



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

SISTEMATICA

**EL XILEMA SECUNDARIO DE ESPECIES NATIVAS DE UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO DEL ESTADO DE MÉXICO: ANATOMÍA ECOLÓGICA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ROSALBA LUNA CÉSPEDES

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SILVIA AGUILAR RODRÍGUEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DR. J. DANIEL TEJERO DÍEZ

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA, UNAM

MÉXICO, CD. MX. ENERO, 2019.



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

UNAM POSGRADO
Ciencias Biológicas

COORDINACIÓN

OFICIO CPCB/1090/2018
Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de septiembre de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **LUNA CESPEDES ROSALBA**, con número de cuenta 90108972, con la tesis titulada: "El xilema secundario de especies nativas de un bosque tropical caducifolio del Estado de México: anatomía ecológica.", realizada bajo la dirección de la **DRA. SILVIA AGUILAR RODRIGUEZ**:

Presidente:	DRA. ESTELA SANDOVAL ZAPOTITLA
Vocal:	DRA. SUSANA VALENCIA ÁVALOS
Secretario:	DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Suplente:	DR. MARCELO RODRIGO PACE
Suplente:	DR. JOSÉ DANIEL TEJERO DIEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 16 de noviembre de 2018.

DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Unidad de Posgrado (Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas Edificio D, 1er. Piso, Circuito de Posgrados Cd. Universitaria Delegación Coyoacán C.P. 04310 México, D.F. Tel. 5625 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx>)

Agradecimientos institucionales

Al posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Por darme la oportunidad de pertenecer y realizar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento durante mi programa de estudios y proyecto de investigación en maestría.

A la Dra. Silvia Aguilar Rodríguez por la dirección en la planeación, ejecución y culminación de esta investigación, además de sus consejos y sobre todo su confianza y amistad.

A los miembros del Comité tutor: Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado y Dr. José Daniel Tejero Díez, por la guía, revisión y comentarios que sirvieron para enriquecer el contenido de este proyecto y culminación.

A los miembros del jurado: Dra. Estela Sandoval Zapotitla, Dra. Susana Valencia Ávalos y Dr. Marcelo Rodrigo Pace, por su tiempo y sugerencias para mejorar este trabajo.

Agradecimientos a título personal

A todos mis amigo@s: Araceli, Carmen, Eduardo, Fanny, Mich, Sandy; y compañeros del laboratorio que hicieron que ir todos los días a la facultad fueran agradables y divertidos.

En especial a mi amiga Sandy por su apoyo y ayuda al procesar mis muestras, por esos días de vacaciones en que nos hacíamos compañía y largas charlas. A Carmen y Eduardo por su amistad desinteresada y por todo el apoyo incondicional que han brindado en esta etapa de mi vida.

A la bióloga Dalia Grego Valencia técnico académico del laboratorio de anatomía vegetal por sus enseñanzas, apoyo y asesoría en el procesamiento de las muestras para el desarrollo de mi investigación.

Contenido

Resumen	1
Abstract	3
Introducción	5
Hipótesis	9
Objetivos.....	9
Objetivo General.....	9
Objetivos particulares	10
Antecedentes	10
Material y métodos	12
Descripción del área de estudio	14
Especies evaluadas para el estudio	17
Trabajo de campo	21
Investigación documental	22
Trabajo de laboratorio	22
Procesamiento y análisis de datos	28
Vasos	36
<i>Vasos/mm²</i>	36
<i>Diámetro de vasos</i>	39
<i>Longitud de elemento de vaso.</i>	43
<i>Diámetro de punteaduras intervasculares:</i>	45
Fibras	46
<i>Longitud de fibras</i>	46

<i>Grosor de la pared de las fibras</i>	48
Porcentaje de Parénquima (PT)	49
Densidad específica de la madera (DE).....	52
Índices anatómico-ecológicos.....	53
<i>Índice de vulnerabilidad (IV)</i>	57
<i>Índice de mesomorfía (IM)</i>	57
<i>Índice de vasos agrupados (IVG)</i>	57
Correlación entre caracteres anatómicos cuantitativos.....	61
Correlación de los caracteres anatómicos cuantitativos de la madera de 60 especies con el tamaño del individuo, diámetro del tallo y la densidad específica de la madera	61
Correlación de los caracteres anatómicos de la madera, caracteres morfológicos y densidad de la madera de las especies estudiadas y las variables ambientales.....	64
Análisis multivariado.....	65
Similitud fenética.....	68
Discusión	70
a) Anatomía ecológica de la madera a nivel florístico	70
b) Características anatómicas de la madera y su relación con la humedad del suelo, altitud y DE.....	77
c) Similitud fenética (Similitudes estructurales en especies del BTC de Tonatico).....	81
Conclusiones	87
Anexo 1	88
Literatura citada	93

Índice de tablas

Tabla 1. Listado de los árboles seleccionados por su valor de importancia (V.I.) para el estudio del bosque tropical caducifolio del municipio de Tonalico, arreglados por familia, nombre científico y número de colecta Se presenta la altura y diámetro del tallo principal de cada individuo. (Todos los números de colecta corresponden a S. Aguilar).....	18
Tabla 2. Listado de los arbustos seleccionados por su frecuencia para el estudio del bosque tropical caducifolio del municipio de Tonalico, arreglados por familia, nombre científico y número de colecta (Todos los números de colecta corresponden a S. Aguilar).	19
Tabla 3. Lista de las variables evaluadas de cada una de las especies y de los factores ambientales.	27
Tabla 4. Valores promedio de las características cuantitativas, densidad específica de la madera y rasgos morfológicos de 60 especies de árboles y arbustos de una selva baja caducifolia de Tonalico, Estado de México.....	31
Tabla 5 Índices anatómicos-ecológicos de las 60 especies estudiadas.....	54
Tabla 6 Comparación de BTC de México. Algunas características abióticas e IV.....	60
Tabla 7 Correlación de Pearson entre seis caracteres cuantitativos de la madera de las 60 especies estudiadas	61
Tabla 8. Correlación de las características cuantitativas de la madera de 60 especies con el tamaño de los individuos, diámetro del individuo y la densidad específica.....	62
Tabla 9. Correlación de Pearson de los caracteres de la madera y las variables ambientales	64
Tabla 10. Coeficientes de correlación canónica (ACC) del análisis estadístico realizado de las variables cuantitativas de las especies estudiadas con las variables ambientales.	65
Tabla 11. Análisis de correlación canónica (ACC) de las variables cuantitativas de la madera y las variables ambientales.	67

Índice de figuras

Fig. 1. Diagrama de flujo del método.....	13
Fig. 2. Área de estudio. Círculos morados lugares de colecta de las especies	16
Fig. 3. Diagrama de la temperatura y precipitación del área de estudio.....	17
Fig. 4. Diagrama de flujo de la metodología seguida para el análisis de datos.....	28
Fig. 5. Diagrama de barras de las categorías de los vasos por mm ² de las especies evaluadas (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).....	36
Fig. 6 Secciones transversales de 15 especies de árboles del bosque tropical caducifolio de Tonicato, Edo. de México. Ordenado por familia, se observa la diferencia del diámetro de vasos entre las especies.....	37
Fig.7. Secciones transversales de 15 especies de árboles del bosque tropical caducifolio de Tonicato, Edo. de México, ordenados por familia.	38
Fig. 8. Comparación de la distribución de la frecuencia de vasos/mm ² entre árboles y arbustos (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).....	39
Fig. 9. Cortes transversales de 15 especies de árboles del bosque tropical caducifolio de Tonicato, ordenados por familia.....	40
Fig.10. Secciones transversales de 15 arbustos del bosque tropical caducifolio de Tonicato, Edo. de México.....	41
Fig. 11. Cortes transversales de 15 especies de arbustos del bosque tropical caducifolio de Tonicato. Ordenados por familia.....	42
Fig. 12 Comparación del diámetro de vasos entre árboles y arbustos (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).	43

Fig. 13. Diagrama de categorías de la longitud del elemento de vaso de las especies (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).	44
Fig. 14. Comparación de la longitud de elemento de vaso entre árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).	44
Fig. 15. Diagrama de barras de las categorías de las punteaduras intervasculares de las especies evaluadas arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).....	45
Fig. 16. Comparación del diámetro de punteaduras intervasculares entre árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989)......	46
Fig.17. Diagrama de barras de las categorías de la longitud de fibra de las especies (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).	47
Fig.18. Comparación de la longitud de fibras de los árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).	47
Fig. 19. Diagrama de barras de las categorías de grosor de pared de las fibras de las especies (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989)......	48
Fig. 20. Comparación de grosor de pared de fibra entre árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).	49
Fig. 21. Distribución del promedio del parénquima total (PT) en las especies.....	50
Fig. 22. Comparación del porcentaje de parénquima entre árboles y arbustos.	51
Fig. 23. Presencia y ausencia del parénquima axial (PA) entre los árboles y arbustos.....	51
Fig. 24. Diagrama de las categorías de la densidad específica de las maderas (g/cm^3) de las especies evaluadas (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).....	52

Fig. 25. Comparación de la distribución de la densidad específica entre los árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).....	53
Fig. 26. Diagrama de los índices anatómico-ecológicos de las especies evaluadas. Índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM).....	58
Fig. 27. Índices anatómico-ecológicos. Índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM) entre los árboles y arbustos.....	59
Fig. 28. Comparación del porcentaje de vasos agrupados entre árboles y arbustos.....	59
Fig. 29. Gráficas de correlación de Pearson. A) Correlación de la altura(tamaño) de los individuos con el diámetro del tallo, B) Correlación de la altura con la densidad específica y C) Correlación del diámetro del tallo con la densidad específica	63
Fig. 30. Posición de las variables ambientales y los caracteres de la madera de los individuos estudiados de acuerdo con sus correlaciones con los dos ejes canónicos	65
Fig. 31. Fenograma de las especies evaluadas, Obtenido en el programa estadístico Infostat.....	69

Resumen

Los estudios que tratan de explicar la interacción entre el xilema de plantas leñosas y el ambiente en regiones donde existe una marcada temporalidad, como es el bosque tropical caducifolio no han sido fácil de interpretar. Los factores pueden ser numerosos ya que estos bosques presentan una elevada diversidad de flora leñosa y una complejidad topográfica y geológica; además, ocupan una posición de frontera entre el mundo tropical y el templado. En México estudios anatómicos del xilema secundario en zonas tropicales, bajo el esquema de la anatomía ecológica, han sido poco abordados. El principal objetivo de este estudio fue evaluar, bajo un concepto de similitud numérica, posibles convergencias estructurales de la madera, así como su densidad específica, en árboles y arbustos de un bosque tropical caducifolio de Tonatico, Estado de México. Se estudiaron características cuantitativas de vasos, fibras y porcentaje de parénquima de la madera; además de su densidad específica y características morfológicas de 60 especies leñosas (árboles y arbustos). Se calcularon los índices anatómico-ecológicos (vulnerabilidad, mesomorfía y agrupación de vasos) y se realizaron análisis de correlación de Pearson, canónica y un análisis de semejanza, para encontrar posibles grupos funcionales. Los resultados obtenidos mostraron que el contraste dado por la época de lluvia/sequía, se correlaciona con las características anatómicas de las especies que crecen en las partes media/altas de la barranca. A diferencia de éstas, las que habitan en el fondo tienen características anatómicas relacionadas con un ambiente mésico. Es aquí donde se muestran los elementos vasculares (elementos de vaso y fibras) con mayores dimensiones, así como los valores más grandes en el tamaño de los individuos y diámetros de sus

troncos. Al analizar en su conjunto a todas las especies, las características en las dimensiones de los elementos de vaso y su agrupación, siguen las estrategias ecológicas relacionada con el índice de vulnerabilidad e índice de vasos agrupados para ambientes donde existe una marcada estacionalidad climática. Sin embargo, la relación del índice de mesomorfía muestra que también existen maderas mesomórficas. Es probable que esta última condición esté en relación con la fenología de las especies y el porcentaje de parénquima axial, lo que parece formar parte de los mecanismos de compensación entre la seguridad y eficiencia en la conducción del xilema de las especies. Los resultados de los índices ecológicos de este estudio se sustentan por otros realizados en áreas climáticas similares y también coinciden con el porcentaje de la humedad de suelo que se presenta a lo largo del gradiente altitudinal en la barranca de Tonatico. El análisis de similitud permitió inferir una relación entre dimensiones de los elementos vasculares evaluados que son propios de los nichos ecológicos que las especies ocupan a lo largo de la barranca, así como de la forma de vida de las especies.

Abstract

Studies that try to explain the interaction between the xylem of woody plants and the environment in regions where there is a marked temporality, such as the tropical deciduous forest, have not been easy to interpret. The factors can be numerous since these forests present a high diversity of woody flora and a topographic and geological complexity. In addition, they occupy a frontier position between the tropical and the temperate world. In Mexico, anatomical studies of secondary xylem in tropical zones, under the ecological anatomy scheme, have been little addressed. The main objective of this study was to evaluate, under a concept of numerical similarity, possible structural convergences of the wood, as well as its specific density, in trees and shrubs of a tropical deciduous forest of Tonatico, State of Mexico. Quantitative characteristics of vessels, fibers and parenchyma percentage in wood were studied; plus specific density and morphological characteristics of 60 woody species (trees and shrubs). The anatomical/ecological indexes (vulnerability, mesomorphy and grouping of vessels) were calculated and Pearson correlation, canonical analysis, and a similarity analysis were performed to find possible functional groups. The results obtained showed that the contrast given by the rain/dry season correlates with the anatomical characteristics of the species that grow in the middle/upper parts of the gully. Unlike of these species, those that inhabit the bottom have anatomical characteristics related to a mesic environment; in this zone vascular elements (vessel elements and fibers) have larger dimensions, as well as the largest values in the individual's size and diameters of their trunks. When analyzing all the species as whole, the characteristics in the dimensions of vessel elements and their grouping, follow the

ecological strategies related to the index of vulnerability and index of vessels grouped for environments where there is a marked climatic seasonality. However, the ratio of the mesomorphic index shows that there are also mesomorphic woods. It is probable that this last condition is related to the phenology of the species and the percentage of axial parenchyma, which seems to be part of the mechanisms of compensation between the safety and efficiency in driving the xylem of the species. The results of the ecological indices of this study are supported by others carried out in similar climatic areas and also coincide with the percentage of soil moisture that occurs along the altitudinal gradient in the Tonatico gully. The similarity analysis allowed us to infer a relationship between dimensions of the evaluated vascular elements that are typical of the ecological niches that the species occupy along the gully, as well as the species life-form.

Introducción

Las especies vegetales que se desarrollan en estos climas adoptan una distribución y comportamientos específicos, relacionados con procesos evolutivos y fenómenos ambientales particulares (Polanco-Tapia y Grande, 2009). Una característica evidente en este tipo de vegetación es que la mayoría de las especies leñosas pierden su follaje durante el periodo de estiaje. Además de su fenología foliar, aspectos anatómicos de sus maderas frecuentemente están relacionados con la adaptación de estas especies a su ambiente (Pockman y Sperry, 2000).

La madera en las plantas leñosas está formada por un tejido denominado xilema secundario. Éste tiene funciones múltiples, tal como conducir agua y minerales del suelo hasta las hojas de la planta, proporcionar soporte mecánico y actuar como un importante tejido de almacén de nutrientes; para defensa puede contener compuestos químicos, como resinas, gomas, taninos y contenidos minerales (Harmon *et al.*, 1986; Kozłowski 1992; Myburg *et al.*, 2013). Esta multiplicidad de funciones se regula para que las especies logren sobrevivir y tener éxito reproductivo en los ambientes donde se desarrollan; para ello, varios elementos celulares de la madera tienen que responder estructuralmente ante dichas necesidades. En este sentido, es común que caracteres anatómicos de la madera, sean un reflejo las condiciones fisiológicas, climáticas, o los procesos evolutivos de las especies. De todo esto, es un hecho que la variación en el tamaño, la forma, disposición y frecuencia de los diferentes tipos de células que forman el xilema secundario, ha permitido que las plantas leñosas actualmente dominen varios biomas.

Estudios eco-anatómicos del xilema secundario a nivel de floras han mostrado ciertas convergencias entre especies, asociadas con el clima local donde ellas crecen, independientemente de sus linajes (Carlquist, 2001). Por ejemplo, con relación a los elementos de vaso, su acortamiento, disminución en su diámetro y aumento en el grosor de su pared, son caracteres que permean en las maderas de este tipo de vegetación (Barajas-Morales, 1985; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2001). Sin embargo, a pesar de que se puedan establecer algunas generalizaciones, la composición de la flora entre localidades varía en función de la región (Trejo, 1998). En ambas situaciones, los contrastes en la composición florística y el ambiente recaen en diferencias anatómicas de la madera en el nivel de comunidad y de especie. Solo por citar un ejemplo, el diámetro y frecuencia de los vasos, tipo de placas de perforación, longitud de elementos de vaso y tipos de fibras, se han discutido en términos de seguridad y eficiencia en el transporte de agua (Carlquist, 2012, De Micco y Aronne, 2012), por lo que sus características celulares se modifican dependiendo del grado de humedad del suelo y de factores como el clima, la altitud y la latitud (Wodzicki, 2001).

Existen indicadores (expresiones numéricas) que coadyuvan a interpretar la relación entre la estructura de la madera con aspectos ecológicos. Los índices de vulnerabilidad (IV), mesomorfía (IM) y vasos agrupados (IVA) fueron propuestos por Carlquist (1977) y buscan determinar el grado de seguridad o eficiencia que presentan los elementos de conducción que se desarrollan en un medio determinado. Por ejemplo, se ha dicho que el IM es más útil en el análisis de maderas de angiospermas y en la relación predictiva con la ecología, que una fórmula de conductividad, ya que corre paralela a

gradientes ecológicos, esto es, existe una pérdida gradual en la seguridad, conforme la madera se vuelve más mesomórfica (Carlquist y Hoekman, 1985). Algunos autores han argumentado la carencia de significado predictivo o funcional de dichos índices, basándose en el hecho de que en ciertos casos los valores obtenidos muestran un amplio intervalo de variación, a pesar de la uniformidad del hábitat (Lindorf, 1994). A pesar de que puedan existir amplias discrepancias, los índices de Carlquist son los únicos que se han propuesto para determinar relaciones de elementos de conducción con el medio donde crece la planta (León, 2005).

Otra propiedad que refleja adaptaciones estructurales del xilema secundario al ambiente es la densidad específica de la madera (DE). Por ejemplo, en maderas densas generalmente existen fibras con paredes gruesas (Barajas-Morales 1987; Fujiwara 1992, Denne y Hale 1999) y sus vasos agrupados presentan diámetros menores a 100 μm ; rasgos que se asocian con ambientes de poca humedad. Por lo tanto, la DE además de la resistencia mecánica de la planta, predice capacidades hidráulicas del tallo, es decir, entre más seguro sea un xilema, mayor será su densidad (Swenson y Enquist, 2007). Con base en la DE, también se han deducido estados sucesionales a nivel de comunidad. Esto es, especies con un rápido crecimiento radial presentan DE bajas en su madera y es una característica de sucesión temprana; en contraparte, especies de crecimiento lento muestran alta DE y ésta se asocia a un momento sucesional tardío (Steege y Hammond, 2001; Woodcocky Shier 2002). La variación intracomunitaria de la DE en las especies, también se ha explicado como el resultado del espacio que ocupa ecológicamente en una comunidad una especie (Borchert, 1994) y la variación en la forma de crecimiento, esperanza de vida

(Martínez-Cabrera *et al.*, 2009). Con base en lo anterior es de notarse que, a pesar de que se pueden establecer tendencias a nivel de comunidad, sobre el comportamiento de ciertos elementos celulares del xilema secundario con la DE, todavía quedan vacíos por resolver. Una comunidad vegetal puede presentar propiedades distintivas con respecto a otras similares y éstas pueden deberse a su composición florística y/o clima local. Entonces, en este nivel pueden coexistir varios grados de adaptación en un mismo entorno (De Micco y Aronne, 2012). Ciertos estudios sugieren que la densidad de la madera es una propiedad influenciada por una anatomía compleja y que cuando existe mucha variación en ésta, es probable que las especies representen una amplia gama de estrategias ecológicas (Ziemińska *et al.*, 2013).

A pesar de que en los 80's se establecieron patrones (“comportamientos”) ecológicos universales en la anatomía del xilema secundario (Baas, 1986), pueden observarse discrepancias en los resultados, pues el componente específico de cada comunidad, así como las condiciones ambientales, van a influir de manera particular. En México muy poco se ha abordado sobre estos temas en el nivel de floras (Barajas-Morales, 1985; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2001; Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005). La importancia de la relación estructura/función en las plantas se ha retomado recientemente en función del cambio climático (Baas *et al.*, 2013) y la estructura de la madera tiene un papel evidente cuando se toman en cuenta las tendencias ecológicas en la evolución de rasgos morfo-anatómicos. Para coadyuvar en el conocimiento de la ecología anatómica de maderas, en el presente trabajo se estudió la diversidad estructural de la madera de especies de un bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski, 2006) localizado en el municipio de

Tonatico, Estado de México. La finalidad del estudio fue relacionar los caracteres microscópicos del xilema secundario con aspectos ambientales que se presentan en este hábitat.

Hipótesis

Si una estacionalidad marcada en la humedad, llevan a una disminución y agrupación de los elementos vaso, así como al aumento en el grosor de la pared de las fibras, entonces se espera que los árboles y arbustos que se desarrollan en un BTC reflejen similitudes estructurales asociadas con su hábito y con el entorno climático donde ellas prosperan. Lo anterior se verá reflejado en otros atributos de la madera como la densidad específica (DE).

Objetivos

Objetivo General

Evaluar convergencias estructurales de la madera, a partir de la medición de rasgos cuantitativos de los elementos de vaso, fibras y parénquima; así como de la densidad específica en árboles y arbustos de un bosque tropical caducifolio, bajo un concepto de similitud numérica.

Objetivos particulares

- Evaluar cuantitativamente los atributos de los elementos de vaso, fibras y porcentaje del parénquima de los árboles y arbustos del bosque tropical caducifolio.
- Establecer relaciones entre caracteres anatómicos y la densidad específica de la madera, con el diámetro del tallo y altura de los individuos.
- Relacionar las características anatómicas de las especies con la altitud y humedad del suelo, de la región donde crecen las especies.
- Llevar a cabo un análisis anatómico de los taxa utilizando similitud fenética, para analizar posibles convergencias estructurales de la madera.

Antecedentes

En diferentes regiones del mundo, estudios eco-anatómicos a nivel de floras han buscado conocer cómo varían los elementos xilemáticos de sus especies ante las condiciones del medio donde ellas crecen (Baas, 1973, Dickinson *et al.*, 1978; Baas *et al.*, 1983; Baas y Carlquist, 1985; Carlquist y Hoekman, 1985; Zhang *et al.*, 1992; Villagra y Roig, 1997; Sidiyasa y Baas, 1998; Moglia y López, 2001; León, 2005). Sin embargo, en México son raros los estudios anatómicos en ambientes tropicales, los cuales sólo se quedan a nivel descriptivo cuando se toma en cuenta la flora regional o local. De los trabajos descriptivos para el BTC destaca el de Barajas-Morales y León-Gómez (1989),

quienes refieren 72 especies de Chamela, Jalisco. Recientemente Ramírez-Martínez *et al.* (2017) comparan las características anatómicas entre 21 especies de la selva baja caducifolia (= BTC) de Tamaulipas, asimismo, las contrastan con las de la BTC de Chamela. Para una selva alta (= BTP) se registra el de Barajas-Morales *et al.* (1979, 1997). Otros estudios dan a conocer las descripciones de sólo pocas especies, sin abarcar la mayoría de los taxa de una región (De la Paz *et al.*, 1980; Rebollar *et al.*, 1996). Con respecto a estudios eco-anatómicos para climas tropicales sólo se registra el de Barajas-Morales (1985) quien realiza una comparación entre dos selvas; baja caducifolia y alta perennifolia. En este estudio se destacan diferencias significativas entre los dos ecosistemas para diámetro, espesor de la pared y abundancia de vasos, longitud de elementos de vaso y fibras además de altura de radios.

En otras partes del mundo se han realizado estudios sobre densidad específica de la madera (DE) y su correlación con variables abióticas (temperatura, precipitación y suelo), gradientes ambientales (elevación y latitud) y hábito de las especies (Lawton, 1984; Wiemann y Williamson, 1989; Muller-Landau, 2004; Preston *et al.*, 2006; Chave *et al.*, 2006; Swenson y Enquist, 2007; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Schuldt *et al.*, 2013; Monteoliva *et al.*, 2015). En México Barajas-Morales (1987) comparó la gravedad específica (GE) de la madera de dos bosques tropicales en México e infiere aspectos anatómicos. Posteriormente Aguilar-Rodríguez *et al.* (2001) contrastan la DE con características de las fibras entre las especies de un bosque mesófilo de montaña y un matorral xerófilo. En general, diferentes estudios descriptivos se hacen acompañar de valores de DE.

Es evidente que los trabajos sobre anatomía ecológica en poblaciones de diferentes formaciones vegetales no han tenido una continuidad en nuestro país, además en ninguno de esos casos se tiene registro de una valoración a través de algún método numérico que defina grupos estructurales de la madera. Los de DE son mucho más dispersos y escasos.

Desde principios de este siglo se ha hecho hincapié en la importancia de saber la procedencia geográfica y factores climáticos que relacionen las características anatómicas de la madera con las especies (Noshiro y Baas, 2000), así como su asociación con la DE como un rasgo clave de la ecología de una planta (Barajas-Morales 1985; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009). Los alcances que este tipo de trabajos tienen para las selvas de nuestro país, abarcan los de la paleobotánica, reforestación, determinación taxonómica, arquitectura hidráulica, convergencias evolutivas y usos potenciales, entre otros. Además, es un hecho que la madera refleja la historia climática del sitio que el individuo ha habitado (Baas *et al.*, 2013). Debido a que el BTC puede contribuir considerablemente en la captura de carbono el estudio de los caracteres anatómicos de la madera y la DE en las especies que lo habitan es relevante.

Material y métodos

El estudio se realizó en cuatro fases. La primera consistió en seleccionar a las especies; la segunda fue el trabajo de campo para la recolección de muestras de madera,

ejemplares de referencia y suelo; la tercera fase se basó en actividades de laboratorio. En la cuarta fase se llevó a cabo el procesamiento y análisis de los datos (Figs. 1 y 4).

