGYALOSSY. 2013. Wood anatomy and evolution: a case study in the Bignoniaceae. *International Journal of Plant Sciences* 174: 1014-1048.
- PACE, M.R., L.G. LOHMANN, R.G. OLMSTEAD y V. ANGYALOSSY. 2014. Wood anatomy of major Bignoniaceae clades. *Plant Systematics and Evolution* 967-995.
- PENNINGTON, R.T. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography, and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests. En R. T. Pennington, G. P. Lewis, y J. A. Ratter [eds.], *Neotropical savannas and seasonally dry forests. Plant diversity, biogeography, and conservation*, 449. Taylor & Francis, Boca Raton, Florida.
- PENNINGTON, R.T., M. LAVIN y A. OLIVEIRA. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the

- tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 40: 437-457.
- PHEND, D. y W.D. DICKISON. 1985. Wood anatomy of the Styracaceae: evolutionary and ecological considerations. *IAWA Journal* 6: 3-22.
- POCKMAN, W.T. y J.S. SPERRY. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonora Desert Vegetation. *American Journal of Botany* 87: 1287-1299.
- POORTER, L., I. McDONALD, A. ALARCÓN, E. FICHTLER, J.-C. LICONA, M. PEÑA-CLAROS, F. STERCK, ET AL. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *The New Phytologist* 185: 481-92.
- PRESTON, K.A., W.K. CORNWELL, y J.L. DENOYER. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170: 807-818.
- QUINTANAR ISAIÁS, A., M. VELÁZQUEZ NÚÑEZ, F. SOLARES ARENAS, C. DE LA P. PÉREZ OLVERA, y A. TORRE-BLANCO. 2005. Secondary stem anatomy and uses of four drought-deciduous species of a tropical dry forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 53: 29-48.
- RAMÍREZ -MARTÍNEZ, M. 2015. Anatomía de la madera de algunas especies de una selva baja caducifolia de Tamaulipas. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Autónoma de México, México, D.F.
- REBOLLAR-DOMÍNGUEZ, S., C. DE LA P. PÉREZ-OLVERA, y A. QUINTANAR-ISAÍAS. 1997. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana subperennifolia de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical* 44-45: 67-77.
- REYES-SANTAMARÍA, I., T. TERRAZAS, A.F. BARRIENTOS-PRIEGO, y C. TREJO. 2002. Xylem conductivity and vulnerability in cultivars and races of avocado. *Scientia Horticulturae* 92: 97-105.
- ROIG, F.A., J.J. JIMENEZ-OSORNIO, J. VILLANUEVA-DIAZ, B. LUCKMAN, H. TIESSEN, A. MEDINA, y E.J. NOELLEMAYER. 2005. Anatomy of growth rings at the Yucatan Peninsula. *Dendrochronologia* 22: 187-193.
- R CORE TEAM, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. Viena, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- RUXTON, G. 2006. The unequal variance t-test is an underused alternative to Student's t-test and the Mann-Whitney U test. *Behavioral Ecology* 17(4): 688-690.
- RZEDOWSKI, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3-21.
- RZEDOWSKI, J. 2006. Vegetación de México. Primera Ed. Digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.

- SAS INSTITUTE INC. 2008. SAS/STAT User's Guide. Release 9.2. SAS Institute Inc., North Carolina.
- SCHOLZ, A., D. RABAEY, A. STEIN, H. COCHARD, E. SMETS y S. JANSEN. 2013. The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species. *Tree Physiology* 33: 684-94.
- SCHREIBER, S.G., U.G. HACKE y A. HAMANN. 2015. Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal transplant experiment with a widespread boreal tree. *Functional Ecology* 29: 1392-1401.
- SONSIN, J.O., P.E. GASSON, C.F. BARROS y C.R. MARCATI. 2012. A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado s.s. and adjacent gallery forest). *Botanical Journal of the Linnean Society* 170: 257-276.
- SPERRY, J.S., F.C. MEINZER y K.A. MCCULLOH. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment* 31: 632-45.
- STEUDLE, E. 2001. The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plant roots. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 52: 847-875.
- TAIZ, L. y E. ZEIGER. 2006. Plant physiology. 4th ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- TREJO, I. y R. DIRZO. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2084.
- TYREE, M.T. y F.W. EWERS. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *The New Phytologist* 119: 345-360.
- TYREE, M.T. y J.S. SPERRY. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 40: 19-38.
- WIEMANN, M. C., WHEELER, E. A., MANCHESTER, S. R. & PORTIER, K. M. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139: 83-100.
- ZHANG, S.-Y., P. BAAS y M. ZANDEE. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA Journal* 13: 307-349.
- ZIMMERMANN, M.M. 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer, Berlin.