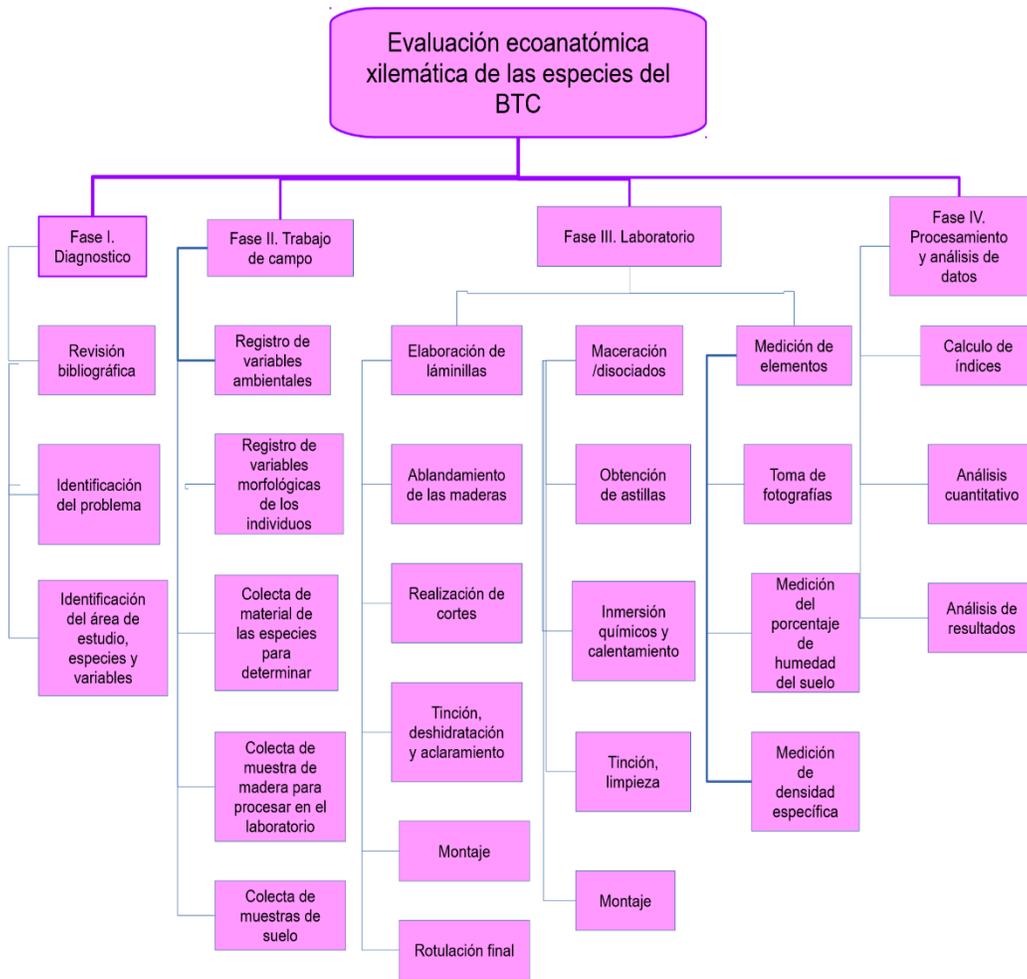


Fig.1. Diagrama de flujo del método

Descripción del área de estudio

Para el estudio se escogió el BTC que se encuentra en las cañadas al sur del municipio de Tonatico, Estado de México. Ésta se ubica a 88 km de Toluca y a 30 km de Cuernavaca en línea recta (Fig. 2). Se accede a partir de la ciudad de Toluca por la carretera federal 55 Toluca-Tenango de Arista, rumbo a Villa Guerrero e Ixtapan de la Sal y a partir de este último poblado, por la carretera libre Ixtapan de la Sal-Taxco. El polígono estudiado se establece entre las coordenadas: 18° 42' 21" N y 99° 47' 36.6" O, 18° 47' 45" N y 99° 41' 09" O, 18° 46' 58.44" N y 99° 40' 02.66" O y por último 18° 46' 38.8" N y 99° 40' 37.9" O (INEGI, 2000). En la región se presenta una serie de cerros y llanos, surcados por barrancas, cuyo intervalo de altitud va de 1504 m en las barrancas a 1900 m en los cerros. Forman parte de los declives del edificio volcánico Nevado de Toluca (Vázquez-Illana, 1999); a su vez es parte de la frontera de las provincias geológicas-fisiográficas de la cuenca del río Balsas (Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur). Por ello, su litología es compleja, con predominio de rocas sedimentarias marinas (calcáreas) y continentales, en ocasiones se encuentran rocas metamórficas o andesíticas (SPP, 1981). La constitución litológica descrita condiciona que existan diversos tipos de suelo, se presentan suelos de tipo regosol, vertisol y leptosol (SSP, 1981). En general el suelo de las barrancas de Tonatico presenta un pH neutro (6.8) en las cimas y en las laderas ligeramente ácido (6.3), rico en materia orgánica, un intercambio catiónico medio a alto y en cuanto a calcio y magnesio intercambiable, es de medio a alto. Existe en esta localidad un clima semicálido húmedo (García, 2004). La precipitación anual acumulada es de 963.8 mm; con lluvias predominantes en verano (junio a septiembre) y los meses secos se presentan entre

noviembre y abril. La temperatura promedio anual en esta zona es de 20°C (Fig. 3). El bosque tropical caducifolio de donde se tomaron las muestras para este estudio se caracteriza fisonómicamente porque sus árboles son de copas extendidas, con alturas promedio entre 7 y 8 m. y se pueden encontrar árboles de mayor tamaño (hasta 12 m) aislados, como *Leucaena leucocephala* y *Ceiba aesculifolia*. (Kunth) Britten & Baker f. Se registran para la zona ca. de 200 especies leñosas (Gómez-Roa, 2013). Estructuralmente se identifican tres estratos florísticos: el arbóreo, el arbustivo/arborescente y el herbáceo. En el estrato arbóreo las especies con mayor valor de importancia (Gómez-Roa, 2013) son: *Ficus petiolaris* Kunth (amate), *Casimiroa edulis* La Llave y *Lex* (palo blanco), *Eysenhardtia polystachya* (Ortega) Sarg. (palo dulce), *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult, *Leucaena* spp. (guajes), *Acacia* spp. (huizaches), *Brahea dulcis* (Kunth) Mart (palmera), *Bursera* spp. (cuajotes) y *Ceiba* spp. (pochote) principalmente. El estrato arbustivo/arborescente puede ser muy denso sobre todo en época de lluvia. El estrato herbáceo es pobre, excepto donde existe impacto del dosel. Son característicos los bejucos y lianas delgadas (Trejo, 1998). En el sitio se tiene una estimación elevada de representantes leñosos, con 93 especies arbóreas y 114 arbustivas (Luna-Céspedes, 2014).

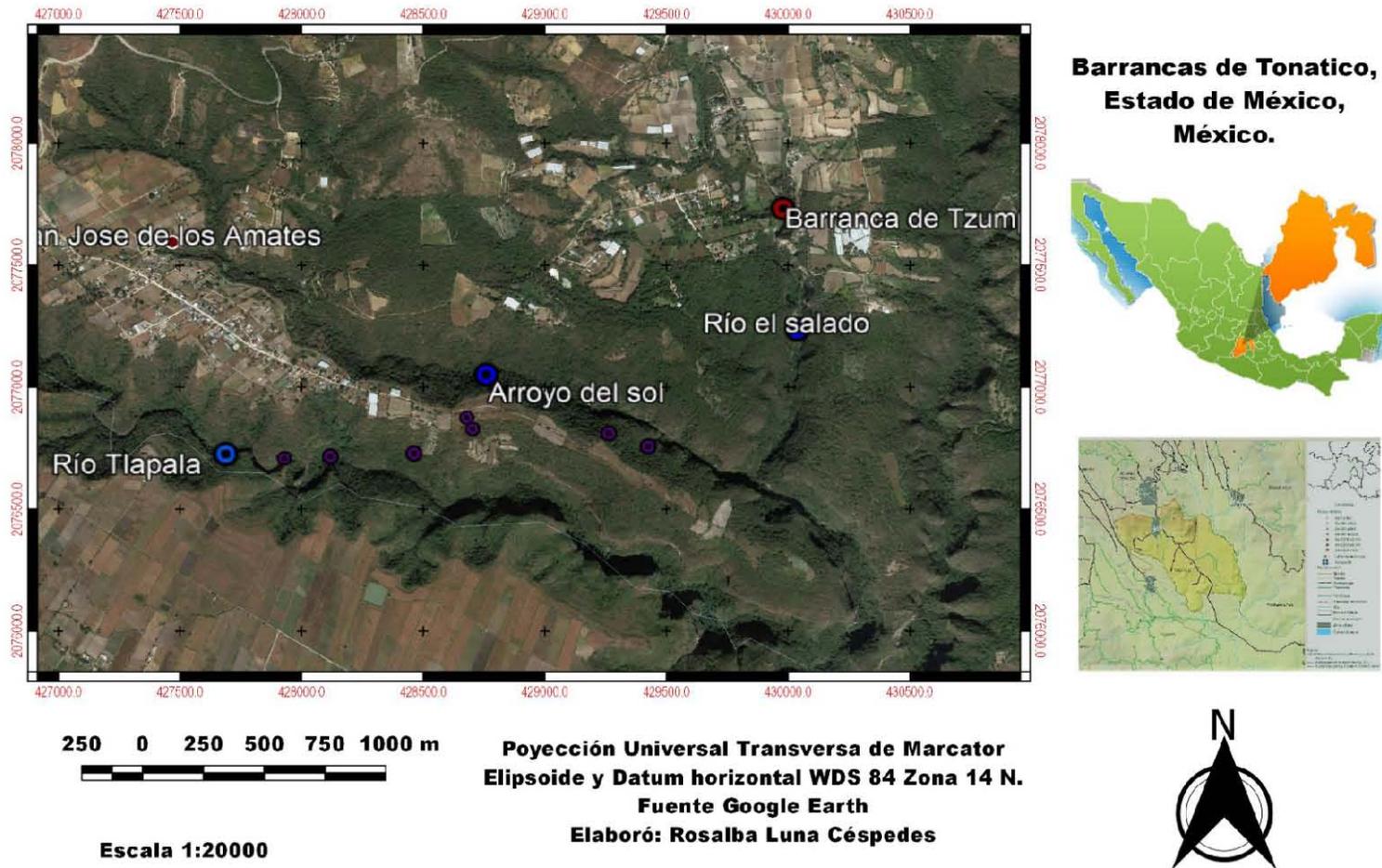


Fig.2. Área de estudio. Círculos morados lugares de colecta de las especies.

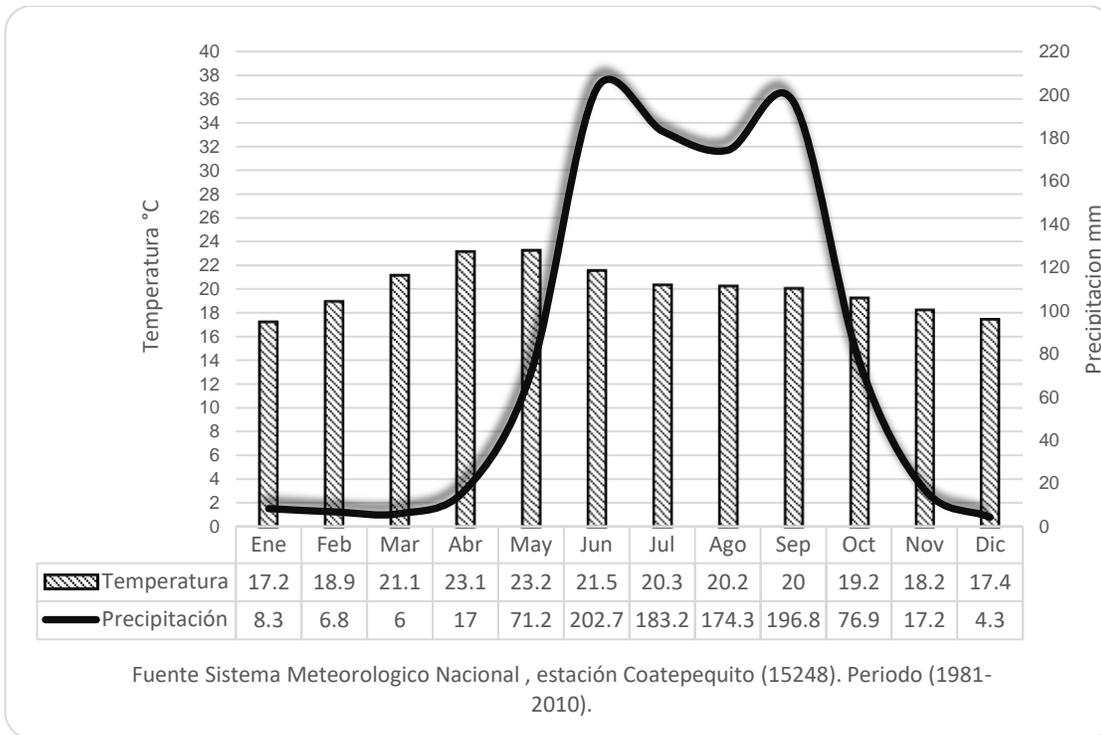


Fig.3. Diagrama de la temperatura y precipitación del área de estudio.

Especies evaluadas para el estudio

Con base en la lista de especies leñosas registradas en las barrancas de Tonatico, se seleccionaron aquellas con valor de importancia de acuerdo con el método propuesto en (Gómez-Roa, 2013). En el caso de los arbustos se seleccionaron aquellos con mayor frecuencia. Para la realización de este trabajo se seleccionaron 30 árboles y 30 arbustos (Tablas 1 y 2), perteneciente a distintos microambientes.

Tabla 1. Listado de los árboles seleccionados de acuerdo con el valor de importancia (V.I.) del bosque tropical caducifolio del municipio de Tonatico, arreglados por familia, nombre científico y número de colecta. Se presenta la altura y diámetro del tallo principal de cada individuo. (Todos los números de colecta corresponden a S. Aguilar).

Familia	Nombre científico	Altura (m) / diámetro (cm)	V.I.	No. de colecta
Anacardiaceae	<i>Pistacia mexicana</i> Kunth	8/2	6.3	756
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i> L.	4.5/9	1	798
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i> L.	2.5/2	1	766
Apocynaceae	<i>Stemmadenia pubescens</i> Benth.	4/7	1	777
Araliaceae	<i>Oreopanax peltatus</i> Linden ex Regel	10/25	3.1	818
Asteraceae	<i>Liabum glabrum</i> var. <i>hypoleucum</i> Greenm.	5/4	3.4	781
Asteraceae	<i>Sinclairia caducifolia</i> (B.L. Rob. & Bartlet) Rydb.	5/5.72	3.8	720
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i> Kunth	10/20.69	1	816
Bignonaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	8/5	1	823
Burseraceae	<i>Bursera bipinnata</i> (DC.) Engl.	6/19.1	3.73	731
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i> (DC.) Bullock	7/14	1.7	774
Burseraceae	<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	8/21.33	2.2	758
Burseraceae	<i>Bursera glabrifolia</i> (Kunth) Engl.	8/20.05	1	776
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	10/13.37	2.9	759
Cannabaceae	<i>Celtis caudata</i> Planch.	12/31.83	6.7	716
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	7/28	3.8	770
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur	3/3.5	4.8	700
Fabaceae	<i>Erythrina lanata</i> Rose	8/20.69	1	817
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i> (Ortega) Sarg.	15/23.24	10	726
Fabaceae	<i>Inga eriocarpa</i> Benth.	10/24.5	1	800
Fabaceae	<i>Leucaena esculenta</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Benth.	10/14.96	25.6	730
Fabaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.)	12/19.1	4.2	729
Malpighiaceae	<i>Buchonsia biocellata</i> Schltdl.	6/2	1	786
Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f	8/15.92	3	809
Malvaceae	<i>Heliocarpus americanus</i> L.	8/15.92	9	717
Meliaceae	<i>Trichilia americana</i> (Sessé & Moc.) T.D. Penn.	7/8	1	701
Moraceae	<i>Ficus pertusa</i> L.f	8/14.96	2.7	799

Familia	Nombre científico	Altura (m) / diámetro (cm)	V.I.	No. de colecta
Salicaceae	<i>Prockia crucis</i> P. Brown ex L.	3/4.5	1.2	702
Sapindaceae	<i>Thouinia villosa</i> DC.	6/19	7	792
Verbenaceae	<i>Lippia umbellata</i> Cav.	7/2	1	820

Tabla 2. Listado de los arbustos seleccionados por su frecuencia del bosque tropical caducifolio del municipio de Tonatico, arreglados por familia, nombre científico y número de colecta (Todos los números de colecta corresponden a S. Aguilar).

Familia	Nombre científico	Altura (m) / diámetro (cm)	No. de colecta
Acanthaceae	<i>Barleria micans</i> Nees	1.5/1	767
Acanthaceae	<i>Tetramerium glandulosum</i> Oerst.	1.5/1.9	810
Apocynaceae	<i>Mandevilla tubiflora</i> (M. Martens & Galeotti) Woodson	1.5/2.2	751
Asteraceae	<i>Lasianthaea crocea</i> (A. Gray) K.M. Becker	2/1.8	753
Asteraceae	<i>Montanoa bipinnatifida</i> (Kunth) K. Koch	4/5.72	772
Asteraceae	<i>Otopappus epaleaceus</i> Hemsl.	2/2.5	780
Asteraceae	<i>Otopappus tequilanus</i> (A. Gray)	2/2.4	791
Euphorbiaceae	<i>Acalypha neomexicana</i> Müll. Arg.	1/1.4	761
Euphorbiaceae	<i>Acalypha setosa</i> A. Rich.	1.5/1.5	718
Fabaceae	<i>Acacia angustissima</i> (Mill.) Kuntze	2/2.5	760
Fabaceae	<i>Desmodium infractum</i> DC.	2/1.6	779
Fabaceae	<i>Diphysa suberosa</i> S. Watson	4/6.68	757
Fabaceae	<i>Indigofera</i> sp	1.5/0.9	788
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	1.5/1.3	769
Fabaceae	<i>Piptadenia constricta</i> (Micheli & Rose ex Micheli) J.F. Macbr.	2/1.8	796
Lamiaceae	<i>Hyptis mocinoana</i> Benth.	2/1.8	806

Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i> L.	3/1.0	775
Lamiaceae	<i>Salvia purpurea</i> Cav.	2.5/0.9	783
Malvaceae	<i>Triumfetta lappula</i> L.	2/2.0	763
Plantaginacea	<i>Russelia sarmentosa</i> Jacq.	1.5/1.8	733
Primulaceae	<i>Ardisia compressa</i> Kunth	2.2/1.2	802
Rubiaceae	<i>Bouvardia multifloran</i> (Cav.) Schult. & Schult. f.	1.5/1.2	732
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	2.5/1.8	812
Rubiaceae	<i>Randia thurberi</i> S. Watson	3/3.0	721
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i> Jacq.	3.5/2	773
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L.	2/1.4	750
Solanaceae	<i>Solanum lanceolatum</i> Cav.	3/1.2	734
Verbenaceae	<i>Lantana cámara</i> L.	2/1.7	793
Verbenaceae	<i>Lantana hispida</i> Kunth	2/1.3	754
Verbenaceae	<i>Lantana velutina</i> M. Martens & Galeotti	1.5/1.2	727

Las características microscópicas de la madera, morfológicas del tallo y densidad específica que se tomaron en cuenta para este estudio se sintetizan en la Tabla 3.

Trabajo de campo

La segunda fase del estudio se llevó a cabo con trabajo de campo. Se seleccionaron individuos maduros, sanos y de tallos rectos. Se midió la altura del individuo y diámetro del tallo a 1.30 cm de distancia del suelo en árboles; en los arbustos, el valor del diámetro del tallo se obtuvo de su base.

Las muestras de madera de las especies que se emplearon en el estudio anatómico se obtuvieron de la zona más externa del tallo maduro en los árboles (aledañas a la corteza), a una altura de 1.30 cm del suelo. De los arbustos se obtuvieron en todos los casos rodajas completas de la base de sus tallos, de aproximadamente 5 cm de grosor. Posteriormente esas muestras se cortaron en cubos de aproximadamente 2 cm de lado; unas se fijaron inmediatamente en FAA (formaldehído, etanol 96°, ácido acético glacial; Ruzin, 1999), mientras que otras se mantuvieron sin fijar para obtener la densidad específica (DE). De cada individuo se colectó material de herbario con flores y/o frutos para su determinación y su resguardo en herbario. Los ejemplares herborizados quedaron depositados en el herbario IZTA (folios por asignar) de la FES Iztacala, UNAM.

La humedad del suelo es un indicador del tipo de vegetación que se desarrolla en un determinado lugar (Martínez-Fernández *et al.*, 2007); por ello, se evaluó la cantidad de humedad edáfica en la época seca y húmeda del año. Se tomaron cuatro muestras cada tres meses durante un año; esto se llevó a cabo en tres diferentes sitios del área de estudio según las asociaciones vegetales que se presentan en el BTC (Gómez-Roa, 2013). 100 g de suelo se tomaron a una

profundidad de 30 cm (Silva *et al.*, 2000) y se registró su peso *in situ*; posteriormente se transportaron en bolsas de plástico bien cerradas para su posterior proceso en el laboratorio.

Investigación documental

En la fase tres del trabajo se recopilaron datos climáticos (humedad, precipitación) de la zona de estudio; además, de cada una de las especies se obtuvo su fenología, hábito de crecimiento y comportamiento ecológico en función de la luz (heliófilas y umbrófilas; Valverde-Valdes *et al.*, 2005).

Determinación taxonómica. Mediante claves especializadas se determinó el material de herbario de cada individuo y se cotejó directamente con ejemplares del MEXU y herbarios virtuales (Tropicos.org, Missouri Botanical Garden, Neotropical Herbarium Specimens).

Trabajo de laboratorio

Humedad del suelo. Las muestras de suelo traídas del campo se secaron en una estufa a 105°C hasta que perdieron su humedad total (durante 24 horas aproximadamente) y se obtuvo su peso final para compararlo con su peso obtenido *in situ*. Dicha diferencia permitió evaluar el contenido de agua del suelo expresado en términos gravimétricos (W) y/o volumétricos (θ). El contenido gravimétrico es la masa de agua en una unidad de masa de suelo seco; es el método más simple de medición del agua en el suelo (Silva *et al.*, 2000). La determinación gravimétrica

del contenido de agua está compuesta por dos mediciones independientes: la masa de suelo húmedo o total (M_t) y la masa de suelo seco (M_s), combinadas de la siguiente forma:

$$W = M_w/M_s$$

Donde:

M_w es la masa de agua del suelo, que se calcula con la siguiente expresión:

$$M_w = M_t - M_s$$

Proceso de muestras de madera en el laboratorio. Las muestras fijadas en FAA, después de dos semanas se enjuagaron con agua corriente y se colocaron en una solución de GAA (glicerina, etanol 96° y agua, en proporción 1:2:3) hasta que se ablandaron para seccionarse. Lo anterior se llevó a cabo utilizando un micrótopo de deslizamiento. Los cortes se realizaron en cubos de un centímetro cúbico aproximadamente, en las caras transversales, tangenciales y radiales, con grosor de 30 a 35 μm . Enseguida se procedió a su tinción empleando la técnica de safranina-verde rápido (Sandoval *et al*, 2005). Posteriormente se aclararon en xilol; finalmente se montaron en resina sintética. Para el material disociado se obtuvieron astillas de aproximadamente 2 cm de largo y 0.5 cm de grosor y se colocaron en solución de Jeffrey (Johansen, 1940). Después de 24 horas aproximadamente, las astillas se lavaron con agua destilada y se separaron los elementos celulares con una aguja de disección. Del material disociado se tomaron datos como longitud de fibras y elementos de vaso, tipo de fibras y placas de perforación.

Densidad específica de la madera (DE). Es una propiedad biofísica de la madera que se define como la relación entre la masa y la unidad de volumen (Panshin y De Zeeuw, 1970). Para obtener la DE de la madera se necesitan dos variables; el peso anhidro (P_a) y el peso saturado (P_s); se calculó por el método de máximo contenido de humedad (Smith, 1954).

De cada una de las muestras de madera colectadas en campo, se obtuvo un cubo; se colocaron en una estufa a 105°C durante 24 horas y se pesaron hasta tener un peso anhidro (P_a) constante. Posteriormente, esos mismos cubos se colocaron en un recipiente con agua durante 24 horas hasta, lograr la penetración total de agua en la muestra y obtener un peso contante; se extrajeron del recipiente quitando el exceso de agua y se pesaron nuevamente para obtener el peso saturado (P_s).

Con las variables de peso anhidro (P_a) y peso saturado (P_s) se calculó la densidad de la madera de cada muestra, utilizando la siguiente fórmula (Smith, 1954):

$$DM = \frac{1}{P_s - P_a + 1}$$

Donde:

DM= Densidad de la madera (g/cm^3)

P_s = Peso saturado (g)

P_a = Peso anhidro (g)

Descripciones anatómicas. Se llevaron a cabo las descripciones cuantitativas de elementos de vaso y fibras (Tabla 4) con base en las propuestas de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989). El diámetro del lumen de los vasos se

midió en la madera temprana. Para cada característica cuantitativa se tomaron 25 medidas y se obtuvo la media y la desviación estándar. Para calcular el grosor de la pared de la fibra y calificarlas, se modificó la propuesta de la IAWA (IAWA Committee, 1989) de la siguiente manera: paredes con < 25% del diámetro total de la fibra se consideraron como muy delgadas, 26-35% delgadas, 36-50% gruesas y >50% muy gruesas. Para lo anterior se aplicó la siguiente relación:

$$2gp/DT*100.$$

Donde:

gp= grosor de pared de la fibra

DT= diámetro total de fibra

La clasificación de las dimensiones de los elementos de vaso y fibras se asignó de acuerdo con Chattaway (1932) y la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989).

Para obtener el porcentaje de parénquima de cada muestra de madera, se seleccionaron aleatoriamente tres cuadrantes de 1mm^2 en vista transversal. Debido a que se han podido apreciar ciertas diferencias funcionales entre el parénquima radial y axial (Martínez-Cabrera *et al.*, 2013) se midió el área que ocuparon por separado; posteriormente se transformaron en porcentaje. Para obtener el % de parénquima total se sumaron ambos.

Para todas las mediciones, así como para la obtención de imágenes de las vistas transversales de la madera de las 60 especies, se utilizó un analizador de imágenes NIS-elements BR 2.33 Nikon Corporation, 1991-2006.

Adicionalmente se calcularon los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977), así como el índice de agrupamiento de vasos (IVG). Con las siguientes formulas (resultados Tabla 5):

$$IV = \text{Diámetro de los vasos (dv)} / \text{Número de vasos/mm}^2$$

Donde un valor inferior a 1 se interpreta como resistente a la sequía (Carlquist, 1977).

$$IM = IV \times \text{longitud del elemento de vaso (Lv)}$$

Un IM mayor de 200 indica que el xilema es mesofítico y un IM menor o igual a 200 indica un xilema xerófito (Carlquist, 1977).

$$IVG = \text{Núm. total de vasos} / \text{Núm. de grupos de vasos.}$$

Tabla 3. Lista de las variables evaluadas de cada una de las especies y de los factores ambientales.

Caracteres	Variables	Número de mediciones
ANATÓMICOS/		
Vasos	• Frecuencia (vasos/mm ²)	25
	• Diámetro (µm)	25
	• Longitud (µm)	25
	• Diámetro de punteaduras intervasculares (µm)	
Fibras	• Longitud (µm)	25
	• Grosor (µm)	25
Parénquima	• Parénquima axial (%)	3 campos/mm ²
	• Parénquima radial (%)	3 campos/mm ²
MORFOLOGÍA		
Tallo	• Altura (m)	de cada individuo
	• Diámetro (cm)	
AMBIENTE		
Suelo	• Humedad en época de lluvia	4 muestras por sitio (100 g. por muestra)
	• Humedad en época de sequía	
Altitud		3 mediciones (con base en la ubicación de las asociaciones vegetales)

Procesamiento y análisis de datos

La fase cuatro del trabajo consistió en elaborar una base de datos, en la cual se reunió la información obtenida de la literatura, la de campo y la descripción anatómica de las especies; así como la densidad específica de la madera y la altura y diámetro del tallo de los individuos (árboles y arbustos; Anexo 1).

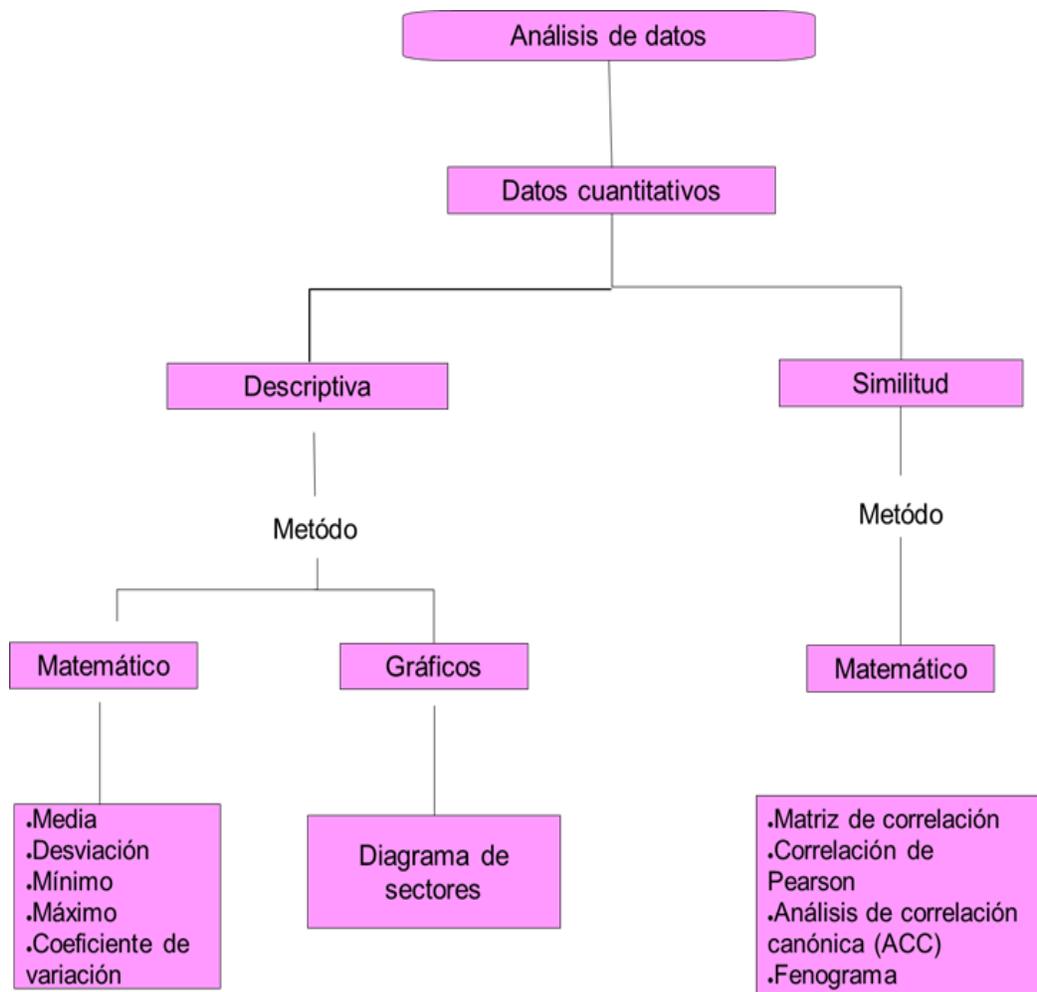


Fig. 4. Diagrama de flujo del método. Estadística descriptiva e inferencial para el análisis de datos.

Para los análisis estadísticos y multivariados se utilizó el programa Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2007) paquete estadístico, Versión 2017e. Se determinó la estadística básica media, desviación estándar, coeficiente de variación, valor máximo y mínimo para cada uno de los parámetros cuantificados (Tabla 4). Se realizó un análisis de correlación de Pearson, que nos muestra el grado de relación entre dos variables. En este caso se midió el grado de relación entre las variables anatómicas de la madera de las especies estudiadas (Tabla 7) y la relación entre las variables anatómicas de la madera con la densidad, con las características morfológicas de los individuos (Tabla 8) y con las variables ambientales (Tabla 9). Para determinar qué combinaciones lineales tienen la correlación más alta (Tabla 10 y Fig. 30), se llevó a cabo un análisis de correlación canónica (ACC) entre el grupo de variables anatómicas de la madera y el grupo de las variables ambientales. Por último, con la finalidad de encontrar posibles grupos funcionales, se realizó un análisis de semejanza, para lo cual se tomaron en cuenta los 10 caracteres anatómicos y densidad de la madera, así como los morfológicos (Fig. 31).

Resultados

Rasgos cuantitativos de la madera de las especies estudiadas

Los 10 caracteres cuantitativos muestran coeficientes de variación (CV) con una dispersión $>50\%$ en las variables de frecuencia, diámetro de vasos, cuyos valores corresponden al 93% y 64% respectivamente. En el parénquima los CV fueron mayores al 80% (radial 85% y axial 125%). También se presentó una alta dispersión en los rasgos de altura (70%) y diámetro de tallo (108%; Tabla 4).

Tabla 4. Valores promedio de las características cuantitativas, densidad específica de la madera y rasgos morfológicos de 60 especies de árboles y arbustos de una selva baja caducifolia de Tonatico, Estado de México. Media, desviación estándar y Coeficiente de variación se muestran para cada uno de los caracteres. A= árboles y a= arbustos. En negritas se muestran los valores promedio mínimos y máximos. A mayor CV, mayor dispersión de datos. 1= Frecuencia de vasos (vasos/mm², 2= Diámetro de vaso (µm), 3= Longitud de vaso (µm), 4= Diámetro de punteaduras intervasculares (µm), 5= Longitud de fibras (µm), 6= Grosor de fibra (µm), 7= Grosor de fibra 8= Parénquima axial (%), 9= Parénquima radial (%), 10= Parénquima total (%), 11= Densidad específica de la madera (g/cm³), 112= Tamaño del individuo (m), 13= Diámetro de Tallo (cm).

Nombre científico	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Acacia angustissima</i> ^a	19	67	227	5.57	374	4	51	4	2	6	0.56	2.5	2
<i>Acalypha neomexicana</i> ^a	123	26	350	5.11	507	5	50	0	6	6	0.91	1	1.4
<i>Acalypha setosa</i> ^a	62	37	341	6.33	572	6	65	16	8	24	0.67	1.5	1.5
<i>Alnus acuminata</i> ^A	40	76	846	6.06	1285	3	21	1	7	8	0.56	10	20.7
<i>Ardisia compressa</i> ^a	28	43	522	3.78	1007	8	46	2	11	12	0.59	2.2	1.2
<i>Barleria micans</i> ^a	102	29	510	3.16	738	5	41	4	17	21	0.71	1.5	1
<i>Bouvardia multiflora</i> ^a	203	25	485	4.05	842	7	67	20	19	39	0.83	1.5	1.2
<i>Bursera bipinnata</i> ^A	16	97	443	11.31	831	3	26	50	13	63	0.71	6	19.1
<i>Bursera copallifera</i> ^A	27	64	353	7.99	697	5	37	0	25	25	0.56	7	14
<i>Bursera fagaroides</i> ^A	42	66	432	10.7	841	6	45	2	16	18	0.53	8	21.3
<i>Bursera glabrifolia</i> ^A	23	87	265	6.99	1271	5	25	0	32	32	0.5	8	20.1

Nombre científico	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Bursera simaruba</i> ^A	16	86	472	11.99	812	5	35	0	15	15	0.63	10	13.4
<i>Bunchosia biocellata</i> ^A	35	48	295	5.36	1192	6	66	7	6	13	0.77	6	2
<i>Capsicum ciliatum</i> ^a	96	19	391	3.55	686	6	69	0	25	25	0.83	2	1.4
<i>Ceiba aesculifolia</i> ^A	38	56	405	7.09	1068	4	43	0	73	73	0.42	8	15.9
<i>Celtis caudata</i> ^A	9	99	320	9.6	1435	7	75	12	9	22	0.63	12	31.8
<i>Chiococca alba</i> ^a	129	27	564	3.18	971	7	65	7	2	10	0.63	2.5	1.8
<i>Cnidoscolus urens</i> ^a	7	116	489	12.9	1268	5	29	9	21	30	0.33	3	3.5
<i>Desmodium infractum</i> ^a	17	87	138	6.55	1050	6	76	25	25	50	0.53	2	1.6
<i>Diphysa suberosa</i> ^a	24	81	146	7.21	691	6	77	21	7	29	0.44	4	6.7
<i>Dodonaea viscosa</i> ^a	44	48	238	4.45	596	6	69	6	6	13	0.59	3.5	2
<i>Erythrina lanata</i> ^A	3	263	225	6.99	1517	7	41	61	16	77	0.59	8	20.7
<i>Eysenhardtia polystachya</i> ^A	33	96	420	8.74	674	4	72	6	8	14	0.46	15	23.2
<i>Ficus pertusa</i> ^A	4	157	160	9.95	1401	3	29	27	18	45	0.77	8	15
<i>Heliocarpus americanus</i> ^A	29	107	288	7.52	1323	4	50	28	24	52	0.5	8	15.9
<i>Hyptis mociniana</i> ^a	36	57	395	4.99	563	5	49	0	59	59	0.83	2	1.8
<i>Indigofera sp.</i> ^a	33	44	133	5.61	510	4	60	6	5	11	0.83	1.5	0.9
<i>Inga eriocarpa</i> ^A	5	161	343	5.72	1035	7	75	18	12	30	0.67	10	24.5

Nombre científico	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Lantana cámara^a</i>	33	57	346	4.11	844	7	47	0	9	9	0.67	2	1.7
<i>Lantana hispida^a</i>	98	20	237	3.64	520	6	73	41	6	47	0.83	2	1.3
<i>Lantana velutina^a</i>	142	37	317	4.51	702	5	54	0	7	7	0.91	1.5	1.2
<i>Lasianthaea crocea^a</i>	63	47	156	4.12	567	5	67	32	18	50	0.63	2	1.8
<i>Leucaena esculenta^A</i>	6	123	191	8.05	936	5	46	33	12	45	0.4	10	15
<i>Liabum glabrum^A</i>	15	102	414	10.84	994	7	35	7	40	47	0.42	5	4
<i>Lippia umbellata^A</i>	11	128	306	4.33	750	4	31	0	31	31	0.63	7	2
<i>Lysiloma divaricatum^A</i>	13	151	294	8.6	1268	5	53	26	17	43	0.56	12	19.1
<i>Mandevilla tubiflora^a</i>	56	32	211	4.31	459	4	51	2	8	10	0.71	1.5	2.2
<i>Mimosa albida^a</i>	24	62	255	6.39	554	5	49	0	3	3	0.83	1.5	1.3
<i>Montanoa bipinnatifida^a</i>	24	99	197	6.85	599	5	44	0	20	20	0.63	4	5.7
<i>Oreopanax peltatus^A</i>	132	22	941	10.04	1314	8	57	5	10	15	0.59	10	25
<i>Otopappus epaleaceus^a</i>	41	40	208	3.27	478	6	69	1	16	17	0.59	2	2.5
<i>Otopappus tequilanus^a</i>	24	80	213	3.37	513	5	51	1	8	10	0.5	2	2.4
<i>Piptadenia constricta^a</i>	35	49	189	5.03	673	5	71	13	3	17	0.59	2	1.8
<i>Pistacia mexicana^A</i>	31	54	296	9.62	733	5	67	2	13	15	0.53	8	2
<i>Plumeria rubra^A</i>	46	41	463	8.12	1481	8	45	21	11	32	0.91	2.5	2

Nombre científico	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Prockia crucis</i> ^A	101	39	665	3.84	1001	3	48	14	13	26	0.56	3	4.5
<i>Randia thurberi</i> ^a	131	24	435	3.16	1109	9	83	0	4	4	0.77	3	3
<i>Russelia sarmentosa</i> ^a	209	19	393	3.24	258	7	69	0	6	6	0.83	1.5	1.8
<i>Salvia mexicana</i> ^a	47	39	232	3.86	551	4	42	8	28	36	0.83	3	1
<i>Salvia purpurea</i> ^a	101	36	301	3.36	582	4	54	3	3	7	0.63	2.5	0.9
<i>Sinclairia caducifolia</i> ^A	17	92	337	10.87	840	7	39	24	8	32	0.48	5	5.7
<i>Solanum lanceolatum</i> ^a	50	43	306	5.13	495	5	49	0	3	3	0.71	3	1.2
<i>Spondias purpurea</i> ^A	6	129	429	9.62	995	4	25	10	21	31	0.28	4.5	9
<i>Stemmadenia pubescens</i> ^A	70	52	492	5.68	900	6	41	11	14	25	0.56	4	7
<i>Tecoma stans</i> ^A	43	41	302	2.7	493	5	55	6	34	40	0.91	8	5
<i>Tetramerium glandulosum</i> ^a	103	27	281	3.2	480	5	62	0	3	3	0.91	1.5	1.9
<i>Thouinia villosa</i> ^A	23	59	337	4.9	792	5	62	0	9	9	0.67	6	19
<i>Trema micrantha</i> ^A	32	120	237	8.86	439	5	34	15	10	26	0.63	7	28
<i>Trichilia americana</i> ^A	22	60	299	4.72	765	4	45	6	14	20	0.71	7	8
<i>Triumfetta lappula</i> ^a	22	39	342	6.08	1217	6	56	0	12	12	0.59	2	2
Media	50	69	347	6.36	834	5	52	10	15	25	0.6	4.8	7.9
Desviación estándar	47	44	153	2.82	313	1	15	13	13	18	0.2	3.4	8.6

Nombre científico	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Coeficiente de variación	93%	64%	44%	44%	38%	25%	29%	129%	85%	71%	24%	70%	108%

Vasos

Vasos/mm². Los resultados observados mostraron un intervalo amplio que varía entre 3 (*Erythrina lanata*) hasta 209 (*Russelia sarmentosa*; Tabla 4). Sin embargo, si se hace un contraste entre pocos (< 20) y numerosos (> 20), entonces 75% de las especies presentan vasos numerosos y en el 25% de las especies se reconocen como pocos (Fig. 5). En este último caso se encuentran *Erythrina lanata*, *Inga eriocarpa* y *Ficus pertusa* (Fig. 6, C, E y L).

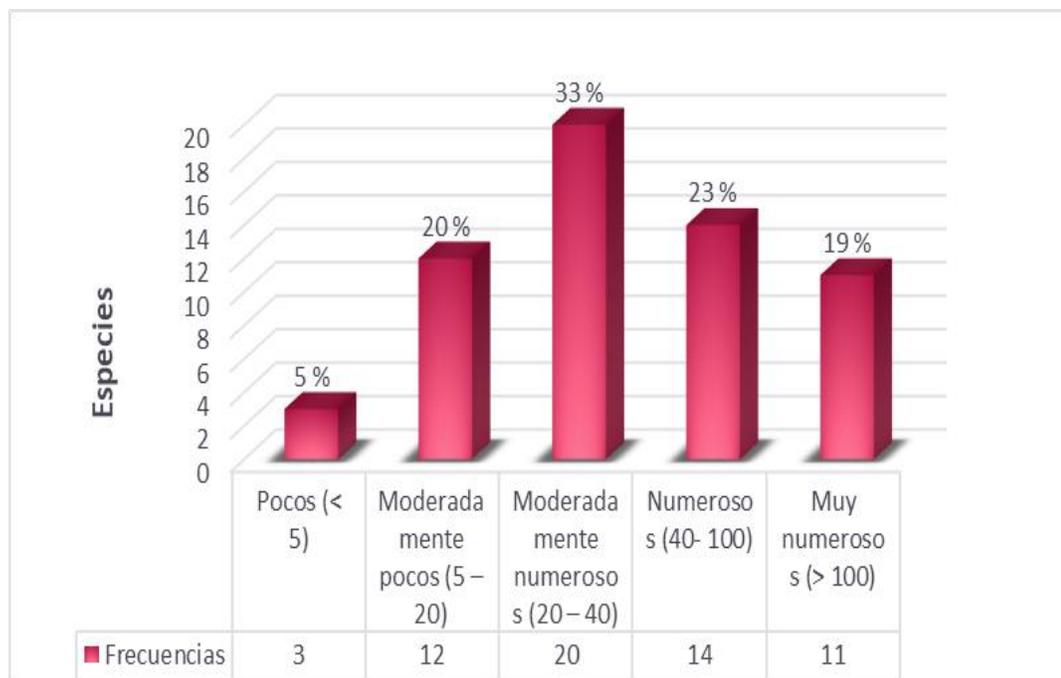


Fig.5. Diagrama de barras de las categorías de los vasos por mm² de las especies evaluadas (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

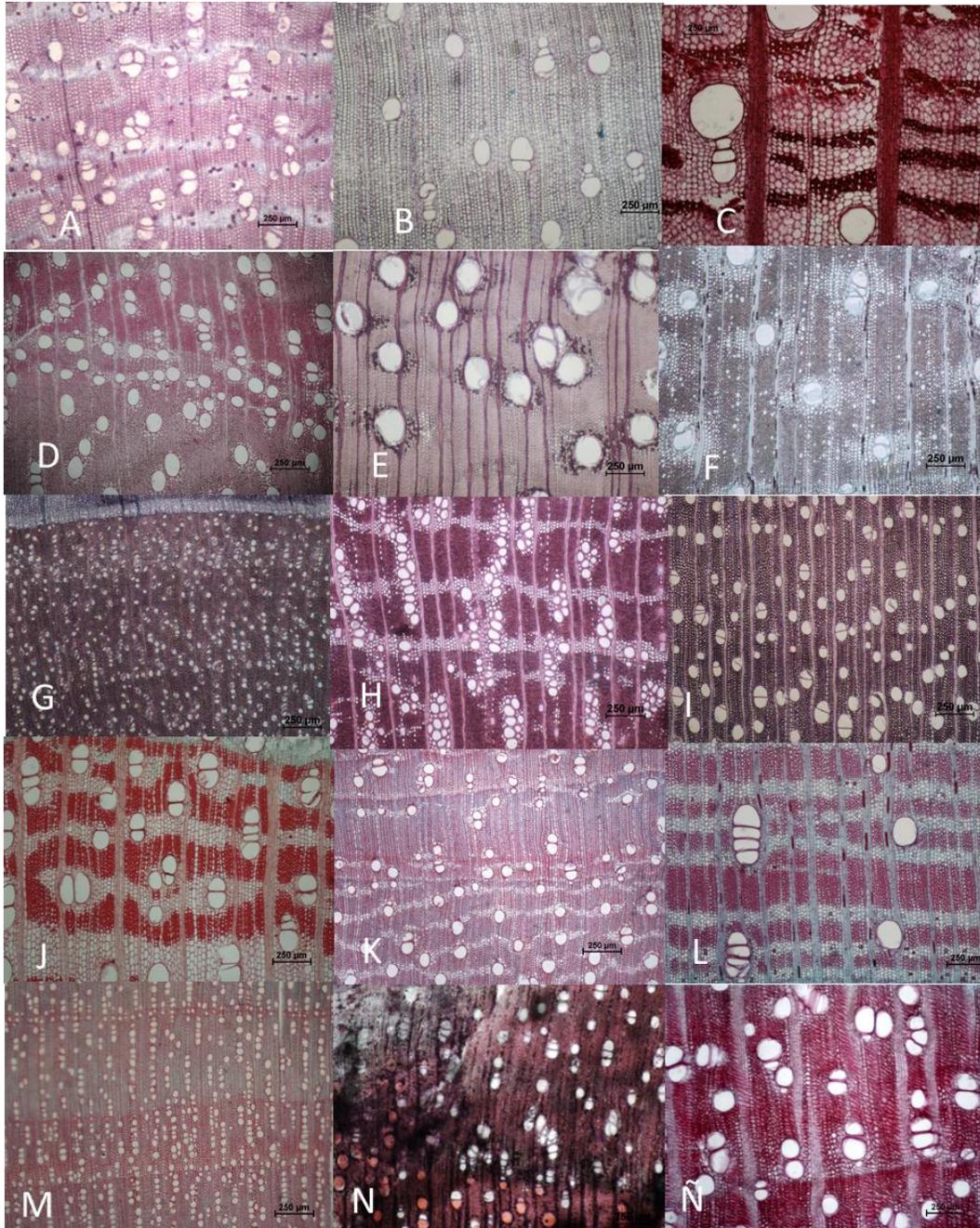


Fig. 6 Secciones transversales de 15 especies de árboles del bosque tropical caducifolio de Tonatico, Edo. de México. Ordenado por familia, se observa la diferencia del diámetro de vasos entre las especies. A) *Trema micrantha* (Cannabaceae), B) *Cnidocolus urens* (Euphorbiaceae), C) *Erythrina lanata* (Fabaceae), D) *Eysenhardtia polystachya* (Fabaceae), E) *Inga eriocarpa* (Fabaceae), F) *Leucaena esculenta* (Fabaceae), G) *Lysiloma divaricatum* (Fabaceae), H) *Bunchosia biocellata* (Malpighiaceae), I) *Ceiba aesculifolia* (Malvaceae), J) *Heliocarpus americanus* (Malvaceae), K) *Trichilia americana* (Meliaceae), L) *Ficus pertusa* (Moraceae), M) *Prockia crucis* (Salicaceae), N) *Thouinia villosa* (Sapindaceae), Ñ) *Lippia umbellata* (Verbenaceae). Escala 250 μm.

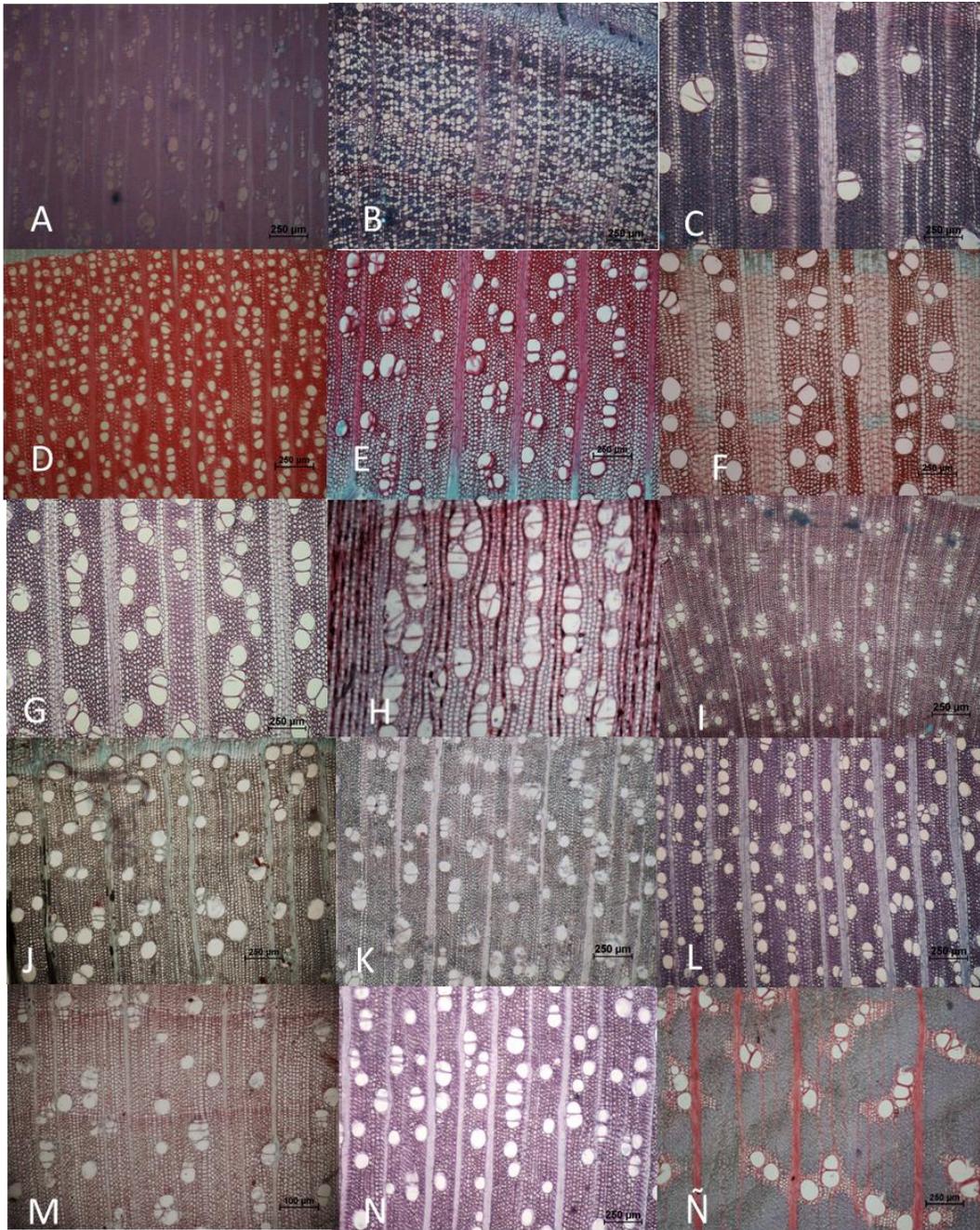


Fig.7. Secciones transversales de 15 especies de árboles del bosque tropical caducifolio de Tonatico, Edo. de México, ordenados por familia. Se observa la diferencia del diámetro de los vasos en las especies. *A) Pistacia mexicana (Anacardiaceae), B) Plumeria rubra (Apocynaceae), C) Spondias purpurea (Anacardiaceae), D) Stemmadenia pubescens (Apocynaceae), E) Oreopanax peltatus (Araliaceae), F) Liabum glabrum var. Hypoleucum (Asteraceae), G) Sinclairia caducifolia (Asteraceae), H) Alnus acuminata (Betulaceae), I) Tecoma stans (Bignoniaceae), J) Bursera bipinnata (Burseraceae), K) Bursera copallifera (Burseraceae), L) Bursera fagaroides (Burseraceae), M) Bursera glabrifolia (Burseraceae), N) Bursera simaruba (Burseraceae), Ñ) Celtis caudata (Cannabaceae). Escalas = 250 μ m.*

Al comparar la frecuencia de vasos/mm² entre árboles y arbustos, el 54% de los árboles presenta vasos numerosos. En contraste, en los arbustos la mayoría de sus especies tienen vasos numerosos (93%; Fig. 8).

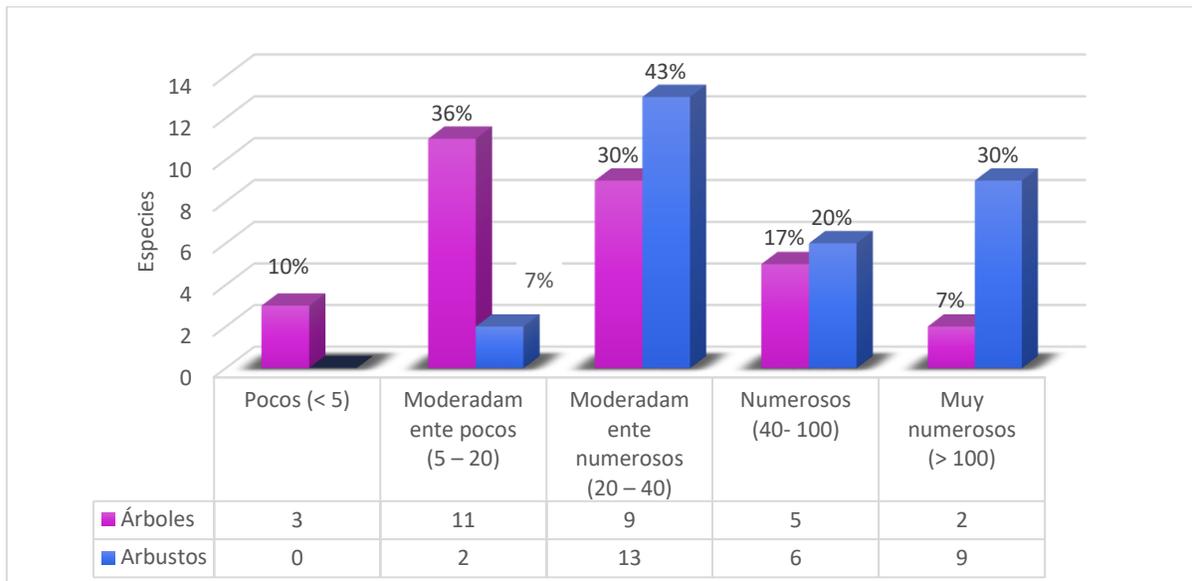


Fig. 8. Comparación de la distribución de la frecuencia de vasos/mm² entre árboles y arbustos (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Diámetro de vasos. El 82% de las especies mostró el diámetro de sus vasos pequeño, pues se presentaron en las categorías de muy pequeños (< 50 μm; 45% de las especies) y pequeños (50-100 μm; 37%). El valor más grande (> 200 μm) corresponde a *Erythrina lanata* (263 μm) y el menor se encontró en *Capsicum annuum* (19 μm), *Russelia sarmentosa* (19 μm) y en *Lantana hispida* (19 μm, Tabla 4, Figs. 9,10 D, K, N).

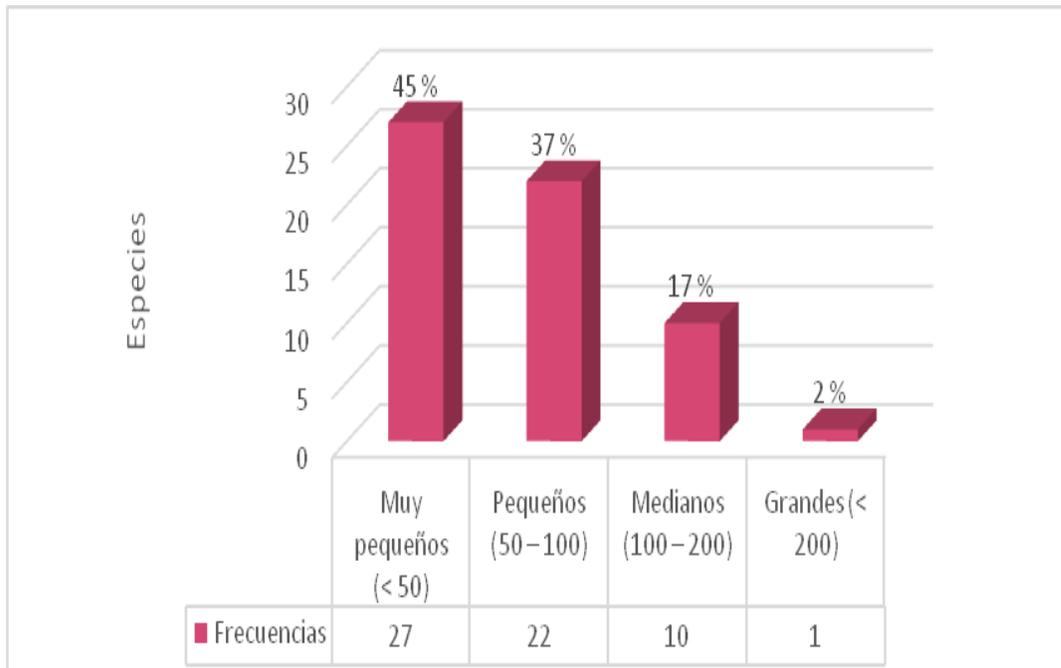


Fig. 9. Diagrama de barras de las categorías de los diámetros de vasos de las especies evaluadas (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989)

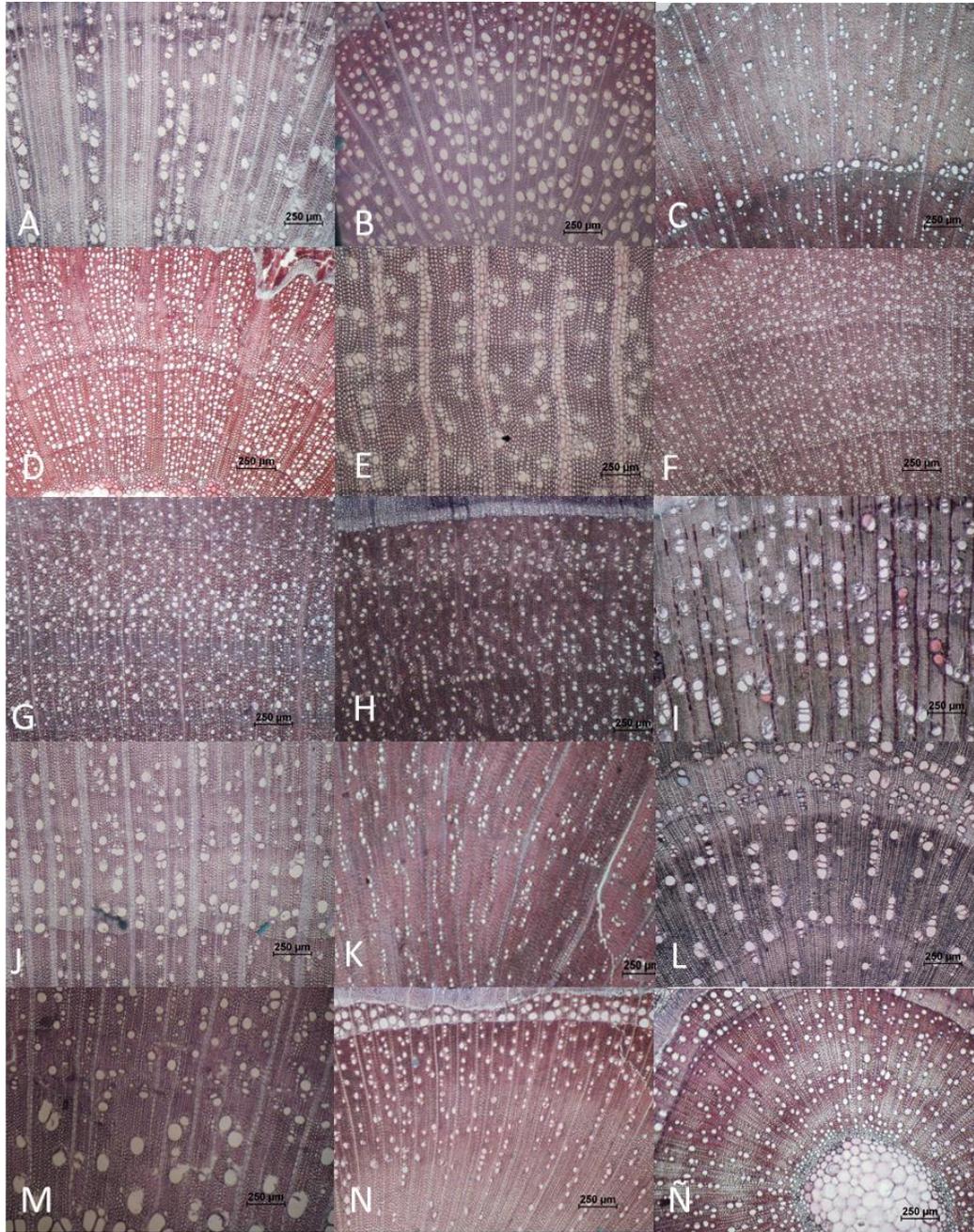


Fig.10. Secciones transversales de 15 arbustos del bosque tropical caducifolio de Tonicato, Edo. de México. Ordenados por familia. Se observa la diferencia de vasos en cada una de las especies. A) *Salvia mexicana* (Lamiaceae), B) *Salvia purpurea* (Lamiaceae), C) *Triumfetta lappula* (Malvaceae), D) *Russelia sarmentosa* (Plantaginaceae), E) *Ardisia compressa* (Primulaceae), F) *Bouvardia multiflora* (Rubiaceae), G) *Chiococca alba* (Rubiaceae) H) *Randia thurberi* (Rubiaceae), I) *Dodonaea viscosa* (Sapindaceae) J) *Hyptis mociniana* (Hyptis mocinoana) K) *Capsicum ciliatum* (Solanaceae), L) *Solanum lanceolatum* (Solanaceae), M) *Lantana cámara* (Verbenaceae), N) *Lantana hispida* (Verbenaceae) Ñ) *Lantana velutina* (Verbenaceae) Escala=250 μm

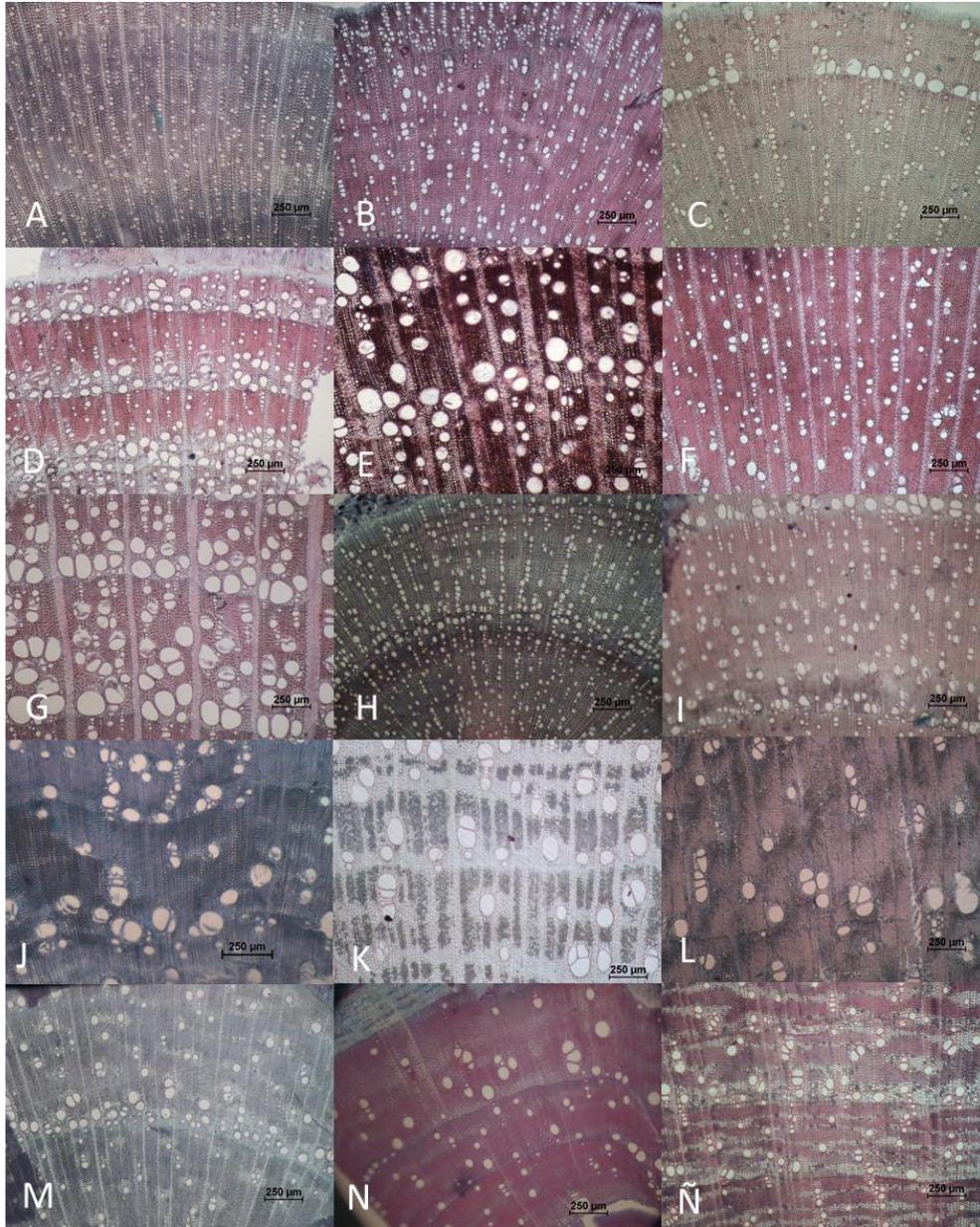


Fig. 11 Secciones transversales de 15 especies de arbustos del bosque tropical caducifolio de Tonatico, Edo. de México. Ordenados por familia. Se observa la diferencia del diámetro de los vasos en las especies. A) *Barleria micans* (Acanthaceae), B) *Tetramerium glandulosum* (Acanthaceae), C) *Mandevilla tubiflora* (Apocynaceae), D) *Lasianthaea crocea* (Asteraceae), E) *Montanoa bipinnatifida* (Asteraceae), F) *Otopappus epaleaceus* (Asteraceae), G) *Otopappus tequilanus* (Asteraceae), H) *Acalypha neomexicana* (Euphorbiaceae), I) *Acalypha setosa* (Euphorbiaceae), J) *Acacia agustissima* (Fabaceae), K) *Desmodium infractum* (Fabaceae), L) *Diphysa suberosa* (Fabaceae), M) *Indigofera sp* (Fabaceae), N) *Mimosa albida* (Fabaceae), Ñ) *Piptadenia constricta* (Fabaceae). Escala= 250 μm.

El 64% de los árboles presentaron el diámetro de vasos pequeño, mientras que en el 33% se reconocieron como medianos; solo en *Erythrina lanata*, el diámetro fue mayor a 200 μm . En el caso de los arbustos, todos presentaron diámetros pequeños (73% muy pequeños y 27% pequeños; Figs., 10, 11 y 12).

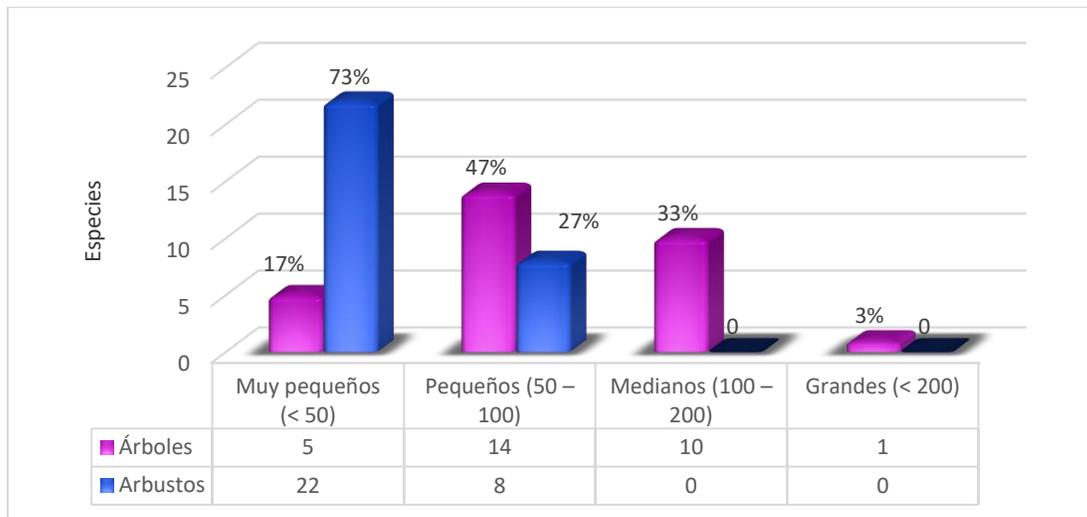


Fig. 12 Comparación del diámetro de vasos entre árboles y arbustos (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Longitud de elemento de vaso. Los valores se presentaron entre 132.95 μm (*Indigofera* sp.) y 941.13 μm (*Oreopanax peltatus*; Tabla 4). La distribución porcentual de las especies mostró tres categorías; en el 62% los elementos de vaso fueron cortos (< 350 μm), en 35% medianos (350 - 800 μm). Solo el 3% de las especies se encontró en la categoría de largos con > 800 μm (*Oreopanax peltatus* y *Alnus acuminata*; Tabla 4, Fig. 13). Los arbustos presentaron un porcentaje mayor en la categoría de elementos de vasos cortos que los árboles, con 70% y 53% respectivamente (Fig.14).

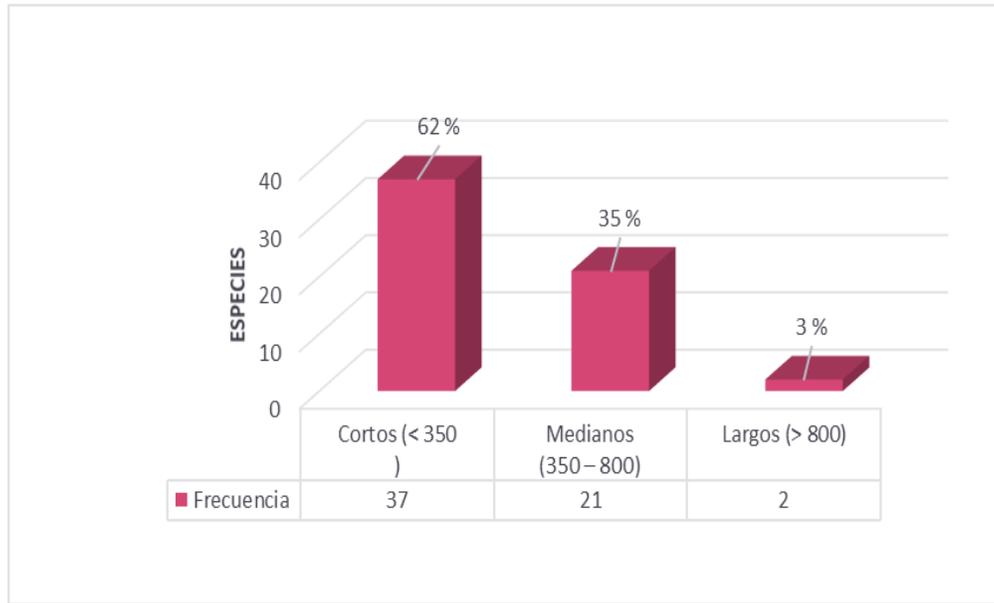


Fig. 13. Diagrama de categorías de la longitud del elemento de vaso de las especies (Los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

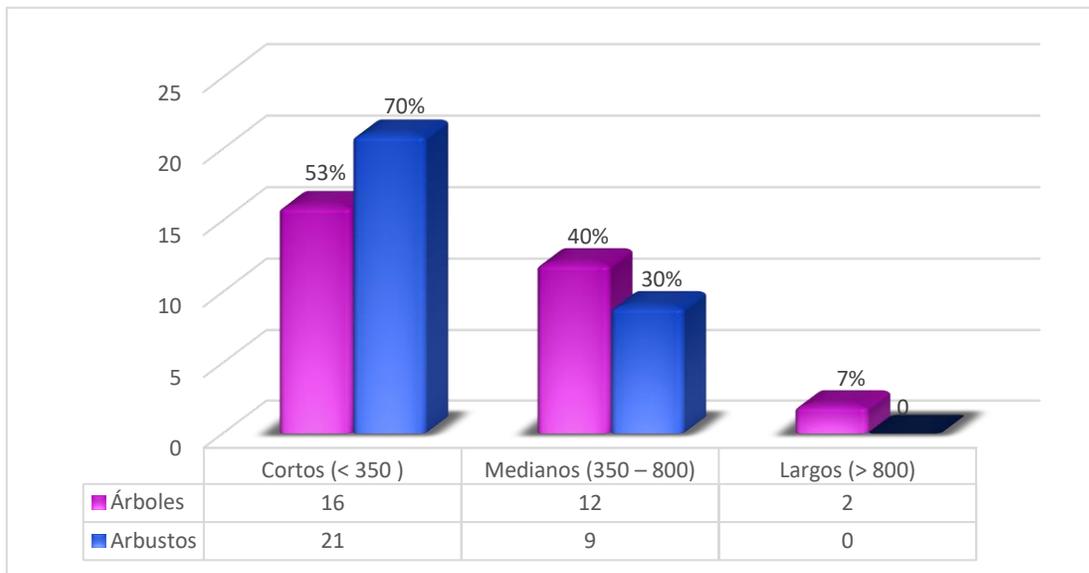


Fig. 14. Comparación de la longitud de elemento de vaso entre árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Diámetro de punteaduras intervasculares: El 65% del total de las especies se ubicaron en la categoría de muy pequeñas (< 4) y pequeñas (4-7 μm), 22% en medianas (7-10 μm) y solo 13% en la categoría de grande (>10 μm , Fig. 15). La especie con las punteaduras más pequeñas fue *Tecoma stans* (2.7 μm), mientras que las más grandes se presentaron en *Cnidoscolus urens* 12.09 μm (Tabla 4). El 63 % de los árboles presentaron punteaduras intervasculares de medianas a grandes, mientras que los arbustos el 97% las presentaron muy pequeñas a pequeñas (Fig. 16).

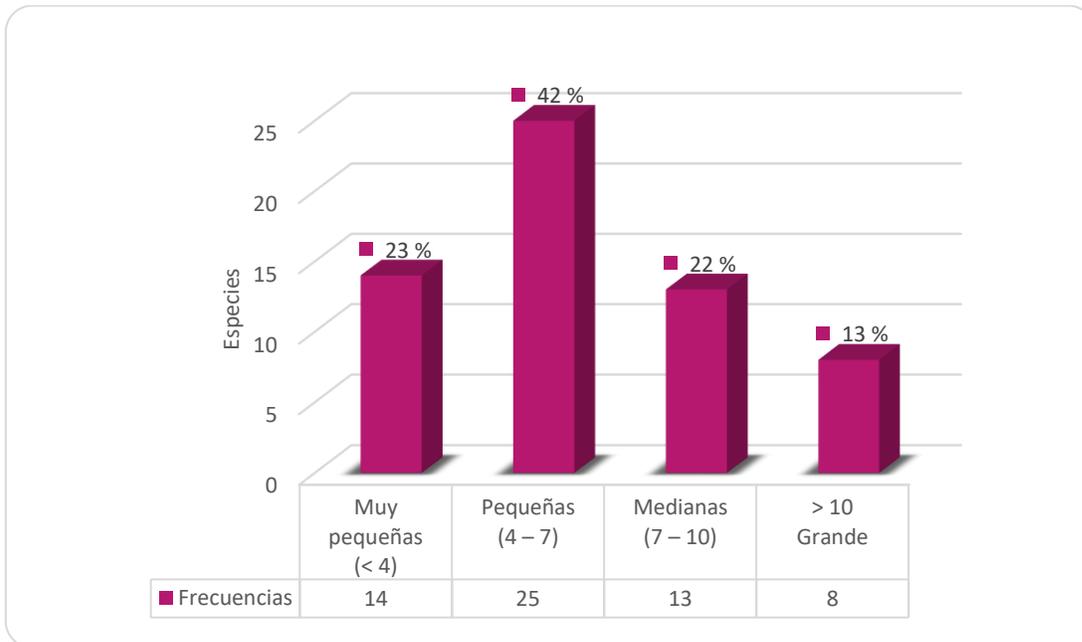


Fig. 15. Diagrama de barras de las categorías de las punteaduras intervasculares de las especies evaluadas arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

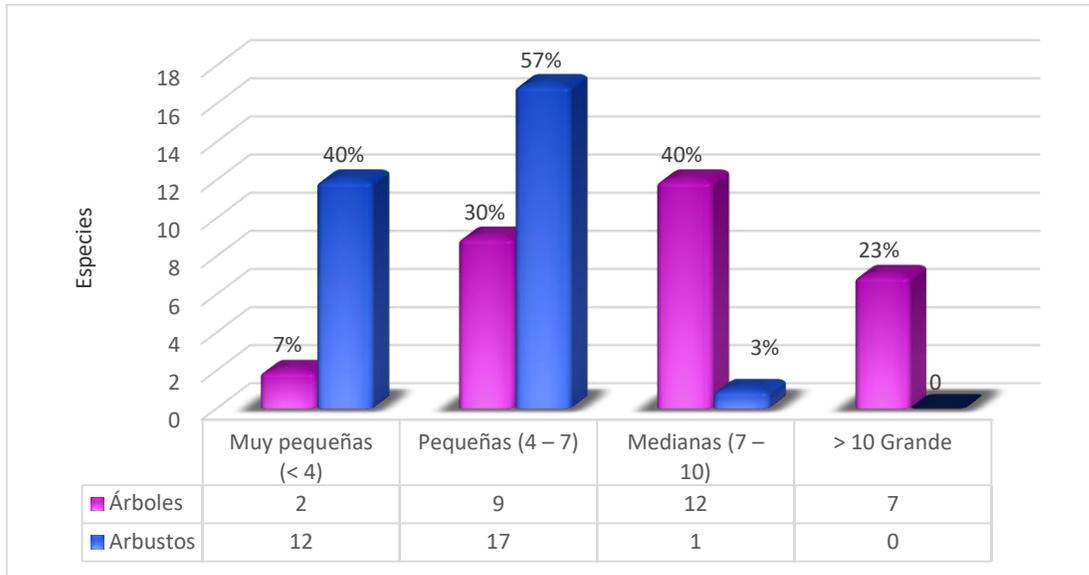


Fig. 16. Comparación del diámetro de punteaduras intervasculares entre árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Fibras

Longitud de fibras. El 63.33 % de las especies presentaron fibras con longitudes cortas (< 900 μm) y en el resto fueron medianas (900-1600 μm ; Fig. 17). Los valores más pequeños los tuvo *Russelia sarmentosa* (257.69 μm); el valor máximo fue para *Erythrina lanata* (1517.26 μm ; Tabla 4). La longitud de fibras se muestra en dos categorías (cortas y medianas), pero el porcentaje de estas es diferente entre árboles y arbustos. Por ejemplo, en los árboles el porcentaje fue ligeramente más alto en las fibras medianas con el 56.7% y en el resto fueron cortas (43.3%), mientras que en los arbustos el valor más alto estuvo en la categoría de cortas (83.3%) y el 16.7% fueron medianas (Fig. 18).

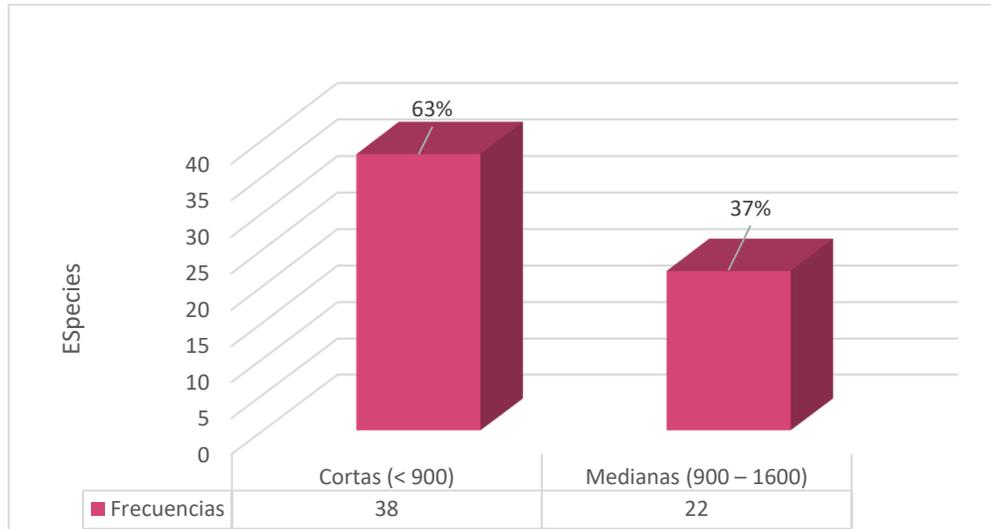


Fig.17. Diagrama de barras de las categorías de la longitud de fibra de las especies (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

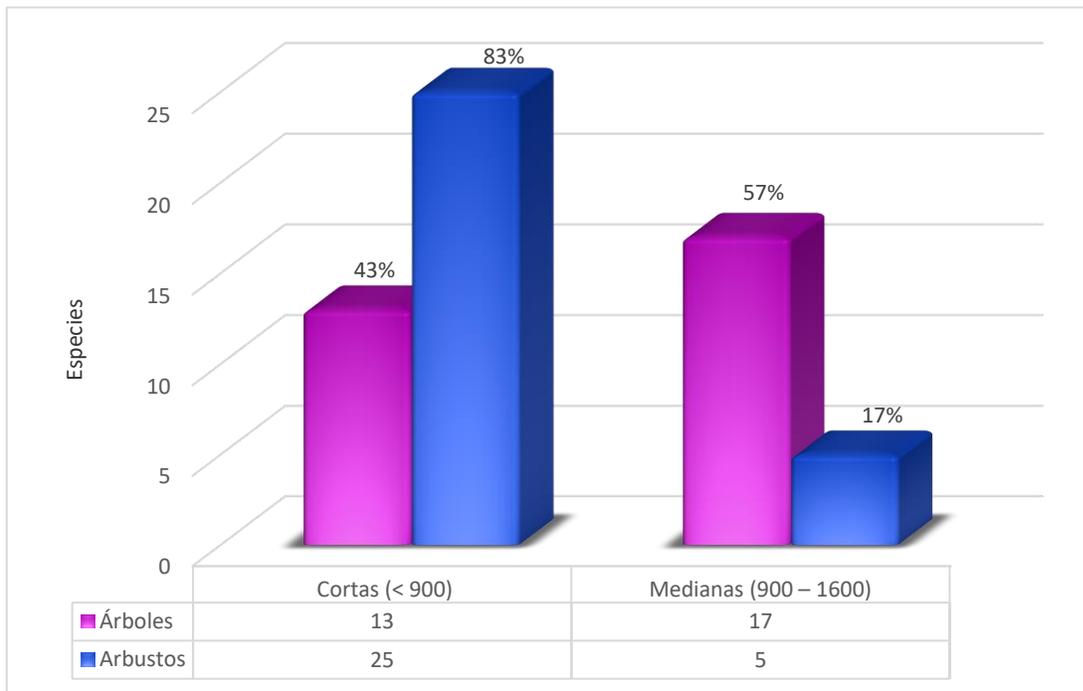


Fig.18. Comparación de la longitud de fibras de los árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Grosor de la pared de las fibras. En el 83% de las especies las paredes de las fibras fueron gruesas con respecto al diámetro total de la fibra; esto es, muy gruesas en el 54% (> de 50%) y en el 30% gruesas (36-50%). Paredes delgadas se presentaron en el 13% y muy delgadas en el 3% (Fig. 19). El valor mínimo en el grosor de la pared la tuvo *Ficus pertusa* (2.5 μm), mientras que el máximo fue para *Randia thurberi* (8.58 μm ; Tabla 4). Los árboles presentaron paredes de fibra de delgadas a muy gruesas en contraste con los arbustos que tienen paredes de fibra de gruesas a muy gruesas (Fig. 20).

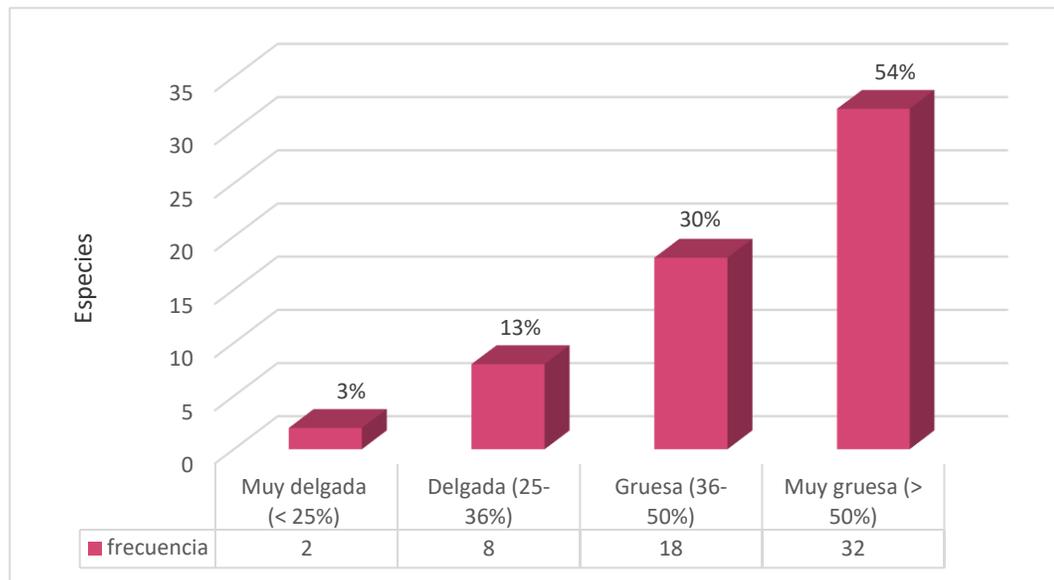


Fig. 19. Diagrama de barras de las categorías de grosor de pared de las fibras de las especies (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

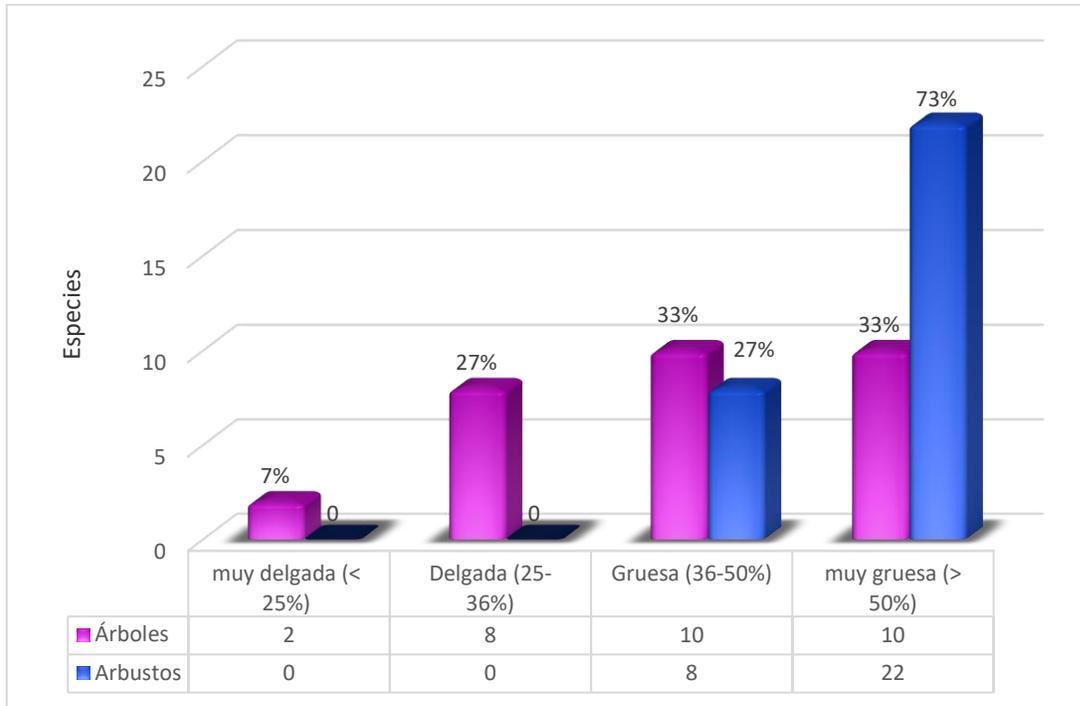


Fig.20. Comparación de grosor de pared de fibra entre árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Porcentaje de Parénquima (PT)

El porcentaje promedio de parénquima total (radial y axial) de todas las especies (PT), corresponde al 25% con respecto al resto de los elementos celulares que conforman a la madera (Fig. 21). Del porcentaje total de parénquima (PT) en las especies, 60% corresponde a parénquima radial (PR), mientras que 40% está representado por parénquima axial (PA; Fig. 21). Las 60 especies presentaron parénquima radial, pero en 18 de ellas (30%) no se registró la presencia de parénquima axial (Fig. 23). De las 42 especies que sí lo

presentaron, *Alnus acuminata* (Fig. 7H) mostró el valor más bajo (0.89%), mientras que la especie con mayor porcentaje fue *Erythrina lanata* (61.27%; Fig.6C). Con respecto a la abundancia de PR, la especie con mayor proporción fue *Ceiba aesculifolia* (73%) y la de menor *Acacia angustissima* con 1.69% (Tabla 4; Figs. 10J y 11F). Al comparar el parénquima entre los árboles y arbustos ambos tuvieron un porcentaje de PT mayor al 50% (57.9% y 62.02%) respectivamente (Fig. 22).. Se observó que el PA estuvo ausente en mayor porcentaje en los arbustos (40%) que en los árboles (20%; Fig.23).

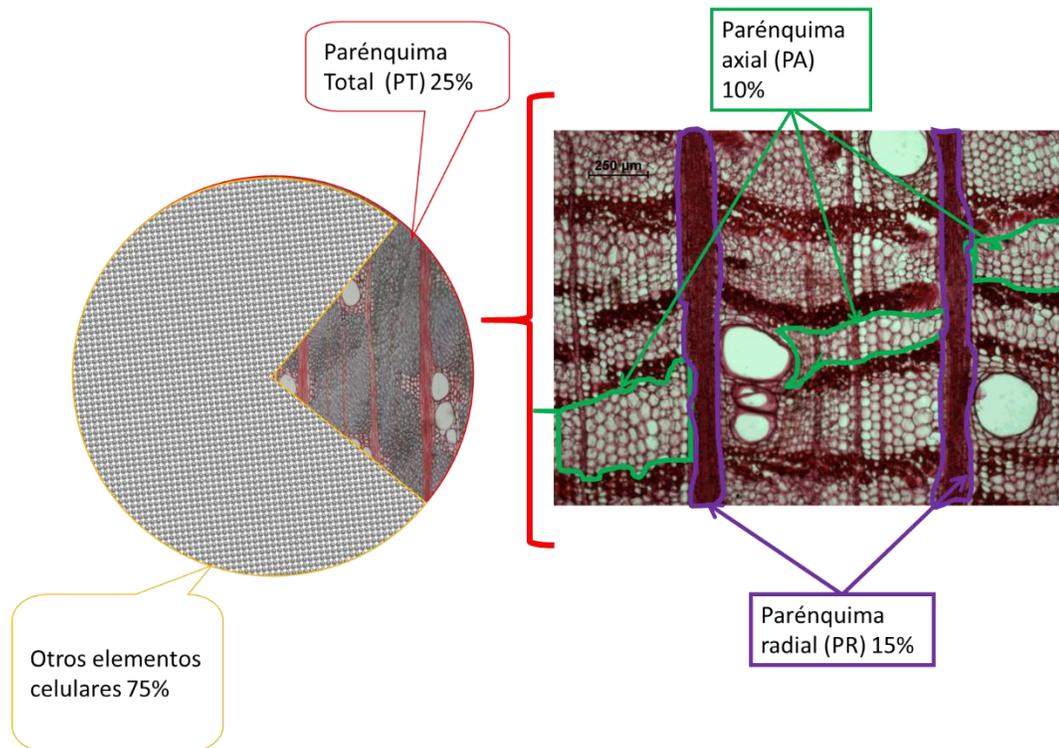


Fig.21.Distribución del promedio del parénquima total (PT) en las especies.

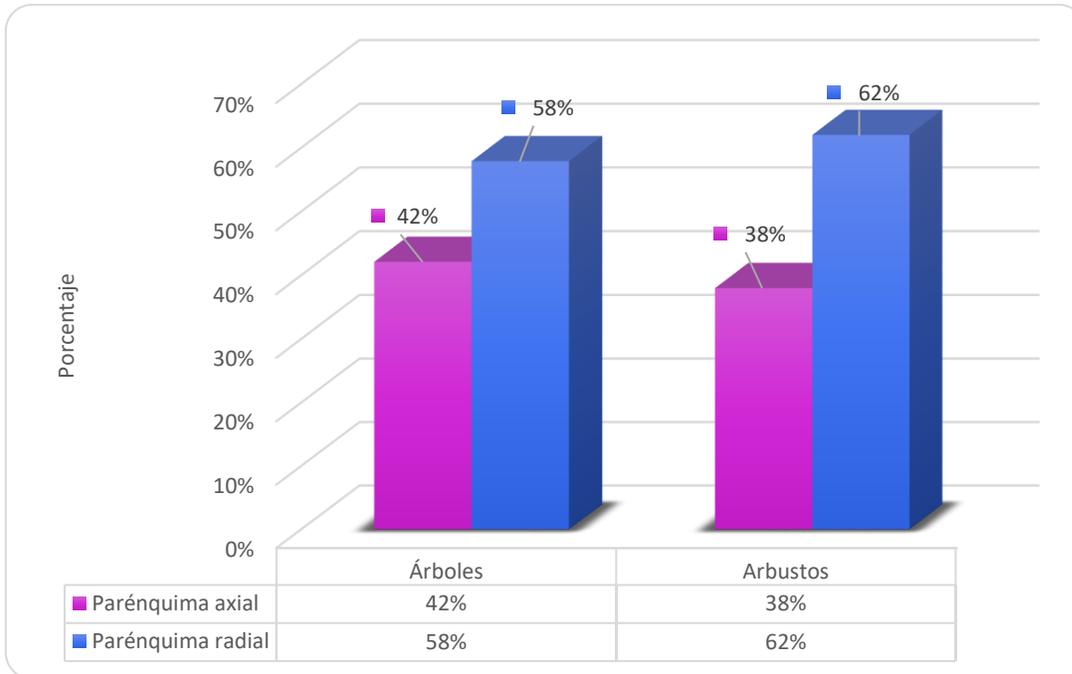


Fig.22. Comparación del porcentaje de parénquima entre árboles y arbustos.

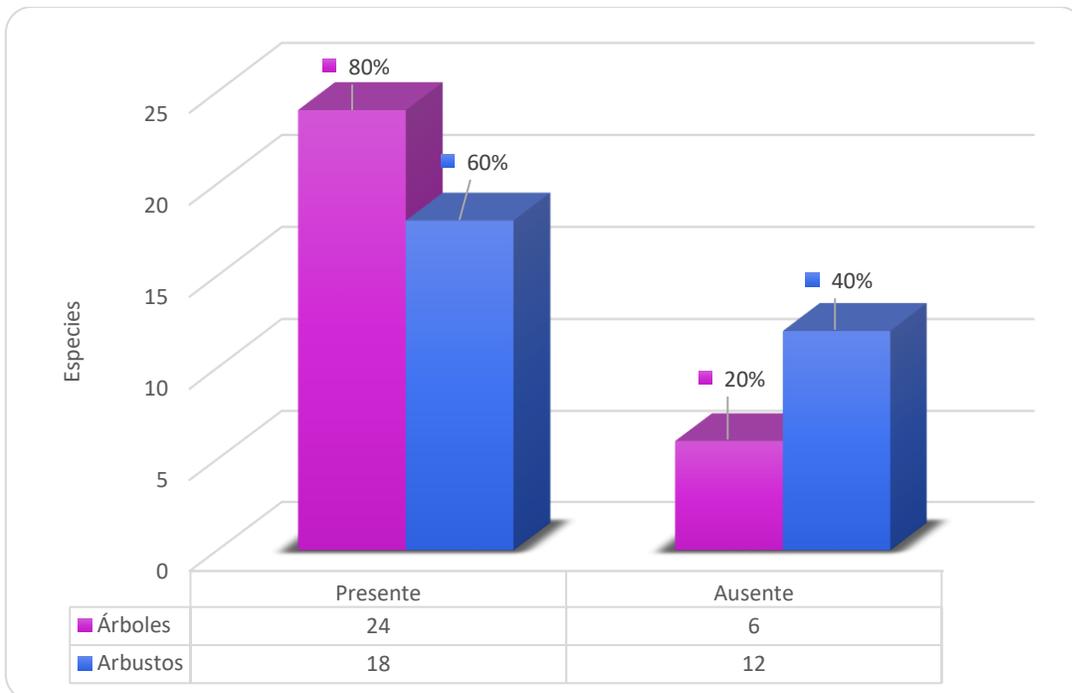


Fig.23. Presencia y ausencia del parénquima axial (PA) entre los árboles y arbustos.

Densidad específica de la madera (DE)

El 70% de las especies mostró una densidad mediana ($0.40 - 0.75 \text{ gr/m}^3$); en 27% fue alta (≥ 0.75) y sólo en el 3% fue $\leq 0.40 \text{ gr/m}^3$. La especie que presentó el valor más bajo es *Spondias purpurea* con una densidad de 0.278 gr/m^3 y las que mostraron la densidad más alta fueron *Acalypha neomexicana*, *Lantana velutina*, *Plumeria rubra*, *Tecoma stans* y *Tetramerium glandulosum*, con un valor de 0.909 gr/m^3 (Tabla 4, Fig. 24). Contrastando entre árboles y arbustos, la densidad media se presentó en la mayoría de los árboles, mientras que en los arbustos la densidad media y alta se observó en igual proporción (Fig. 25).

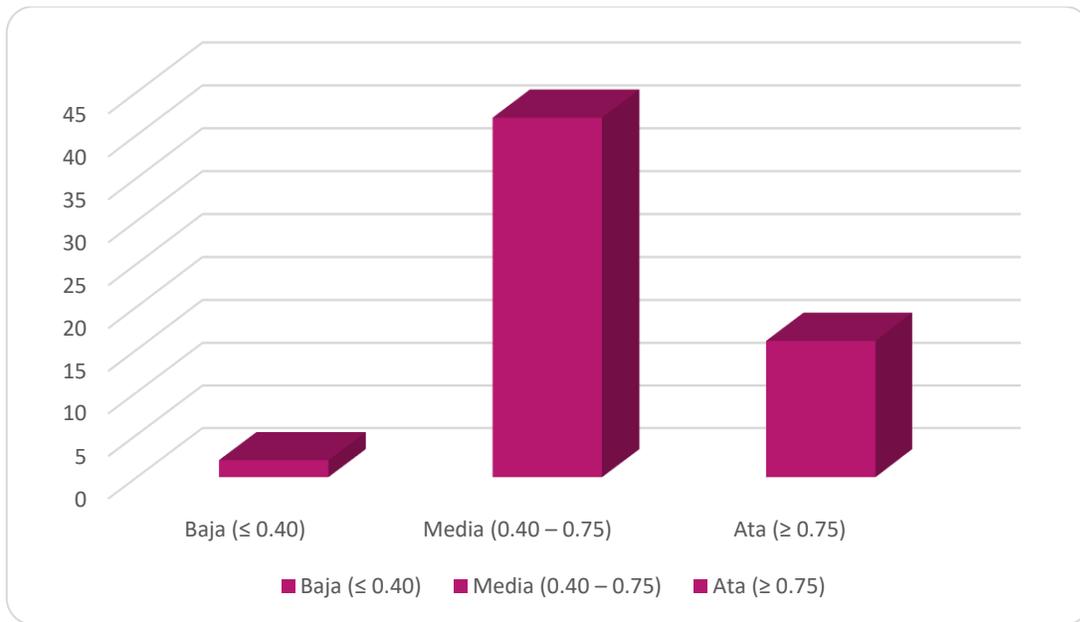


Fig.24. Diagrama de las categorías de la densidad específica de las maderas (g/cm^3) de las especies evaluadas (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

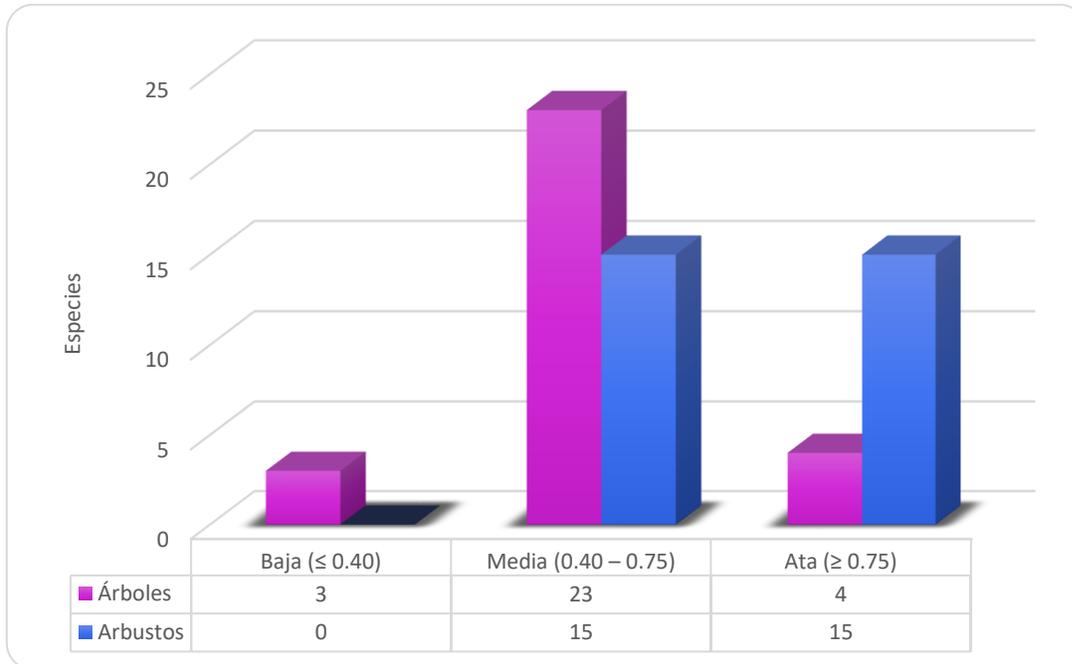


Fig.25. Comparación de la distribución de la densidad específica entre los árboles y arbustos (los intervalos corresponden a la lista estandarizada de caracteres propuestas por la IAWA, 1989).

Índices anatómico-ecológicos

Los resultados obtenidos para el índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM) e índice de agrupación de vasos (IVG) de las 60 especies estudiadas se muestran en la Tabla 5. Los valores para IV e IM muestran un alto coeficiente de variación (237% y 203%). En contraste, en el IVG los valores son pocos dispersos, con un coeficiente de variación de 26%.

Tabla 5 Índices anatómicos-ecológicos de las especies estudiadas.

Familia	Nombre científico	IV	IM	IVG
Fabaceae	<i>Acacia angustissima</i>	3.50	794.61	1.23
Euphorbiaceae	<i>Acalypha neomexicana</i>	0.21	74.62	1.43
Euphorbiaceae	<i>Acalypha setosa</i>	0.59	201.51	1.36
Betulaceae	<i>Alnus acuminata</i>	1.90	1603.84	2.35
Primulaceae	<i>Ardisia compressa</i>	1.55	809.69	1.67
Acanthaceae	<i>Barleria micans</i>	0.29	111.55	1.41
Rubiaceae	<i>Bouvardia multiflora</i>	0.12	59.42	1.12
Burseraceae	<i>Bursera bipinnata</i>	6.06	2685.33	1.45
Burseraceae	<i>Bursera copallifera</i>	2.42	852.97	1.53
Burseraceae	<i>Bursera fagaroides</i>	1.58	682.54	1.32
Burseraceae	<i>Bursera glabrifolia</i>	2.90	1216.21	2.13
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	5.50	2593.72	1.29
Malpighiaceae	<i>Bunchosia biocellata</i>	1.39	410.97	2.30
Solanaceae	<i>Capsicum ciliatum</i>	0.20	77.58	1.64
Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i>	1.50	607.85	1.32
Cannabaceae	<i>Celtis caudata</i>	11.33	3621.37	2.35
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i>	0.21	117.60	1.08
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus urens</i>	17.00	8320.35	1.42
Fabaceae	<i>Desmodium infractum</i>	4.98	688.92	1.32
Fabaceae	<i>Diphysa suberosa</i>	3.43	500.63	1.72
Sapindaceae	<i>Dodonaea viscosa</i>	1.10	262.33	1.53
Fabaceae	<i>Erythrina lanata</i>	97.29	21910.43	1.13
Fabaceae	<i>Eysenhardtia polystachya</i>	3.83	1015.94	1.37

Familia	Nombre científico	IV	IM	IVG
Moraceae	<i>Ficus pertusa</i>	43.70	7012.55	1.50
Malvaceae	<i>Heliocarpus americanus</i>	3.68	1057.81	2.15
Verbenaceae	<i>Hyptis mociniana</i>	1.59	627.38	1.21
Fabaceae	<i>Indigofera sp.</i>	1.33	176.32	1.34
Fabaceae	<i>Inga eriocarpa</i>	34.92	11968.75	1.21
Verbenaceae	<i>Lantana cámara</i>	1.73	599.05	1.41
Verbenaceae	<i>Lantana hispida</i>	0.21	48.95	1.18
Verbenaceae	<i>Lantana velutina</i>	0.26	82.71	1.11
Asteraceae	<i>Lasianthaea crocea</i>	0.74	114.99	1.00
Fabaceae	<i>Leucaena esculenta</i>	20.43	3906.71	1.40
Asteraceae	<i>Liabum glabrum</i>	6.67	2761.98	1.34
Asteraceae	<i>Lippia umbellata</i>	11.99	3673.76	1.67
Fabaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i>	11.61	3415.77	1.73
Apocynaceae	<i>Mandevilla tubiflora</i>	0.57	120.58	1.38
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i>	2.63	670.74	1.19
Asteraceae	<i>Montanoa bipinnatifida</i>	4.15	819.21	1.22
Araliaceae	<i>Oreopanax peltatus</i>	0.16	154.66	3.25
Asteraceae	<i>Otopappus epaleaceus</i>	0.98	203.56	1.16
Asteraceae	<i>Otopappus tequilanus</i>	3.30	703.41	1.28
Fabaceae	<i>Piptadenia constricta</i>	1.40	264.61	1.29
Anacardiaceae	<i>Pistacia mexicana</i>	1.73	513.26	1.67
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i>	0.90	417.75	1.83
Salicaceae	<i>Prockia crucis</i>	0.39	260.27	2.15

Familia	Nombre científico	IV	IM	IVG
Rubiaceae	<i>Randia thurberi</i>	0.19	81.00	1.29
Plantaginacea	<i>Russelia sarmentosa</i>	0.09	35.90	1.26
Lamiaceae	<i>Salvia mexicana</i>	0.83	191.82	1.45
Lamiaceae	<i>Salvia purpurea</i>	0.36	108.65	1.33
Asteraceae	<i>Sinclairia caducifolia</i>	5.47	1841.69	1.66
Solanaceae	<i>Solanum lanceolatum</i>	0.86	263.91	1.46
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i>	20.18	8649.01	1.49
Apocynaceae	<i>Stemmadenia pubescens</i>	0.75	366.77	1.22
Bignonaceae	<i>Tecoma stans</i>	0.96	288.82	1.71
Acanthaceae	<i>Tetramerium glandulosum</i>	0.26	72.65	1.55
Sapindaceae	<i>Thouinia villosa</i>	2.56	862.12	1.34
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i>	3.80	900.28	1.66
Meliaceae	<i>Trichilia americana</i>	2.74	821.43	1.27
Malvaceae	<i>Triumfetta lappula</i>	1.78	610.15	1.11
	Media	6.08	1731.48	1.50
	Desviación estándar	14.40	3520.57	0.39
	Cv	237%	203%	26%

Índice de vulnerabilidad (IV). Se observa que existe una gran dispersión entre los valores de IV obtenidos, con un coeficiente de variación del 237%, ya que se encuentran en un intervalo de 0.09 a 97.29. Las especies presentaron un comportamiento heterogéneo (Tabla 5). El valor más bajo se presentó en *Russelia sarmentosa* (0.09) y el más alto en *Erythrina lanata* (97.29; Tabla 5). El 65% de las especies tuvieron un valor menor a 3, (Fig. 26). Si se compara entre árboles y arbustos, 53% de los árboles tienen un valor mayor a 3 y 84% de los arbustos presentan un valor menor a 3 (Fig. 27).

Índice de mesomorfía (IM). Existe una alta dispersión entre los valores del IM, con una variación del 203% ya que éstos se encuentran en un intervalo de 35.90 a 21,910; por lo que se aprecia un comportamiento heterogéneo. El valor más bajo se presentó en *Russelia sarmentosa* (35.90) y el más alto en *Erythrina lanata* (21,910.43; Tabla 5). El 73% de las especies evaluadas tienen un índice mayor a 200 (Fig. 26). Al comparar los valores del IM entre los árboles y arbustos, el 97% de los árboles presentaron un valor mayor a 200, mientras que el 50% de los arbustos tuvo valores menores a 200 (Fig.27).

Índice de vasos agrupados (IVG). Los valores obtenidos presentan poca dispersión, con 26% de variación. Todas las especies presentaron valores de $IVG > 1$. El valor máximo se alcanzó en *Oreopanax peltatus*, con 3.25 (Tabla 5); por ello, en comparación con el resto de las especies ésta es la que presenta una mayor proporción de vasos agrupados. Los vasos múltiples fueron radiales de 2 a 6, los más comunes son los que se forman en grupos de 2 y 3 vasos (Figs. 9, 10, 11 y 12). Al comparar entre los árboles y arbustos, los árboles presentaron un porcentaje más alto (60%) de vasos agrupados que los arbustos (42%; Fig. 28).

La comparación entre algunas características abióticas y los índices de vulnerabilidad (IV) de cuatro localidades de BTC en México, se muestran en la Tabla 6.

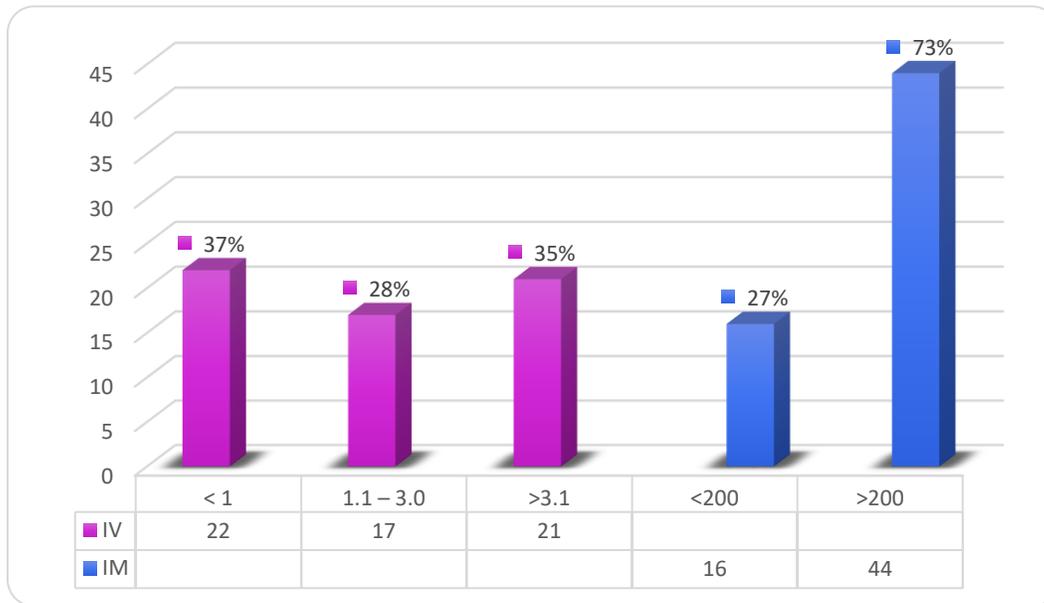


Fig. 26. Diagrama de los índices anatómico-ecológicos de las especies evaluadas. Índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM).

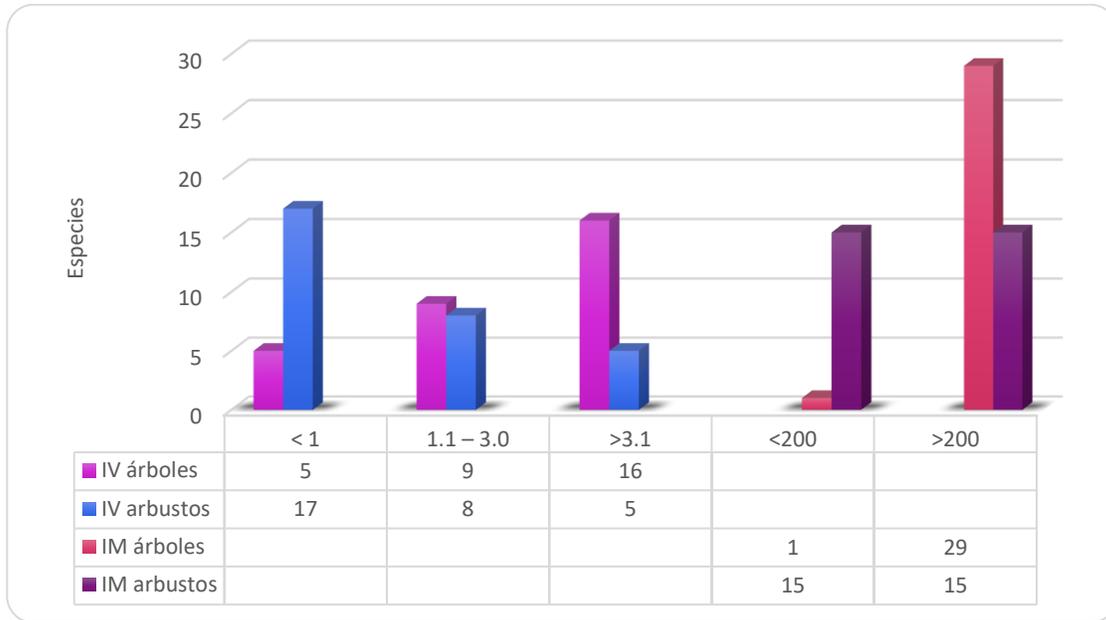


Fig. 27. Índices anatómico-ecológicos. Índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM) entre los árboles y arbustos.

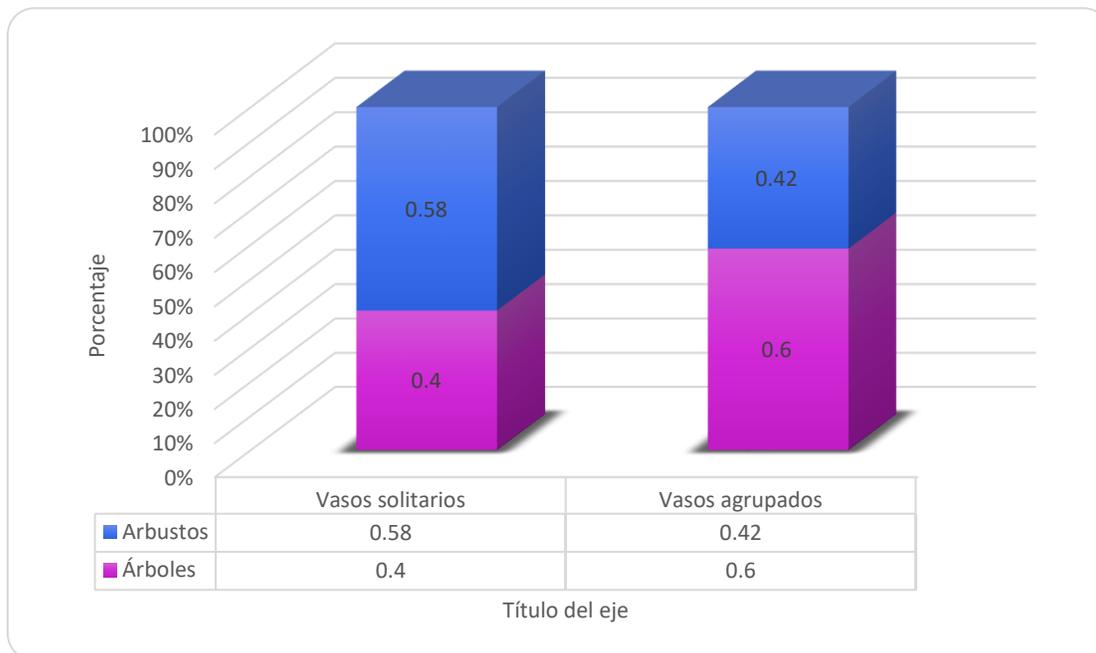


Fig. 28. Comparación del porcentaje de vasos agrupados entre árboles y arbustos

Tabla 6. Comparación de características de abióticas (precipitación y meses secos) y de los vasos de diferentes bosques tropicales caducifolios. Diva = diámetro de vaso, Feva = frecuencia de vasos; IV = índice de vulnerabilidad a= IV < 1, b = IV = de 1 a 3 y c = IV > 3.

Bosques Tropicales Caducifolios de México						
Localidad/ No. De spp	Precipitación media anual (mm)	Meses secos	Diva	Feva	IV	Referencia
Chamela, Jalisco (72)	613	8	122 ± 56	25 ± 41	10a 7b 83c	Barajas- Morales y León-Gómez (1989)
Tziritzicuaro, Michoacán (28)	755	8	95 ± 34	62 ± 101	11a 41b 48c	Aguilar-Peña (2017)
Los Ebanos y el Arecate, Tamaulipas (21)	914	6	66 ± 24	23 ± 19	10a 29b 62c	Ramírez- Martínez et al. (2017)
Tonatico, Edo. De Méx. (60)	964	6	69 ± 44	50 ± 47	37a 28b 35c	Este trabajo

Correlación entre caracteres anatómicos cuantitativos

La frecuencia de vasos mostró correlaciones significativas con cinco caracteres anatómicos, excepto con el grosor de la pared de las fibras, mientras que el diámetro de vasos fue el más altamente correlacionado (-0.64 ; $P < 0.0001$). La longitud del elemento de vaso tuvo correlación significativa con la longitud de fibras. El % de parénquima total mostró correlación significativa con cuatro características; los mayores valores de asociación positiva los presenta con el diámetro de vasos y longitud de fibras (Tabla 7).

Tabla 7. Correlación de Pearson entre seis caracteres cuantitativos de la madera de las 60 especies estudiadas.

Caracteres	Frecuencia de vasos	Diámetro de vaso	Longitud de elemento de vaso	Diámetro de punteaduras intervasculares	Longitud de fibra	Grosor de pared de fibra	Parénquima
Frecuencia de vasos	1						
Diámetro de vaso	-0.64**	1					
Longitud de elemento de vaso	0.35*	-0.22n.s.	1				
Diámetro de punteaduras intervasculares	-0.38*	0.42**	0.23n.s.	1			
Longitud de fibra	-0.27*	0.46**	0.36*	0.47**	1		
Grosor de pared de fibra	0.19n.s.	-0.32*	-0.27*	0.25*	-0.23n.s.	1	
Parénquima	-0.32*	0.52**	-0.18n.s.	0.32*	0.42**	-0.23n.s.	1

*= $P < 0.05$, **= $P < 0.0001$, n.s.=no significativo, N= 60

Correlación de los caracteres anatómicos cuantitativos de la madera de 60 especies con el tamaño del individuo, diámetro del tallo y la densidad específica de la madera

El tamaño y diámetro de los individuos tuvieron una relación significativa con tres caracteres anatómicos, los coeficientes de asociación más altos se observaron para el

diámetro de vaso (Tabla 8). Además, el tamaño de los individuos se asoció significativamente, pero de forma negativa con la frecuencia de vasos. La densidad específica se asoció significativamente con cinco caracteres, la frecuencia de vasos fue la más alta y única positiva con 0.49 ($P < 0.0001$); resto tuvo valores negativos (Tabla 8).

El tamaño de los individuos tuvo una asociación positiva con el diámetro del tallo ($r=0.74$) y una asociación negativa con la densidad específica ($r=-0.29$), mientras que el diámetro del tallo se obtuvo una asociación negativa con la DE ($r=-0.16$; Fig. 29).

Tabla 8. Correlación de Pearson de las características anatómico-cuantitativas de la madera de 60 especies con el tamaño de los individuos, diámetro del individuo y la densidad específica.

Caracteres anatómicos	Tamaño de los individuos	Diámetro del tallo	Densidad específica
Frecuencia de vasos	-0.26*	-0.09 n.s.	0.49**
Diámetro de vaso	0.45**	0.42**	-0.44**
Longitud de elemento de vaso	0.14 n.s.	0.24 n.s.	-0.09 n.s.
Diámetro de punteaduras intervasculares	0.39*	0.35*	-0.51***
Longitud de fibra	0.37**	0.40**	-0.32*
Grosor de pared de fibra	-0.09 n.s.	-0.19 n.s.	0.16 n.s.
% Parénquima	0.24 n.s.	0.22 n.s.	-0.35*

*= $P < 0.05$, **= $P < 0.001$, ***= $P=0.0001$ n.s.= no significativo, N= 60

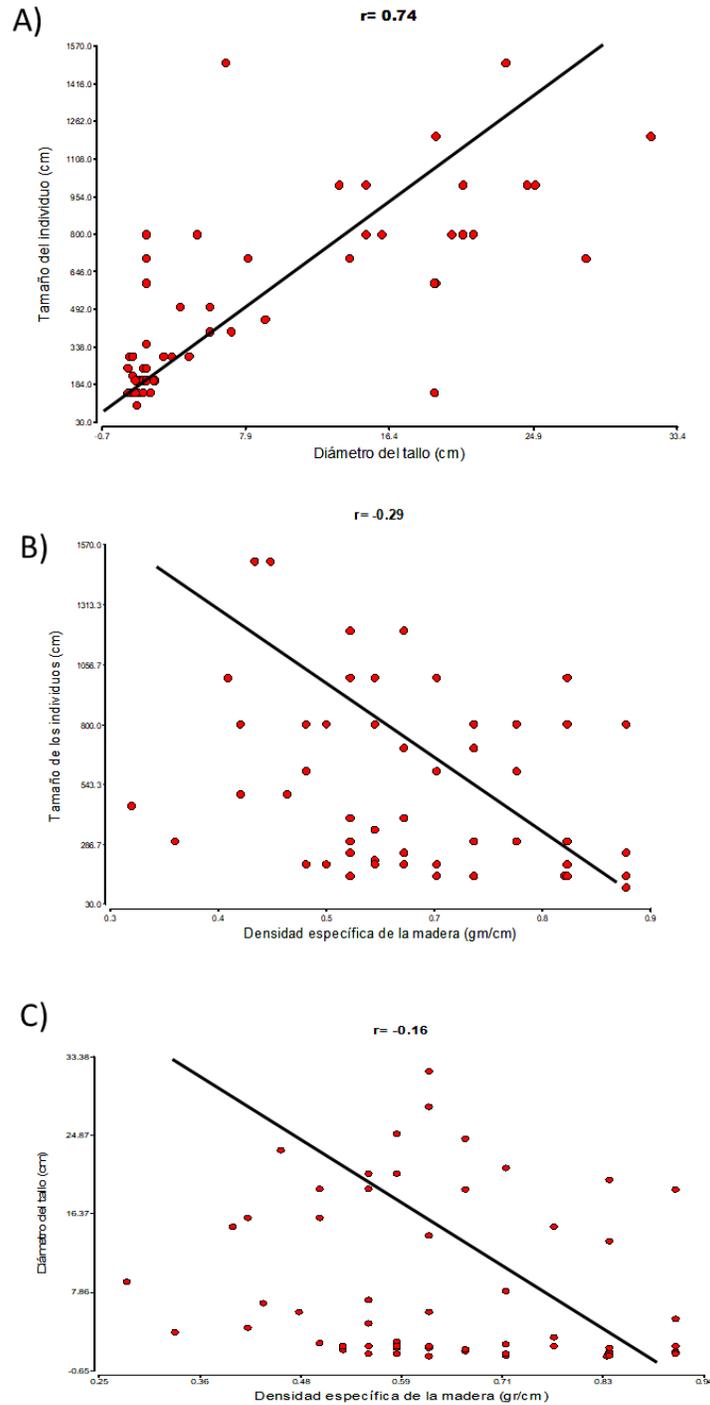


Fig. 29. Gráficas de correlación de Pearson. A) Correlación de la altura de los individuos con el diámetro del tallo, B) Correlación de la altura con la densidad específica y C) Correlación del diámetro del tallo con la densidad específica

Correlación de los caracteres anatómicos de la madera, caracteres morfológicos y densidad de la madera de las especies estudiadas y las variables ambientales

La humedad del suelo durante el periodo de sequía tuvo una correlación significativa solo con dos caracteres de los vasos (frecuencia y diámetro; Tabla 9). También se observó que el tamaño de los individuos tiene una asociación negativa y significativamente con la altitud.

Tabla 9. Correlación de Pearson de los caracteres anatómicos-cuantitativos de la madera y las variables ambientales.

Caracteres	Altitud	Humedad del suelo en época de lluvia	Humedad del suelo en época de sequía
Frecuencia de vasos	0.07 n.s.	-0.14 n.s.	0.25*
Diámetro de vaso	-0.13 n.s.	0.03 n.s.	-0.25*
Longitud de elemento de vaso	-0.19 n.s.	-0.08 n.s.	0.14 n.s.
Diámetro de punteaduras intervasculares	-0.23 n.s.	0.16 n.s.	0.1 n.s.
Longitud de fibra	-0.13 n.s.	0.08 n.s.	-0.05 n.s.
Grosor de pared de fibra	0.13 n.s.	0.15 n.s.	0.08 n.s.
Densidad específica	0.17 n.s.	0.08 n.s.	0.16 n.s.
% Parénquima	0.004 n.s.	-0.15 n.s.	-0.09 n.s.
Altura de los individuos	-0.26*	0.11 n.s.	-0.04 n.s.
Diámetro del tallo	-0.05 n.s.	0.14 n.s.	-0.01 n.s.

*significativo $P < 0.05$, n.s.=no significativo

Análisis multivariado

Los resultados del análisis de correlación canónica (ACC) indican que el primer par de componentes se correlaciona con un coeficiente de 0.46 y que el 56% de la variabilidad de los datos es explicada por los tres primeros ejes de dicha correlación. En el primer eje canónico se explica el 21% de la variación. Los ejes 2 y 3 explican el 20% y 15% de la varianza residual (Tabla 10). La Figura 30 muestra dos coeficientes de correlación canónica. La primera correlación explicó el 21% de la varianza total y la segunda contribuyó con el 20%.

Tabla 10. Coeficientes de correlación canónica (ACC) del análisis estadístico realizado de las variables cuantitativas de las especies estudiadas con las variables ambientales.

Coeficientes de correlación canónica			
Ejes canónicos	Variación explicada %	Correlación canónica	Valores de p
1	21	0.46	0.36
2	20	0.44	0.34
3	15	0.39	0.39

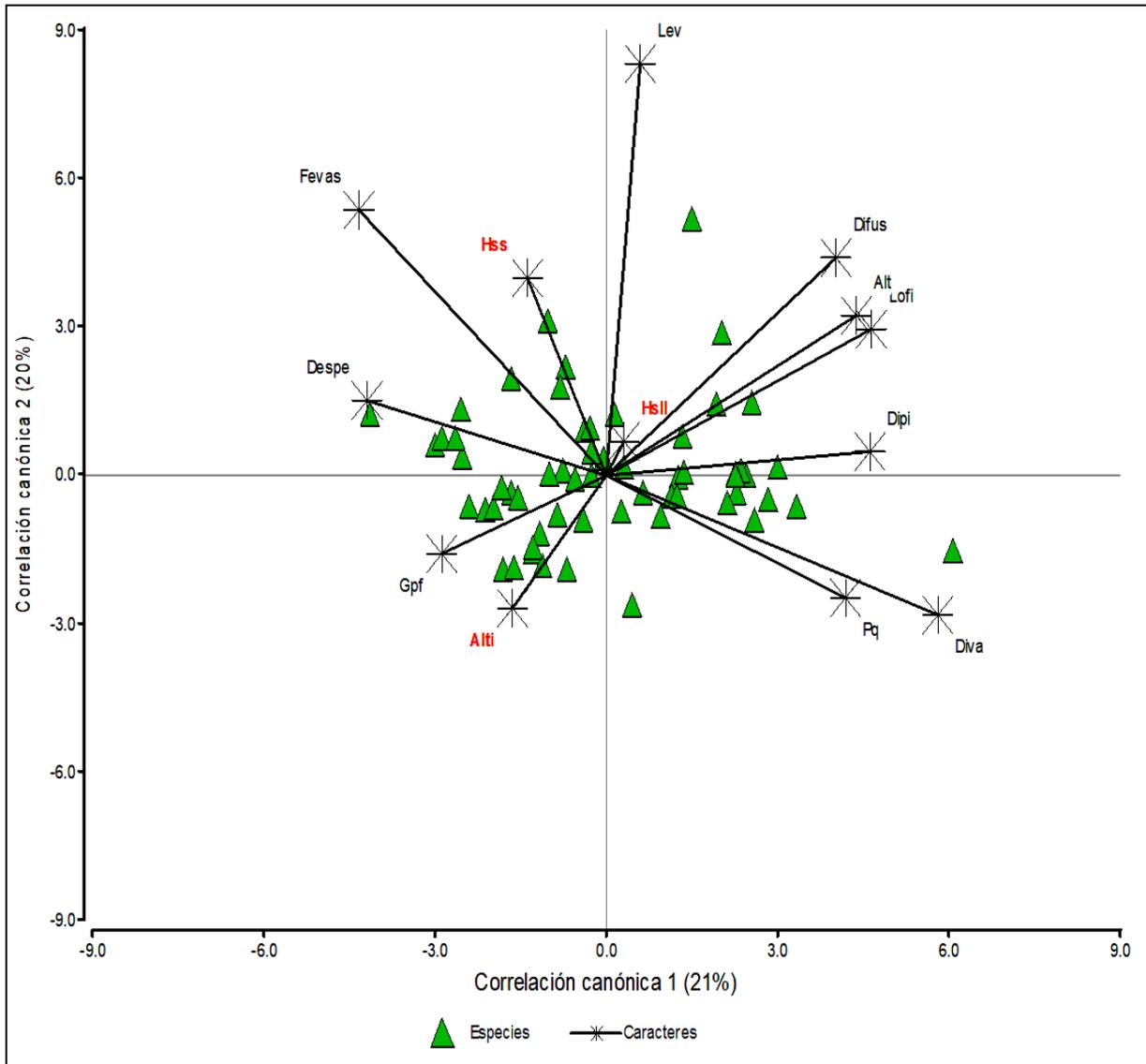


Fig.30. Posición de las variables ambientales y los caracteres de la madera de los individuos estudiados de acuerdo con sus correlaciones con los dos ejes canónicos. Alt= tamaño de los individuos, Difus=diámetro de tallo, Despe=densidad específica, Pq=% total parénquima, Fevas=frecuencia de vasos, Diva=diámetro de vaso, Lev=longitud de elemento de vaso, Dipi=diámetro de punteaduras intervasculares, Lofi=longitud de fibra, Gpf=grosor de pared de fibra, Hss=humedad del suelo en sequía, Hsll=humedad del suelo en lluvia, Alti=altitud.

En la tabla 11 se muestra que caracteres de la madera, se correlacionan entre sí (variables de la madera). Dos variantes canónicas sugieren que la altitud de la barranca y la humedad del suelo en la época de lluvia tuvieron un efecto sobre el grosor de la pared de las fibras, la densidad específica de la madera (DE), así como con la longitud, diámetro del tallo y frecuencia de los elementos de vaso y el tamaño de los individuos (Tabla 11).

Tabla 11. Análisis de correlación canónica (ACC) de las variables cuantitativas de la madera y las variables ambientales.

Coeficientes de correlación de Pearson entre el primer eje canónico compuesto por las variables cuantitativas de la madera.	
Frecuencia de vasos	0.18
Diámetro de vaso	-0.1
Longitud de elemento de vaso	-0.35*
Diámetro de punteaduras intervasculares	0.08
Longitud de fibra	0.004
Grosor de pared de fibra	0.43**
% Parénquima	-0.3
Densidad específica	0.33*
Diámetro del tallo	0.22*
Tamaño del individuo	-0.06
Coeficientes de correlación de Pearson entre el segundo eje canónico compuesto por las variables cuantitativas ambientales.	
Altitud	0.49**
Humedad del suelo en época de lluvia	0.88**
Humedad del suelo en época de sequía	0.16

Similitud fenética

El fenograma (Fig. 31) basado en el coeficiente de distancia Euclídea que generó el análisis, a una línea de corte del 65 % y con una correlación cofenética del 0.796, muestra la formación de 2 grupos; además de *Erythrina lanata*, *Oreopanax peltatus*, *Alnus acuminata* y *Bursera glabrifolia*, que están en una posición externa a ellos. El grupo 1 y el grupo 2 se relacionan a una distancia de 4.82.

El grupo uno se define a una distancia de 4.07 e incluye 39 especies que se separan en tres subgrupos. Estos subgrupos se unen a una distancia de 3.58. 1A se encuentra a una distancia de 2.85, lo conforman 17 especies, siendo *Tecoma stans* y *Salvia mexicana* con la mayor diferencia anatómica del subgrupo, mientras que las más parecidas son *Dodonaea viscosa* y *Piptadenia constricta* (0.69). En 1B se asocian 15 especies a una distancia de 3.24, en donde *Desmodium infractum* muestra la mayor distancia (2.66), mientras que los caracteres más parecidos se presentan entre *Lantana camara* y *Ardisia compressa* (1.43). El grupo 1C se define a una distancia de 3.78 con 7 *Plumeria rubra* es la menos parecida de este subgrupo con una distancia de 4.07 y las más parecidas son *Lantana velutina* y *Acalypha neomexicana*.

El grupo 2 se define a una distancia de 4.31, incluye 17 especies; en este nivel se separan dos subgrupos (2A y 2B). 2A está formado por 12 especies a una distancia de 3.79; *Sinclaria caducifolia* y *Liabum glabrum* muestran la mayor semejanza dentro del subgrupo (1.21) y *Trema micrantha* es la menos semejante a una distancia de (3.79). 2B incluye cinco especies; *Celtis caudatae* *Inga eriocarpa* son los más parecidos, seguidos de *Diphysa suberosa* y *Pistacia mexicana*, la más distante es *Eysenhardtia polystachya* (3.11).

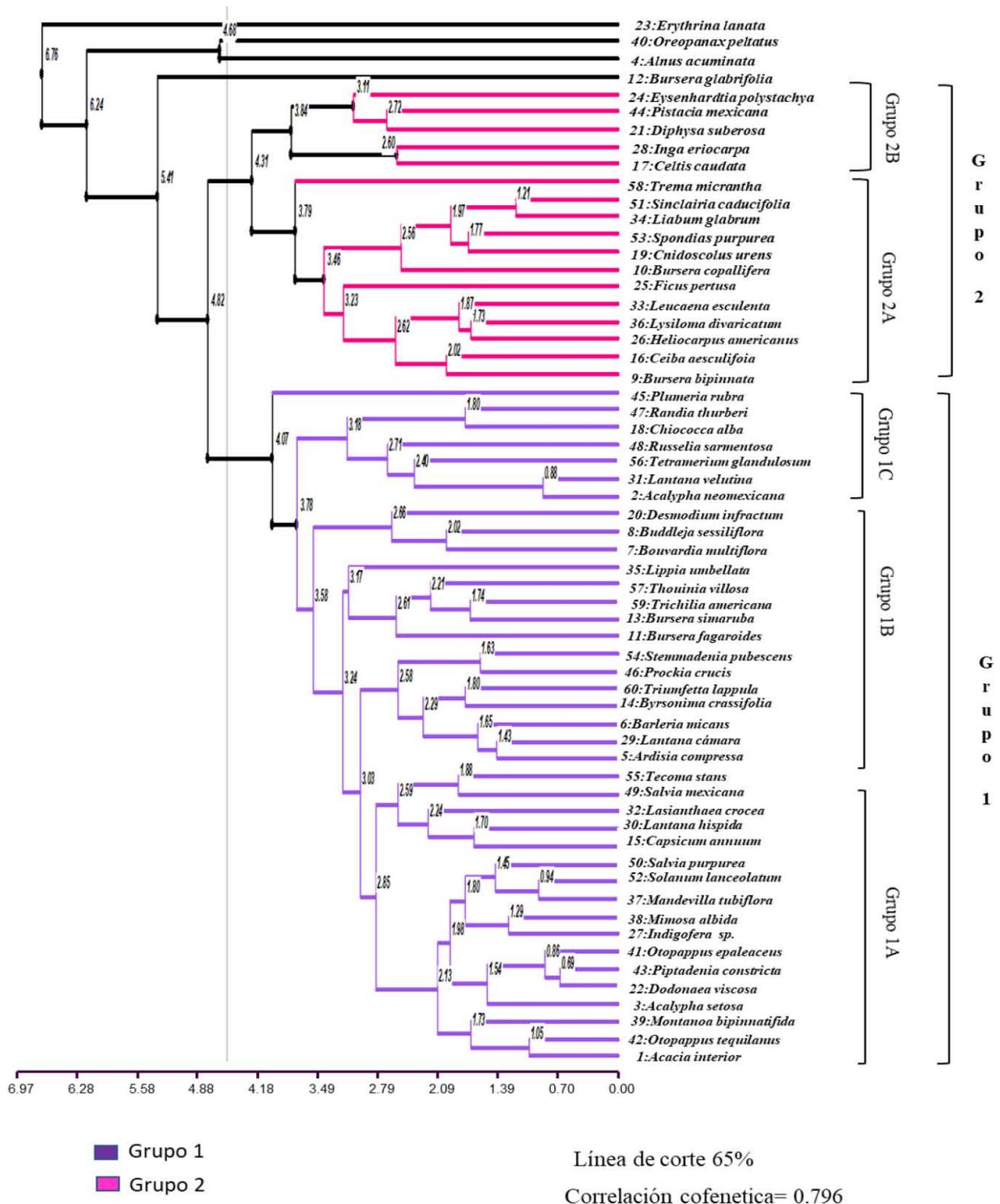


Fig. 31. Fenograma de las especies evaluadas, Obtenido en el programa estadístico Infostat.

Discusión

Convergencias anatómico-ecológicas de la madera pueden presentarse en floras que crecen en ambientes similares (Baas y Calquist, 1985). Para el caso de las especies que proceden de un bosque tropical caducifolio, se discuten siete caracteres anatómicos cuantitativos de 60 especies leñosas (árboles/arbustos).

a) Anatomía ecológica de la madera a nivel florístico

Con la finalidad de encontrar convergencias estructurales de la madera entre las especies que conviven en un mismo ambiente, se han comparado floras de diversas regiones del mundo. Generalmente en todos ellos, los elementos vasculares de floras características de diferentes formaciones vegetales muestran rasgos que se relacionan con el clima (Baas, 1982; Carlquist y Hoekman, 1985; Baas y Schweingruber, 1987). En el caso de las especies del BTC estudiado, se observa que las dimensiones de los elementos de vaso y fibras, así como el número de vasos por mm^2 siguen el patrón general ya registrado en otros ambientes cálidos estacionales similares. Por ejemplo, los vasos se clasifican como pequeños en la mayoría de las especies (82% de las especies presentan vasos con diámetros menores a $100 \mu\text{m}$ y numerosos en el 75%) y con paredes gruesas en sus fibras. Asimismo, los elementos de vaso y fibras tienen longitudes cortas a medianas (97 y 100 % de las especies respectivamente). Estos atributos, además de los vasos agrupados y punteaduras intervasculares pequeñas ($<7 \mu\text{m}$), coinciden en parte con los estudios de Barajas-Morales (1985), Ramírez-Martínez *et al.* (2017) y Aguilar-Peña (2017) en una vegetación similar (Tabla 6). Sin embargo, existen diferencias en los intervalos de los valores cuantitativos y porcentajes de algunos rasgos. Con respecto a los intervalos, Barajas -Morales (1985) quien

estudió especies de Jalisco, registra que el número de vasos por mm^2 fluctúa entre 5 y $40/\text{mm}^2$, con diámetros de 50 a $200\ \mu\text{m}$; mientras que en el norte del país, en dos localidades de Tamaulipas, se presentan diámetros de vaso más pequeños, ya que en ningún caso sobrepasan los $100\ \mu\text{m}$ ($36 - 100\ \mu\text{m}$) y el número de vasos por mm^2 no es mayor de 100 ($5 - 100/\text{mm}^2$, Ramírez-Martínez *et al.*, 2017). En la zona de estudio se tienen intervalos más amplios; por ejemplo, *Erythrina lanata* presenta vasos sumamente escasos (2 vasos por mm^2), con diámetros mayores a $200\ \mu\text{m}$, mientras que *Russelia sarmentosa* tiene 209 vasos/ mm^2 . Con respecto a las categorías en la longitud de los elementos de vaso, los datos de Tonatico coinciden con los reportados por Ramírez-Martínez *et al.*, (2017), en ambos sitios se reconocen como cortos y medianos. Esos autores reportan elementos de vaso cortos para el 52% de sus especies ($200 - 300\ \mu\text{m}$) y medianos en el 48% ($386 - 548\ \mu\text{m}$). También, existen diferencias en los porcentajes; en el BTC de la zona de estudio, 62% de las especies tiene elemento de vasos cortos, pero en un intervalo de 133 a $350\ \mu\text{m}$, mientras que los medianos se registran en el 35%, con 350 a $665\ \mu\text{m}$. Un contraste mayor se aprecia con las especies de Jalisco (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989) donde el 84% de las especies solo se presentan vasos cortos. Con respecto a las punteaduras intervasculares, las especies de Tonatico presentan semejanza con las del BTC de Chamela (Barajas-Morales, 1985), en ambos sitios se observó el mismo porcentaje de distribución y las mismas categorías de tamaño.

Los valores más altos en los caracteres mencionados de la madera de las especies del BTC de Tonatico, pueden deberse a una combinación de factores, como son los climáticos, edáficos y topográficos. Con base en los datos proporcionados por Barajas-Morales (1985) y Ramírez-Martínez *et al.*, (2017) para sus respectivas zonas de estudio, el

BTC de Tonatico presenta mayor precipitación media anual (964 mm) y existen más meses lluviosos (6). Otra condición es la temperatura, pues ésta en promedio es menor, (20°C) en relación con las otras comunidades. Por otro lado, hay una humedad del suelo que de acuerdo con los datos obtenidos no se pierde totalmente, ya que el 15% se retiene en los meses secos (noviembre-abril). Con respecto a la fisiografía, es bien conocido que las cañadas guardan humedad y protegen contra los vientos y exceso de insolación (Rzedowki, 2001); de esta manera, en Tonatico el efecto de la cañada permite que la humedad se encuentre estratificada, apreciándose mayor humedad hacia el fondo de ésta. En este sentido, especies con los elementos de vaso y fibras de mayor longitud, como *Oreopanax peltatus*, se llegan a encontrar en las zonas bajas. Las diferencias observadas entre el BTC de Tonatico con Jalisco (Chamela) y Tamaulipas, pueden deberse a las condiciones particulares en el ambiente de cada zona, así como a la composición florística y al número de especies incluidas en los estudios. Por ello, en cada sitio las especies responden a las condiciones que el ambiente les impone para su establecimiento.

Con respecto a la densidad específica de la madera (DE), en el BTC de Tonatico predominan las maderas con paredes de fibras muy gruesas y gruesas, al igual que en Chamela y Tamaulipas. Por lo que se podría esperar un porcentaje elevado de especies con valores altos, como lo exponen Aguilar-Rodríguez *et al.* (2001) al comparar el grosor de las paredes de las fibras con la densidad específica (DE) de las maderas. Sin embargo, en las especies estudiadas el 70% presenta densidades medias (0.41- 0.75). Es probable que la humedad de la zona, así como otros atributos anatómicos, influya en dicho resultado. Por ejemplo, en Chamela, que es un sitio con menor precipitación promedio registrada, 59% de sus maderas tienen DE mayores a 0.75. Para el caso de las especies del matorral xerófilo,

Aguilar-Rodríguez *et al.* (2001) argumentan que los porcentajes similares en la DE mediana y alta se deben probablemente a las condiciones de humedad de los sitios de colecta, así como a otros factores intrínsecos de las especies. Posiblemente la ubicación de las especies en la barranca esté arrojando un mayor porcentaje de maderas con densidades medianas.

Las relaciones entre el diámetro, frecuencia y longitud de elementos de vaso han sido ampliamente discutidas en términos de seguridad y eficiencia en el transporte de agua (Carlquist, 2012) ambas, pueden evaluarse por medio de los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM). Las especies estudiadas presentan un IV con amplio intervalo; sin embargo, el 37% están por debajo de la unidad, lo que de acuerdo al criterio de Carlquist (2001) corresponden a maderas con un comportamiento extremadamente xeromórfico, mientras que el 63% se encuentra por arriba de 3 y corresponden a maderas mesomórficas. Sin embargo, para las maderas que se encuentran entre >1 y <3 quedaría una laguna en su tipificación. Al respecto Scholtz *et al.* (2013) señalan que cuando el IV es menor a 3, corresponden a maderas xeromórficas y que un comportamiento verdaderamente mesomórfico se manifiesta cuando el IV es mayor a 3. Con dicha aseveración el porcentaje de maderas xeromórficas de la zona aumentaría a 65%, mientras que el 35% (con un $IV > 3$) presentaría un comportamiento mesomórfico; es decir, estas últimas son eficientes en el transporte de agua y vulnerables a la cavitación o embolismo (Carlquist, 2001). Los valores de los índices están acordes con los obtenidos en los diámetros y frecuencia de vasos en las especies estudiadas, en donde 82% de las maderas tienen vasos con diámetro pequeño ($< 100 \mu\text{m}$) y en el 75% los vasos son numerosos (> 40); ambas características reflejan un comportamiento xeromórfico. Otro indicador de estrés hídrico es el agrupamiento de vasos

(IVG) para evitar el riesgo al bloqueo de la conducción (Lindorf, 1994, los valores que se observan en el IVG están por encima de la unidad en las maderas de las especies del sitio estudiado, lo que nos indica que hay contacto entre los vasos. Como lo menciona Carlquist (1984) esta propiedad garantiza una mayor eficiencia y seguridad en la conducción, debido a que aumenta la posibilidad de mayor desplazamiento de la columna de agua. En este sentido, las punteaduras intervasculares intervienen como enlace entre los grupos de vasos al presentar rutas alternas y aíslan la parte embolizada; impidiendo que se extiendan a otros vasos vecinos. Villagra y Roig (1997) señalan que la combinación de agrupamiento y frecuencia de vasos maximiza la seguridad del sistema hidráulico al proporcionar vías alternativas para la conducción de agua. Actualmente se considera que la estrategia de las especies no solo es evitar el embolismo o la cavitación, además, se ha observado la reparación del vaso embolizado (Carlquist, 2011; Johnson *et al.*, 2011). Esta reparación se lleva por medio del parénquima paratraqueal asociado a los vasos; para mantener columnas de agua las células de parénquima adyacentes vierten azúcares para rellenar vasos (Holbrook y Zwieniecki, 1999; Wheeler and Holbrook, 2007), manteniendo las presiones osmóticas al transferir azúcares a estas columnas y éstos se conduzcan a través de los vasos (Sauter *et al.*, 1973).

Comparando el porcentaje de IV de las maderas mesomórficas (35%) con otros bosques tropicales secos de México como Michoacán (IV = 48 %), Tamaulipas (IV = 62%) y Chamela (IV = 83%), este último valor se considera sobrestimado debido al método utilizado por Barajas (1985) para cuantificar el diámetro de los vasos. En ese trabajo se midieron los vasos de mayor diámetro, por lo que el IV de las especies de Chamela estaría más relacionado con precipitaciones mayores a las que realmente se registran para dicha

comunidad; además, la temporada de sequía es menor (Barajas (1985). Los IV obtenidos para cada comunidad señalan que, sin importar su ubicación geográfica, los BTC mexicanos presentan especies con maderas mesomórficas (Tabla 6). Posiblemente la presencia de maderas mesomórficas en la zona de estudio se deba a que las especies son caducifolias y solo conducen agua en la época de lluvia (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012); al perder sus hojas evitan llegar a potenciales negativos que evitan la cavitación (Pockman y Sperry, 2000). Aunque los valores de precipitación de Tonatico son muy parecidos a Michoacán, Tamaulipas y Chamela, tal vez otra de las diferencias observadas en el IV se debe a la disponibilidad del agua, el BTC de estudio presenta cinco meses de sequía y el suelo conserva en estos meses 15% de humedad, a diferencia de los otros sitios. Cuando la humedad del suelo es muy baja (temporada de sequía) como en nuestra área de estudio, se ha observado que la raíces en contacto con las regiones más secas del suelo se desconectan hidráulicamente del resto (se embolizan), de este modo impiden que la planta pierda agua y protejan órganos más valiosos. Tal vez la gran variación en el IV que presentaron las especies estudiadas dentro de la misma localidad se debe a que existen diferentes estrategias de vida, como la pérdida de follaje en la época desfavorable.

En contraste al índice de vulnerabilidad, el índice de mesomorfía (IM) que es la relación que tiene el IV con la longitud de los elementos de vaso, nos muestra que el 73% de las especies presentan valores mayores a 200 y de acuerdo con Carlquist (1997), serían maderas mesomórficas; comportamiento que aparentemente se contrapone con las tendencias observadas en IV e IVG. Al parecer el IM podría corresponder con su hábito y/o grado de exposición al sol; por ejemplo, cuando se separan los árboles y arbustos, los resultados nos revelan que el 97% de los árboles tienen madera mesomórfica al presentar

un IM mayor a 200, por lo que la gran mayoría sería más eficiente en el transporte de agua y solo *Oreopanax peltatus* tiene una orientación xeromórfica. Sin embargo, en los arbustos no se pudo apreciar ninguna tendencia, ya que 50% de las especies tienen un comportamiento xeromórfico y el otro 50% mesomórfico. En esta forma de vida la exposición al sol podría estar influyendo, ya que especies como *Randia thurberi*, que se encuentra en el fondo de la barranca, al encontrarse expuesta su madera tiene un $IM < 200$, esto es, se comporta como una madera xeromórfica; en contraste *Acacia angustissima*, se encuentra en la cima, pero tiene un valor de $IM > 200$, lo que indica un comportamiento mesomórfico y se encuentra expuesta. Debido a estas aparentes contradicciones, se podría deducir que hay otros atributos tanto en los elementos vasculares, como en otros tipos celulares, que podrían tener alguna forma de compensación para este comportamiento, pues el xeromórfico, que es el esperado, parece no presentarse claramente en las especies.

Una propiedad que muestra indirectamente las capacidades hidráulicas del tallo y la resistencia mecánica de las plantas es su densidad específica. De acuerdo a Swenson y Enquist (2007) entre más seguro es un xilema, mayor será su densidad. En la mayoría de las especies evaluadas, el 70% presenta una densidad media ($0.40 - 0.75 \text{ gr/cm}^3$), de acuerdo a dicha interpretación, en las maderas estudiadas del BTC de la barranca existiría una tendencia hacia la eficiencia en la conducción. Nuevamente eficiencia y seguridad se hacen presentes, cuando se usan diferentes indicadores.

b) Características anatómicas de la madera y su relación con la humedad del suelo, altitud y DE.

Los resultados que arrojan los análisis de correlación indican que la humedad del suelo en época de sequía se asocia significativamente ($p < 0.05$) con los caracteres frecuencia y diámetro de vasos; asimismo, la altitud de la barranca con el tamaño de los individuos. La frecuencia de vasos tiene una asociación positiva con la humedad del suelo en época de sequía y negativa con el diámetro de los vasos. El resultado sobre el diámetro de vasos parece comportarse de forma similar a lo que se ha observado cuando se evalúan aspectos climáticos (León, 2002; Carlquist, 2012; Fichtler y Worbes, 2012, Aguilar-Rodríguez, 1996; Baas y Carlquist, 1985; Barajas-Morales, 1985; Carlquist y Hoekman, 1985; Fahn, 1986). En estos ambientes se reduce el diámetro de los vasos y por ende su frecuencia aumenta, ya que generalmente existe una relación inversa entre ambos caracteres (Lindorf, 1994. En la zona de estudio, se registró que en época de sequía el suelo retiene el 15% de humedad, con respecto a la época de lluvia. Esto posiblemente influya en el amplio intervalo obtenido en algunos de los valores en las dimensiones de vasos y fibras, en comparación con otras comunidades vegetales similares (discutido en el apartado “a” de esta sección). Sin embargo, lo anterior no explica la asociación de los elementos de vaso más largos con la humedad del suelo en la época de sequía. Para explicarlo se tienen que llevar a cabo estudios sobre la dinámica entre los procesos de humedad del suelo y la cubierta vegetal (Wang *et al.*, 2012). Algunos autores mencionan que existe plasticidad en los elementos del xilema con respecto a las variaciones estacionales del clima (Zhang *et al.*,

1992; Wheeler *et al.*, 2007). Lo anterior podría analizarse a partir de la variación radial de los elementos celulares en el tallo, aspecto que no se evaluó en este trabajo.

La longitud de elementos de vaso tiene una asociación negativa, con la altitud. Por ello, existe una orientación hacia la reducción en la longitud de los elementos de vaso conforme aumenta la altitud de la barranca, por lo tanto, con el nivel de humedad del sustrato a lo largo de ésta. La reducción en el tamaño de los elementos celulares conforme aumenta la altitud, es un fenómeno que comúnmente se aprecia, tanto en el nivel de comunidad como específico (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2006; Barajas-Morales y León Gómez, 1989; Topaloglu, *et al.*, 2016). La mayoría de las especies con elementos de vaso corto crecen en la parte más alta de la zona de estudio, al estar mayor tiempo expuesta al sol; esta zona pierde más humedad en comparación con las laderas y el fondo (Anexo 1). A pesar de la relación inversa entre la altitud de la barranca y las dimensiones de los elementos de vaso, en general, existe una elevada proporción de especies con elementos de vaso corto y medianos y no se registraron valores altos (excepto para *Oreopanax peltatus*, que se desarrolla en el fondo de la barranca); este resultado es común en ambientes secos, como se ha documentado para otras zonas similares (León, 2005; Ramírez, *et al.* 2017). El promedio en la longitud de los elementos vasculares, así como el número de vasos/mm² de los arbustos, muestra una relación alométrica, esto es, corresponden con su tamaño pequeño. Una excepción a dicha reciprocidad se aprecia en el arbusto *Barleria micans*; con 1.5 m de alto, sus elementos de vaso son tan largos como los de algunas especies de tallas mayores (árboles o arbustos).

Otro carácter de las especies estudiadas que mostró una correlación con la altitud fue la densidad específica, aunque no fue significativa, sí positiva. Las especies que habitan en la parte más alta de la barranca presentan mayor densidad a diferencia de las que crecen en las partes de menor altitud, que presentan una densidad media. Este resultado coincide con otros trabajos, como el de Topaloğlu *et al.* (2016), en donde encuentra un efecto positivo de la altitud sobre la densidad específica de la madera de *Fagus orientalis*. Si se compara la densidad específica con los caracteres anatómicos evaluados, se observan correlaciones significativas con algunos de ellos; por ejemplo, conforme aumenta la densidad, la frecuencia de vasos es mayor, mientras que su diámetro disminuye, de igual manera que la longitud de las fibras y el porcentaje del parénquima. Estos resultados coinciden con lo reportado por Thomas *et al.* (2004) al establecer una relación inversa entre el área ocupada por los vasos (%) y la densidad. Por su parte, Rao *et al.* (1997) explican que la densidad de una madera estará en función de los espacios vacíos representados por los lúmenes de los vasos; por lo que un menor diámetro trae consigo un aumento de la densidad, lo cual concuerda con los resultados de este estudio.

Las características de las fibras son las que mayor influencia ejercen sobre el comportamiento de la densidad específica. Fujiwara *et al.* (1992) indican que comúnmente el grosor de la pared de las fibras representa el principal constituyente del tejido leñoso de angiospermas, por lo que éstas tienen una fuerte influencia en el comportamiento de la madera. En las especies estudiadas el grosor de la pared (representado por el porcentaje del grosor de la pared con respecto al lumen) y la longitud de las fibras se correlacionan de forma positiva y negativa, respectivamente, con la densidad de la madera. Dichas asociaciones, coinciden con lo documentado por otros autores quienes proveen datos para

uno o para ambos atributos (Taylor, 1969; Barajas-Morales, 1985; Denne y Hale, 1999; Fahn *et al.*, 1986; Moglia y Giménez, 1998; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009). Las especies estudiadas con más del 50% de grosor de la pared de la fibra con respecto al lumen, tienen densidad alta. También el acortamiento de las fibras se relaciona con el aumento de la densidad, una observación que concuerda con los hallazgos previos para los arbustos de chaparral (Jacobsen *et al.*, 2005,).

La correlación positiva de la longitud de las fibras de la madera con el tamaño de los individuos se observa con los datos obtenidos en las especies evaluadas; por ejemplo *Celtis caudata*, *Lysiloma divaricatum* y *Eysenhardtia polystachya* presentan fibras medianas ($> 1200 \mu\text{m}$) y corresponden a individuos de mayor tamaño (12 m). En contraste otras especies de menor talla tienen fibras cortas, como en *Russelia sarmentosa* (258 μm). Una situación semejante se observa en Chamela, ya que las especies que alcanzan los 15 m presentan fibras en promedio mayor a 975 μm ; de igual manera, en las especies de Tamaulipas se observa la misma tendencia.

El parénquima es un tejido con células con paredes relativamente delgadas, esto significa que la proporción de este tejido tiene un efecto en la densidad de la madera (Fujiwara 1992, Jacobsen *et al.* 2005; Martínez-Cabrera *et al.* 2009; Rana *et al.* 2008, Poorter *et al.* 2010). Al establecer la relación del % de parénquima total con la densidad específica en las especies estudiadas, se encontró una relación significativa y negativa, pero esta relación no se puede explicar claramente en función de otros elementos. De acuerdo con el estudio realizado por Martínez-Cabrera *et al.* (2009) en un ambiente seco, la madera que presenta un alto porcentaje de parénquima puede comprometer su estabilidad mecánica

y una forma de compensar esta situación es reduciendo el lumen de la fibra y aumentar el grosor de la pared de ésta, lo que lleva a un aumento en la densidad de la madera. A pesar de que, en este trabajo, el grosor de las paredes de las fibras se relaciona de manera positiva con la densidad (pero débilmente, pues no resultó significativo), en contraste el grosor de las fibras se relaciona negativamente con el porcentaje de parénquima; pues los resultados indican que conforme la cantidad de parénquima es mayor, el grosor de las paredes de fibras disminuye, mientras que aquellas especies que tienen fibras con paredes delgadas muestran menor cantidad de parénquima. Sin embargo, el valor de dicha correlación es débil (-0.23), por lo que más estudios al respecto, deben continuar.

c) Similitud fenética (Similitudes estructurales en especies del BTC de Tonatico)

Los rasgos anatómicos de la madera de las especies estudiadas muestran una amplia variación; sin embargo, el fenograma permite reconocer dos grandes grupos y cuatro especies que se separan del resto. Los dos grupos están definidos principalmente por la longitud de las fibras y los elementos de vaso.

El primer grupo (1) asocia a 39 especies de las cuales 29 son arbustos y 10 son árboles; mientras que el segundo grupo (2) asocia a 17 especies, está integrado principalmente de árboles, con solo 2 arbustos. En el grupo 1 se definen tres subgrupos. El subgrupo 1A, formado por la asociación de 17 especies; 16 arbustivas y una arbórea. Este subgrupo se define por sus fibras y elementos de vaso cortos (≤ 900 y ≤ 350 μm , respectivamente), en donde *Capsicum ciliatum* (arbusto) es la única especie de este

conjunto con elementos de vaso medianos $391.18 \mu\text{m}$. Otro aspecto que caracteriza a las especies de este subgrupo es que los vasos por mm^2 son numerosos (20 a 100), excepto *Acacia interior* con $<$ de 20 vasos/ mm^2 ; también el diámetro de los elementos de vaso, así como las punteaduras intervasculares son pequeñas, con $<$ de 100 y $10 \mu\text{m}$ respectivamente. Las fibras en este subgrupo tienen las paredes gruesas. La densidad específica de la madera de 11 especies es mediana (0.5 a 0.714 gr/cm^3) y en seis especies se presenta alta ($> 0.76 \text{ gr/cm}^3$). *Tecoma stans* es el único árbol del subgrupo 1A con una densidad alta (0.909 gr/cm^3), la cual es congruente, con el porcentaje del grosor de su pared de fibra, considerada como muy gruesa; esta especie tiene una altura de 8 m y un diámetro de tallo de 5 cm, y sólo presenta 5.7% de parénquima axial y 34% de parénquima radial. Lo anterior sugiere que, en esta especie, la DE de la madera está más relacionada con el grosor de la pared de la fibra, a pesar de que existe cantidad de parénquima total en madera (39.7 %). El subgrupo 1A separa especies principalmente arbustivas con elementos de vaso cortos, de diámetro de vaso muy pequeño a pequeños con punteaduras intervasculares muy pequeñas a pequeñas y fibras cortas, de paredes gruesas a muy gruesas. Los arbustos son de talla media (1.5 - 4 m) y destacan *Montanoa bipinnatifida*, *Dodonaea viscosa* y *Solanum lanceolatum*, que son los de mayor tamaño de este conjunto (son los que dominan el estrato arbustivo). Las especies de este subconjunto prefieren lugares abiertos, en donde se ven favorecidos en su desarrollo; además, se ubican a lo largo de la ladera de la barranca.

El subgrupo 1B está formado por 15 especies, siete arbustos y ocho árboles, se asocian básicamente por su densidad específica media ($0.526 - 0.71 \text{ gr/cm}^3$), excepto tres arbustos (*Byrsonima crassifolia*, *Bouvardia multiflora* y *Buddleja sessiliflora*) con densidad específica alta. 10 especies presentan fibras cortas ($<900 \mu\text{m}$) y en cinco son largas (>900

μm), pero la pared de las fibras es gruesa; solo en *Bursera simaruba* y *Lippia umbellata* la pared es delgada en relación con el lumen (35 y 31 %). A diferencia de las fibras, en ninguna especie de este subgrupo los elementos de vaso son largos, apreciándose de cortos a medianos, con sus diámetros $< 100\mu\text{m}$; solo *Lippia umbellata* presenta vasos con diámetro promedio mediano (128 μm). Este subgrupo está representado por arbustos de talla baja, con 1.5 a 2 m de alto y diámetros de su tallo entre 1.2 a 3 cm. Los árboles presentan una altura de 3 a 10 m; sobresalen por su altura *Bursera simaruba* y *Bursera fagaroides*, con 10 y 8 m respectivamente; además son los árboles con mayor diámetro (13.37 y 21.33 cm) y los caracteres que los separan de sus respectivos subgrupos son vasos cortos de diámetro pequeño.

En el subgrupo IC están asociadas 7 especies, 6 arbustivas y una arbórea, presentan los diámetros de vaso más pequeños del grupo I (19. a 41 μm), con una elevada frecuencia de vasos ($> 100 /\text{mm}^2$); excepto la especie arbórea *Plumeria rubra*, con pocos vasos (47/ mm^2). La pared de la fibra es muy gruesa en los arbustos y gruesa en el árbol (*Plumeria rubra*); la densidad específica de la madera es alta y solo *Chiococca alba* la presenta media. El parénquima axial en los arbustos está ausente, pero en *Ch. alba* (arbusto) el parénquima axial ocupa 7.43% con respecto a la totalidad del resto de los elementos celulares. La altura de los arbustos en este subgrupo tiene un intervalo de 1 a 3 m y para el caso del árbol, ésta no es mayor a 2.5 m, el diámetro del tallo es de 1.2 a 3 cm en estas especies. Las especies de este subgrupo son las de talla muy pequeña en comparación con el resto de la totalidad de las especies estudiadas. Se encuentran ubicadas en el sotobosque, están semi-expuestas a la luz y forman la parte más baja del estrato arbustivo.

En general, en el grupo 1 se asocian las especies arbustivas y los árboles de talla baja; las arbustivas van de 1 a 4 m, los árboles no superan los 10 m de altura.

El grupo 2 contiene 17 especies, principalmente árboles. Se subdivide en dos; el subgrupo 2A agrupa a 12 especies representados en su mayoría por árboles, los define la densidad específica de su madera, que es mediana (0.40 a 0.75 gr/cm^3); solo en dos especies (*Cnidocolus urens* y *Spondias purpurea*) la densidad es baja, mientras que *Ficus pertusa* presenta una densidad alta. El diámetro de los vasos es de pequeño a mediano y el de las punteaduras intervasculares muestra un intervalo de $7 - 13 \mu\text{m}$ (medianas a grandes). *Ceiba aesculifolia* y *Bursera copalifera* tienen vasos con un diámetro pequeño (56 y $64 \mu\text{m}$ respectivamente). La frecuencia de vasos en nueve especies es moderadamente baja; en *Ficus pertusa* se aprecia el valor más bajo con 3.6 mm^2 , mientras que en cuatro especies los vasos son moderadamente numerosos. Cuatro especies presentan fibras cortas, encontrándose las de menor longitud en *Trema micrantha* ($439 \mu\text{m}$); el grosor de la pared de las fibras es de delgada a gruesa y en *Lysiloma divaricatum* y *Heliocarpus americanus* se presentan las de mayor grosor. Este subconjunto está formado por especies arbóreas, cuyos tamaños fluctúan entre 3 y 8 m ; sin embargo, aquí se encuentran dos de los pocos árboles que sobresalen en estrato superior, como *Leucaena esculenta* y *Lysiloma divaricatum* con 10 y 12 m respectivamente.

En el subgrupo 2B se asocian cinco especies, 4 árboles y un arbusto (*Diphysa suberosa*), se asocian por la densidad específica mediana (0.40 a 0.75 gr/cm^3), el grosor de la pared de fibra gruesa. Las punteaduras intervasculares son medianas, excepto en *Inga eriocarpa* que las presenta pequeñas. El diámetro de vasos es angosto (53 a $98 \mu\text{m}$), solo en

Inga eriocarpa es mediano (161 μm), los elementos de vaso son cortos, pero en *Eysenhardtia polystachya* son medianos (419 μm). Las especies arbóreas de este subgrupo son las de mayor tamaño (8 a 15 m) así como el arbusto *Diphysa suberosa* con (4 m). Estas se separan de las otras especies de gran talla que se encuentra en el subgrupo 2A (*Lysiloma divaricatum* y *Heliocarpus americanus*), debido a diferencias en los diámetros de sus tallos, pues en este grupo (2Bb) se encuentran especies con troncos más robustos.

Las cuatro especies, *Bursera glabrifolia*, *Alnus acuminata*, *Oreopanax peltatus*, y *Erythrina lanata* se separan por la combinación única de caracteres anatómicos que crean una gran distancia fenética, por lo que no forman ningún grupo. *Bursera glabrifolia* se distingue de las otras especies de su género, por presentar punteaduras intervasculares pequeñas (< 7 μm), longitud de elementos de vaso corto (265 μm) y fibras medianas (1270 μm). *Alnus acuminata* y *Oreopanax peltatus* son árboles que tienen elementos de vaso largos (> 800 μm) y fibras medianas (1285 y 1313 μm) respectivamente, poco parénquima axial, densidad específica de la madera media y una altura de 10 m. Por su parte, *Oreopanax peltatus* presenta en su madera una elevada frecuencia de vasos (132 vasos/ mm^2) con diámetros muy pequeños (22 μm). *Erythrina lanata* se distingue por ser la única especie con una frecuencia en el número de vasos muy baja (2.7/ mm^2), diámetro de vasos grandes (263 μm) y punteaduras intervasculares grandes (7 μm); además de tener el mayor porcentaje de parénquima axial (61 %).

Con respecto a la formación de grupos, las observaciones realizadas directamente en campo permitieron hacer algunas inferencias en función de la estructura de la vegetación y posición de las especies en la barranca. El fenograma forma claramente dos grupos, el de los árboles y arbustos; a su vez cada uno de ellos se separa en subgrupos de especies debido

a la posición que éstas guardan en la estructura de la vegetación. Se observaron conjuntos de especies que tienen preferencia heliofitas (2A), mientras que otros se desarrollan en lugares semi-cerrados donde el sol no entra directamente (1B). Las cuatro especies que no están incluidas en algún grupo son aquellas que tienen características únicas en sus elementos de vaso y/o porcentaje de parénquima (por ej. *Erithryna lanata*). Además, el análisis de similitud muestra que los caracteres anatómicos evaluados son propios de los nichos ecológicos que las especies ocupan a lo largo de la barranca, así como de la forma de vida de las especies. Las especies que quedan externas a los corresponden a árboles que se encuentran en el fondo de la barranca, donde existe mayor humedad (*Erythrina lanata*, *Alnus acuminata* y *Oreopanax peltatus*) y esto se corresponde con la relación encontrada entre las características de sus elementos de vaso y las condiciones de humedad que se encuentran en este sitio. Por otro lado *Bursera glabrifolia*, es la única que presenta elementos de vaso cortos (275µm) punteaduras intervasculares pequeñas, fibras medianas y el mayor porcentaje de parénquima radial a diferencia de las otras *Burseras* que crecen en el sitio de estudio, por lo mencionado anteriormente es una especie que se sitúa fuera de los grupos que se formaron y no tiene una especificidad climática, ya que tiene un intervalo amplio de distribución (Hernández-Pérez *et al.*, 2011), como lo observamos en campo. Otra característica que las separa de los grupos es su diámetro del tallo mayor a los 20 cm.

Conclusiones

El contraste dado por la época de lluvia/sequía, coincide con las características anatómico-xéricas de las especies que crecen en las partes media/altas de la barranca y de acuerdo con los índices ecológicos evaluados, corresponden a maderas xeromórficas. A diferencia, las que habitan en el fondo tienen características anatómicas relacionadas con un ambiente méxico (maderas mesomórficas); es aquí donde se muestran los elementos de vaso y fibras con mayores dimensiones, así como las medidas más grandes en tamaño de los individuos y diámetros de sus troncos. Por ello, los caracteres anatómicos evaluados revelan los nichos ecológicos que las especies ocupan a lo largo de la barranca, como lo muestra el análisis de similitud.

Los arbustos muestran tendencias similares a las de los árboles, por lo que los individuos de mayor talla se encuentran en la parte media superior de la barranca y se asocian con los elementos vasculares de mayores dimensiones. Sin embargo, muestran diferencias propias de su forma de vida; esto es, tienen menores dimensiones en sus fibras y elementos de vaso, que las de especies arbóreas y casi ausencia de parénquima axial. Además, sus maderas muestran DE medianas a altas. Sin embargo, algunos en arbustos se aprecian excepciones; por ejemplo, *Ardisia compressa* y *Capsicum ciliatum* que son especies de talla baja (2 y 1.5 m, respectivamente) tienen fibras y elementos de vaso de mayores dimensiones, en comparación con otros arbustos de las mismas tallas o mayores.

Anexo 1

Variables anatómicas y variables ambientales, que se consideraron para los análisis de correlación canónica.

1= altura, 2=diámetro de tallo, 3=densidad específica, 4=% total parénquima, 5=frecuencia de vasos, 6=diámetro de vaso, 7=longitud de elemento de vaso, 8=diámetro de punteaduras intervasculares, 9=longitud de fibra, 10=grosor de pared de fibra, 11=humedad del suelo en sequía, 12=humedad del suelo en lluvia, 13=altitud

Especies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Acacia angustissima</i>	2.50	2.00	0.56	0.06	19.20	67.15	227.20	5.57	374.08	4.36	48.38	14.57	1,644.00
<i>Acalypha neomexicana</i>	1.00	1.40	0.91	0.06	122.70	26.13	350.41	5.11	506.97	5.23	48.38	14.57	1,644.00
<i>Acalypha setosa</i>	1.50	1.50	0.67	0.24	62.40	36.85	341.22	6.33	571.95	5.78	48.38	14.57	1,645.00
<i>Alnus acuminata</i>	10.00	20.69	0.56	0.07	40.30	76.43	845.67	6.06	1,285.14	3.02	21.91	5.04	1,629.00
<i>Ardisia compressa</i>	2.20	1.20	0.59	0.12	27.50	42.66	521.95	3.78	1,006.58	8.39	21.41	12.07	1,504.00
<i>Barleria micans</i>	6.00	19.10	0.71	0.63	16.00	96.95	443.17	3.16	830.73	3.44	48.38	14.57	1,641.00
<i>Bouvardia multiflora</i>	7.00	14.00	0.56	0.25	26.60	64.28	352.97	7.99	696.98	4.58	48.38	14.57	1,645.00
<i>Bursera bipinnata</i>	8.00	20.05	0.50	0.14	22.60	86.60	265.13	6.99	1,270.91	5.30	48.38	14.57	1,641.00
<i>Bursera copallifera</i>	10.00	13.37	0.63	0.15	15.60	85.75	471.86	11.99	811.97	4.90	48.38	14.57	1,641.00

<i>Bursera fagaroides</i>	1.50	1.00	0.71	0.21	101.60	28.98	509.95	3.16	737.81	4.92	48.38	14.57	1,644.00
<i>Bursera glabrifolia</i>	1.50	1.20	0.83	0.39	202.60	24.80	485.40	4.05	842.14	7.08	48.38	14.57	1,641.00
<i>Bursera simaruba</i>	2.00	1.80	0.83	0.59	35.90	56.99	395.21	4.99	563.23	4.86	21.91	5.04	1,628.00
<i>Byrsonima crassifolia</i>	6.00	2.00	0.77	0.13	34.80	48.48	295.00	5.36	1,192.43	5.88	48.38	14.57	1,645.00
<i>Capsicum annuum</i>	2.00	1.40	0.83	0.25	96.10	19.06	391.18	3.55	686.46	5.69	48.38	14.57	1,644.00
<i>Ceiba aesculifoia</i>	8.00	15.92	0.42	0.00	37.60	56.46	404.80	7.09	1,067.68	4.32	21.91	5.04	1,654.00
<i>Celtis caudata</i>	12.00	31.83	0.63	0.22	8.70	98.57	319.63	9.60	1,434.79	7.29	48.38	14.57	1,641.00
<i>Chiococca alba</i>	2.50	1.80	0.63	0.10	129.30	26.94	564.42	3.18	970.99	7.41	21.41	12.07	1,504.00
<i>Cnidocolus urens</i>	3.00	3.50	0.33	0.30	6.80	115.61	489.39	12.90	1,267.61	5.25	48.38	14.57	1,641.00
<i>Desmodium infractum</i>	2.00	1.60	0.53	0.50	17.40	86.60	138.42	6.55	1,050.28	5.84	21.91	5.04	1,654.00
<i>Diphysa suberosa</i>	1.50	6.68	0.43	0.28	23.50	80.68	145.82	7.21	691.35	5.98	48.38	14.57	1,644.00
<i>Dodonaea viscosa</i>	3.50	2.00	0.59	0.13	43.90	48.41	237.89	4.45	596.25	5.67	21.91	5.04	1,656.00
<i>Erythrina lanata</i>	8.00	20.69	0.59	0.77	2.70	262.68	225.21	6.99	1,517.26	6.89	21.91	5.04	1,628.00
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	15.00	23.24	0.45	0.00	33.20	96.15	419.95	8.74	673.79	3.66	21.41	12.07	1,517.00

<i>Ficus pertusa</i>	8.00	14.96	0.77	0.45	3.60	157.33	160.46	9.95	1,400.88	2.50	21.91	5.04	1,504.00
<i>Hyptis mociniana</i>	8.00	21.33	0.53	0.18	41.80	66.01	432.21	10.70	840.96	5.95	48.38	14.57	1,641.00
<i>Heliocarpus americanus</i>	8.00	15.92	0.50	0.52	29.00	106.69	287.53	7.52	1,322.54	4.24	48.38	14.57	1,641.00
<i>Indigofera sp.</i>	1.50	0.90	0.00	0.11	33.20	44.03	132.95	5.61	510.34	3.99	21.91	5.04	1,628.00
<i>Inga eriocarpa</i>	10.00	24.50	0.67	0.30	4.60	160.61	342.79	5.72	1,035.47	7.25	21.91	5.04	1,656.00
<i>Lantana cámara</i>	2.00	1.70	0.67	0.09	33.10	57.27	346.23	4.11	844.42	6.71	21.91	5.04	1,628.00
<i>Lantana hispida</i>	2.00	1.30	0.83	0.07	97.70	20.14	237.48	3.64	519.85	6.20	48.38	14.57	1,645.00
<i>Lantana velutina</i>	1.50	1.20	0.91	0.07	142.10	37.06	317.12	4.51	702.48	5.32	48.38	14.57	1,641.00
<i>Lasianthaea crocea</i>	2.00	1.80	0.63	0.50	63.40	46.83	155.68	4.12	566.89	5.36	48.38	14.57	1,645.00
<i>Leucaena esculenta</i>	10.00	14.96	0.40	0.45	6.00	122.57	191.24	8.05	936.43	4.88	21.41	12.07	1,517.00
<i>Liabum glabrum</i>	5.00	4.00	0.42	0.47	15.30	102.09	413.93	10.84	994.23	7.17	21.41	12.07	1,517.00
<i>Lippia umbellata</i>	7.00	2.00	0.63	0.00	10.70	128.34	306.29	4.33	749.55	4.35	21.41	12.07	1,516.00
<i>Lysiloma divaricatum</i>	12.00	19.10	0.56	0.43	13.00	150.96	294.16	8.60	1,267.61	5.25	48.38	14.57	1,641.00
<i>Mandevilla tubiflora</i>	1.50	2.20	0.71	0.10	56.20	32.12	210.97	4.31	458.77	4.15	48.38	14.57	1,641.00
<i>Mimosa albida</i>	1.50	1.30	0.83	0.03	23.70	62.32	255.08	6.39	553.54	4.76	48.38	14.57	1,644.00

<i>Montanoa bipinnatifida</i>	4.00	5.72	0.63	0.20	23.90	99.25	197.27	6.85	598.77	5.36	21.41	12.07	1,517.00
<i>Oreopanax peltatus</i>	10.00	25.00	0.59	0.15	131.50	21.61	941.13	10.01	1,313.85	8.41	21.41	12.07	1,516.00
<i>Otopappus epaleaceus</i>	2.00	2.50	0.59	0.17	41.40	40.47	208.25	3.27	477.66	6.27	21.91	5.04	1,654.00
<i>Otopappus tequilanus</i>	2.00	2.40	0.50	0.10	24.20	79.97	212.86	3.37	513.45	4.99	21.91	5.04	1,629.00
<i>Piptadenia constricta</i>	2.00	1.80	0.59	0.17	35.40	49.45	189.43	5.03	672.84	5.27	21.91	5.04	1,628.00
<i>Pistacia mexicana</i>	8.00	2.00	0.53	0.15	30.90	53.51	296.39	9.62	732.99	5.47	21.41	12.07	1,504.00
<i>Plumeria rubra</i>	2.50	2.00	0.91	0.32	45.60	41.18	462.59	8.12	1,481.30	8.08	48.38	14.57	1,641.00
<i>Prockia crucis</i>	3.00	4.50	0.56	0.26	100.70	39.41	665.03	3.84	1,000.91	3.14	48.38	14.57	1,641.00
<i>Randia thurberi</i>	3.00	3.00	0.77	0.04	131.20	24.43	435.01	3.16	1,108.85	8.58	48.38	14.57	1,641.00
<i>Russelia sarmentosa</i>	1.50	1.80	0.83	0.06	209.10	19.09	393.26	3.24	257.69	6.73	48.38	14.57	1,641.00
<i>Salvia mexicana</i>	3.00	1.00	0.83	0.36	47.00	38.90	231.76	3.86	550.69	3.65	21.91	5.04	1,656.00
<i>Salvia purpurea</i>	2.50	0.90	0.63	0.07	101.10	36.46	301.27	3.36	582.44	4.30	21.91	5.04	1,654.00
<i>Sinclairia caducifolia</i>	5.00	5.72	0.48	0.32	16.90	92.41	336.81	10.87	840.18	6.74	48.38	14.57	1,641.00
<i>Solanum lanceolatum</i>	3.00	1.20	0.71	0.03	50.10	43.25	305.71	5.13	495.37	4.73	48.38	14.57	1,641.00
<i>Spondias purpurea</i>	4.50	9.00	0.28	0.31	6.40	129.15	428.60	9.62	995.48	4.39	21.91	5.04	1,656.00

<i>Stemmadenia pubescens</i>	4.00	7.00	0.56	0.24	70.00	52.20	491.84	5.68	899.54	5.91	21.41	12.07	1,517.00
<i>Tecoma stans</i>	8.00	5.00	0.91	0.40	43.20	41.33	301.89	2.70	492.80	5.11	21.41	12.07	1,554.00
<i>Tetramerium glandulosum</i>	1.50	19.00	0.91	0.03	103.00	26.65	280.78	3.20	480.47	5.15	48.38	14.57	1,646.00
<i>Thouinia villosa</i>	6.00	19.00	0.67	0.09	23.10	59.03	337.37	4.90	791.82	5.24	48.38	14.57	1,644.00
<i>Trema micrantha</i>	7.00	28.00	0.63	0.26	31.50	119.83	236.66	8.86	439.44	4.97	48.38	14.57	1,641.00
<i>Trichilia americana</i>	7.00	8.00	0.71	0.20	21.80	59.80	299.45	4.72	765.22	3.93	48.38	14.57	1,641.00
<i>Triumfetta lappula</i>	2.00	2.00	0.59	0.12	22.10	39.40	342.24	6.08	1,216.76	6.00	48.38	14.57	1,645.00

Literatura citada

- Aguilar-Rodríguez S. 1996. Descripción de la madera y anatomía ecológica de las especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña. Tesis maestría en ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 153 pp.
- Aguilar-Rodríguez S., Abundiz-Bonilla L. y Barajas-Morales J. 2001. Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de dos comunidades vegetales en México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica 72 (2):171-185.
- Aguilar-Rodríguez S. y Barajas-Morales J. 2005. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana 77:51-58.
- Aguilar-Rodríguez S., Terrazas-Salgado T. y López-Mata L. 2006. Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. Trees 20: 253–261.
- Aguilar-Peña A. 2017. Comparación de los elementos conductores (vasos) de la madera entre un bosque tropical caducifolio del pacífico y del golfo de México. Tesis licenciatura UNAM. 57 pp.
- Baas P. 1973. The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. Blumea 21:193-258.
- Baas P. 1982. Leewenhoek's contributions to wood anatomy and his ideas of sap transport in plants. 79-107 pp in: Palm LC y Snelders HAM (eds.), Antoni van Leeuwenhoek 1632-1723. Studies commemorating the 350th anniversary

- Baas P., Werker E. y Fahn A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. IAWA Bulletin new series 4:141-159.
- Baas P. y Carlquist S. 1985. A comparison of the ecological wood and anatomy of the floras of Southern California and Israel. IAWA Bulletin new series 6:349-353.
- Baas P. 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. In: Givnish T.J. (ed) On the economy of plant form and function. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 327–352.
- Baas P. y Schweingruber F. 1987. Ecological trends in wood anatomy of trees, shrubs, and climbers from Europe. IAWA Bulletin 8: 245-274.
- Baas P., Battipaglia G. De Micco V., Lens F. y Wheeler E. 2013. Wood structure in plant biology and ecology. IAWA Journal 34:2-4
- Barajas-Morales J., Rebollar Domínguez S. y Echenique-Manrique R. 1979. Anatomía de maderas de México No. 2. Veinte Especies de la selva Lacandona. Biótica 4:163-193.
- Barajas-Morales J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. IAWA Bulletin new series 6: 355-364.
- Barajas-Morales J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forests in Mexico. IAWA Bulletin new series 8: 143-148.
- Barajas-Morales J. y León-Gómez C. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Publicaciones Especiales 126 p.
- Borchert R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest. Trees Ecology 5:1437-1449.

- Barajas-Morales J. Ángeles A.G. y Solís S.P.1997. Anatomía de maderas de México: especies de una selva alta perennifolia I. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Publicaciones Especiales 16. México D.F.126 p.
- Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany* 64:887-896.
- Carquis S. 1984. Vessel grouping in dycotiledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10: 505-525.
- Carlquist S. y Hoekman D. 1985. Wood Anatomy of Staphyleaceae: Ecology, Statistical Correlations, and Systematics. *Flora* 177:195-216.
- Carlquist S. y Hoekman D. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern flora. *IAWA Bulletin new series* 6:319-347.
- Carlquist S. 2001. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer Series in Wood Science (ed. T.E. Timell), Springer Verlag. Berlín, Heidelberg. Paris, New York, London, Tokyo. 436 pp.
- Carlquist S. 2011. Equisetum xylem: SEM studies and their implications. *Am. Fern J.* 101:133-141.
- Carlquist S. 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90:901–940.
<https://doi.org/10.1139/b2012-048>
- Chattaway MN. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29:20-28.

- Chave J., Muller-Landau H.C., Baker T.R., Easdale T.A., Steege H. y Webb C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2,456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16:2356–2367.
- De la Paz-Pérez O.C., Carmona T. F. y Rogel-Gómez M. A. 1980. Estudio anatómico de la madera de 43 especies tropicales. *Boletín Técnico del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales*, 63:9-276.
- De Micco V. y Aronne G. 2012. Morpho-Anatomical traits for plant adaptation to drought. In: R. Aroca (ed.). *Plant responses to drought stress*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg
- Denne M. P. y Hale M. D. 1999. Cell wall and lumen percentages in relation to wood density of *Nothofagus nervosa*. *IAWA Journal* 20:23-36.
- Dickison W. Rury P. y Stebbins G. 1978. Xylem anatomy of *Hibbertia* (Dilleniaceae) in relation to ecology and evolution. *Journal of the Arnold Arboretum*. 59:32-49.
- Di Rienzo J.A. Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. 2007. InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>
- Fahn A. 1986. Structural and Functional Properties of Trichomes of Xeromorphic Leaves *Annals of Botany*. 57: 631-637.
- Fichtler M. y Worbes E., 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal*. 33:119-140.
- Fujiwara S. 1992. Anatomy and properties of Japanese hardwoods II. Variation of dimensions of ray cells and their relation to basic density. *IAWA Bulletin*. 13:397-402.

- García E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 90 p.
- Gómez-Roa K.M. 2013 Estudio del bosque tropical caducifolio en las barrancas de Tonatico, Estado de México, México. Tesis licenciatura. UNAM. FES Iztacala. 110 pp.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. 15:133–302.
- Hernández-Pérez E., González-Espinosa M., Trejo I. y Bonfil C. 2011. Distribución del género *Bursera* en el estado de Morelos, México y su relación con el clima. *Revista Mexicana de biodiversidad* 82:964-972.
- Holbrook NM. Y Zwieniecki MA. 1999. Embolism repair and xilem tensión: do we need a miracle? *Plant Physiology* 120: 7-10 pp.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2000. Carta E14, A47.
Revisada el 5 de agosto 2010 www.inegi.gob.mx.
- IAWA [International Association of Wood Anatomists] Committee. 1989. IAWA list of microscopio features for hardwood identification. *IAWA Bulletin new series*. 10:219-332.
- Jacobsen A. L., Ewers F. W., Pratt R. B., Paddock, W. A. y Davis S. D. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance. *Plant Physiology* 139:546-556.
- Johansen D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill, New York.
- Johnson DM, McCulloh KA, Meinzer FC, Woodruff DR, Eissenstat DM. 2011. Hydraulic patterns and safety margins from stem to stomata, in three eastern US tree species. *Tree Physiology* 31:659-668.

- Kozłowski T.T. (1992). Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *Botanical Review*.
58:107–122.
- Lawon R. O. 1984. Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain-forest.
American Journal of Botany 71:261–267.
- León H. W. J. 2002. Anatomía xilemática del leño de *Pereskia guamacho* (Cactaceae) procedente
de Mérida Venezuela. *Petieria* 31: 41-49.
- León H. W. J. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de
Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 28:257-273.
- Lindorf H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest.
IAWA Journal 15:361-376.
- Luna-Céspedes R. 2014. Flora de las barrancas de Tonatico, Estado de México, México. Tesis
licenciatura. UNAM. FES Iztacala. 110 pp.
- Martínez-Alonzo R., Paz H., Cruz r., Rosell J.A. y Olson M.E. 2012. Coordinated evolution of leaf
and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397-2406.
- Martínez-Cabrera H.I., Jones S.C., Espino S., Jochen-Schenk H. 2009. Wood anatomy and wood
density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. *American
Journal of Botany* 96:1388–1398.
- Martínez-Cabrera H.I. y Zheng, J. 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity
and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of
axial and radial parenchyma. *Annals of Botany* 112: 927–935.

- Martínez-Fernández J., Cano A. y Morán C. 2007. Evolución de la humedad del suelo bajo diferentes tipos de cubierta vegetal en la Cuenca del Duero. En: Estudios de la Zona No Saturada del Suelo Vol. VIII. J.V. Giráldez Cervera y F.J. Jiménez Hornero. 275-280.
- Moglia, G. & Giménez A. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región chaqueña argentina. *Investigación Agraria* 7 (1 y 2): 53-71.
- Moglia J. y López C. 2001. Estrategia adaptativa del leño de *Aspidosperma* quebracho-blanco. *Madera y Bosques* 7:13-25.
- Monteoliva S., Barotto A.J. y Fernández M.E. 2015. Anatomía y densidad de la madera en *Eucalyptus*: variación interespecífica e implicancia en la resistencia al estrés abiótico. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 2:209-217.
- Muller-landau H. C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36:20–32.
- Noshiro S. y Baas P. 2000. Latitudinal trends in wood anatomy within species and genera: case study in *Cornus* s.l. (Cornaceae). *American Journal of Botany* 87: 1495-1506.
- Myburg A. A., Lev-Yadun S. y Sederoff R. R. 2013. Xylem Structure and Function. *Encyclopedia of life sciences*. Nature Publishing Group 1-9.
- Ordóñez D. J. A. B., Naranjo A. G., Venegas M. N. J., Hernández T. T., Ordóñez D. M. J. y Dávalos-Sotelo R. 2015. Densidad de las maderas mexicanas por tipo de vegetación con base en la clasificación de J. Rzedowski: compilación *Madera y Bosques* vol. 21, núm. especial: 77-126

- Panshin A. y De Zeeuw C. 1970. Textbook of Wood technology. I. Structure, identification, uses, and properties of the comercial Woods of the United States and Canada, 4 ed. McGraw-Hill, New York. 722 p.
- Pockman WT. Sperry JS. 2000. Vulnerability to cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *Am J Bot* 87:1287-1299.
- Polanco-Tapia C. y GrandeD.C. 2009. Análisis Ecoanatómico, Evolutivo y Comparativo De La Madera De 40 Especies De Dos Asociaciones Del Bosque AltoandinoColombiano. *Revista Colombia Forestal* Vol. 12: 183-203
- Pockman W.T. y Sperry J.S. 2000. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonora Desert Vegetation. *American Journal of Botany* 87: 1287-1299.
- Poorter H, Niinemets U, Walter A, Fiorani F, Schurr U. 2010. Method to construct dose–response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a meta-analysis of phenotypic data. *Journal of Experimental Botany* 61: 2043–2055
- Preston K.A, Cornwell W.K y De Noyer J.L. 2006 Wood density and vesseltraits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170:807–818.
- Ramírez-Martínez M., Terrazas T., Aguilar-Rodríguez S yMartínez-Ávalos J.G. 2017. Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 2:21-41.
- Rana, R., Langenfeld-Heyser R., Finkeldey R. & Polle. A. 2008. Functional anatomy of five endangered tropical timber wood species of the family Dipterocarpaceae. *Tree* 23: 521-529.

- Rao R. V. Denne M.P. y Aebischer P. D. 1997. Latewood Density in Relation to Wood Fibre Diameter, Wall Thickness, and Fibre and Vessel Percentages in *Quercus Robur* L. IAWA Journal. 18: 127-130.
- Rebollar S. C., De la Paz Pérez-O. y Quintanar, A. 1996. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana subperennifolia de Quintana Roo, México. Revista de Biología Tropical. 44: 67-77.
- Ruzin S.E. 1990. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press. New York, Oxford, 322 pp
- Rzedowski J., 2006. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Sandoval Z. E. 2005. Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Cuadernos del Instituto de Biología, 38: 278p.
- Sauter JJ. Iten WI. Zimmermann MH. 1973. Studies on the release of sugar into the vessels of the sugar maple (*Acer saccharum*) Canadian Journal of Botany 51: 1-8.
- Schuldt B., Leuschner C, Brock N. y Horna, V. 2013. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. Tree Physiology 33:161–174.
- Sidiyasa K. y Baas P. 1998. Ecological and systematic wood anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). IAWA Journal. 19:207-229.

- Silva C. P., Acevedo H. E. y Silva R. H. 2000. Manual de estudio y ejercicios. Universidad de Chile. Facultad de Cs. Agronomicas. Lab. Relación suelo-agua-planta. Antumapu, segunda edición. 58pp.
- Smith D. 1954. Maximun moisture content method por determining specific gravity of small wood samples. Forest Products Laboratory. Rept. No. 2014. USDA. Forest Service. Madison, Wis. EUA. 8p.
- Steege H. T. y Hammond, 2001. Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82: 3197–3212.
- Swenson N. G., Enquist B.J. 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94:451–459.
- SSP (Secretaría de Programación y Presupuesto) 1981. Síntesis Geográfica del Estado de México. Coordinación general de los servicios nacionales de estadística geografía e informática. México. D.F. 174 pp.
- Taylor F.W. 1969. The effect of ray tissue on the specific gravity of wood. *Wood & Fiber Science* 2: 142–145
- Thomas D.S., Montagu K.D and. Conroy J.P. 2004. Changes in eucalypt wood density due to temperature—the physiological link between water viscosity and wood anatomy. *Forest. Ecol. Management.* 193:157–165.
- Trejo V. I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Ph.D. Thesis, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, DF.

- Topaloglu E., A y N., Altun L. N. y Serdar B. 2016. Effect of altitude on various wood properties of Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) wood. Turkish Journal of agricultura and Forestry 40:1-10.
- Valverde-Valdés T., Del Castillo J. Carabias-Lilio J., Cano-Santana Z. 2005. Ecología y medio ambiente México: Pearson Educación.
- Vázquez-Illana O. 1999. Monografía Municipal de Tonatico. México. Enciclopedia de los Municipios y delegaciones del Estado de México.
- Villagra P. y Roig F. 1997. Wood structure of *Prosopis alpataco* y *P. Argentina* growing under different edaphic conditions. IAWA Journal. 18: 37-51
- Wang S., Fu B. J., Gao G. Y., Yao X. L., y Zhou J. 2012. Soil moisture and evapotranspiration of different land cover types in the Loess Plateau, China Hydrology and Earth System Sciencies 16:2883–2892.
- Weeler JK. y Holbrook NM. 2007 Cavitation and refilling. In: A companion to plant physiology (Eds) Taiz L. and Zeiger E. 5th ed., SinauerWiemann M.C. y Williamson G.B. 1989 Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. Forest Science 35:197–210.
- Wodzicki T. J. 2001. Natural factors affecting wood structure. Wood Sci. and Technol. 35: 5–26.
- Woodcock D.W. y Shier A.D. 2002. Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. Trees Structural Function 16:437–443
- Zhan S., Baas P. y Zandee M. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habitat and phenology. IAWA Bulletin. new series. 13:307-349.

Ziemińska K., Butler D. W., Gleason S. M., Wright. J. I., y Westoby M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *Journal for plant sciences* 5:1-15.