



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

El papel de la plasticidad fenotípica: Variaciones anatómicas en raíces de
Pinus pseudostrobus en una cárcava del volcán Parícutín, Michoacán

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

JESSICA ANDREA VEGA MAULEÓN

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

ASESORES INTERNOS:

M. en C. JUAN MANUEL VALDERRÁBANO GÓMEZ

Dr. JORGE ALBERTO GUTIÉRREZ GALLEGOS



Ciudad de México, 2024



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.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Gerardo Vega Fernández y Herlinda Mauleón Mauleón, por ser las mejores personas que el universo pudo poner en mi vida, por su inmenso amor, apoyo incondicional, e interés constante en mi bienestar. Gracias por ser tan comprensivos en lo complejo que me ha sido culminar este proyecto.

A mis hermanas Lety y Sandra por ser mis compañeras y por apoyarme en mis momentos más vulnerables, son el mayor ejemplo de que todo se puede lograr con dedicación y trabajo.

A Gerardo Ernesto quien ha sido un hermoso rayito de luz desde que llego a nuestras vidas, gracias por llenarme de amor y alegrarme los días, por impulsarme a ser fiel a mis convicciones y creer en mí; a Christian por siempre tener las palabras adecuadas ante cualquier situación, por su empatía y cuidados.

A mi querido Ángel, gracias por toda la ayuda brindada para concluir este documento, todas sus aportaciones han sido de suma importancia para avanzar en este camino; gracias por saber acompañarme, motivarme y entenderme.

A la máxima casa de estudios, mi querida Universidad Nacional Autónoma de México por colmarme de experiencias, conocimiento y oportunidades.

Al Instituto de Biología y en particular a mi directora de tesis, la Doctora Teresa Terrazas Salgado por su paciencia, sabiduría y guía para la elaboración de este trabajo. Gracias también a la Doctora Alicia Rojas por sus enseñanzas y valiosos consejos, a los compañeros del laboratorio de botánica estructural y en particular a la Doctora Marysol Ramírez por convertirse en una buena amiga. Gracias al Dr. Osvaldo Franco del Instituto de Geografía por hacerme parte de su proyecto de investigación.

A mis asesores internos y sinodales de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza: M. en C. Juan Manuel Valderrábano Gómez, gracias por su valiosa revisión y aportaciones a esta tesis; Dr. Jorge Alberto Gutiérrez Gallegos gracias por su tiempo dedicado y observaciones; así como Dr. David Nahum Espinosa Organista y Mtro. Genaro Montaña Arias por su disposición en revisar el proyecto.

A mis padres, por creer en mí

ÍNDICE

PRÓLOGO	6
RESUMEN	7
1. INTRODUCCIÓN	8
2. MARCO TEÓRICO	9
2.1. <i>La plasticidad fenotípica</i>	9
2.2. <i>Breve historia de la teoría evolutiva y las visiones entorno a la plasticidad fenotípica</i>	12
2.3. <i>Algunos conceptos clave para entender el mecanismo de la plasticidad fenotípica</i>	19
2.3.1. <i>Epigenética</i>	21
2.3.2. <i>Acomodación, asimilación y canalización</i>	22
2.3.3. <i>Evolucionabilidad: robustez y modularidad</i>	23
2.4. <i>Los costos de la plasticidad</i>	24
2.5. <i>Ejemplos de plasticidad en plantas</i>	25
2.6. <i>Los pinos: abundancia, distribución e importancia</i>	26
2.6.1. <i>Las raíces: función, anatomía y su madera</i>	27
2.6.2. <i>Dendrogeomorfología</i>	31
2.6.3. <i>Erosión, cárcavas y sus implicaciones</i>	33
3. Justificación y planteamiento del problema	35
4. Hipótesis	36
5. Objetivos	36
5.1. <i>General</i>	36
5.2. <i>Particulares</i>	36
6. Método	37
6.1. <i>Zona de estudio</i>	37
6.2. <i>Trabajo de gabinete</i>	39
6.3. <i>Trabajo de campo</i>	39
6.4. <i>Trabajo de laboratorio y análisis cuantitativo</i>	41
6.5. <i>Análisis estadístico</i>	42
7. Resultados	42

7.1. Resultado cualitativo: Descripción macroscópica (morfológica) y microscópica (anatómica)	45
7.2. Resultado cuantitativo: estadística descriptiva y diferencias significativas para las traqueidas dentro y entre anillos.	55
8. <i>Discusión</i>	68
9. <i>Conclusiones</i>.....	72
<i>Referencias bibliográficas</i>.....	73
<i>Apéndices</i>.....	82

PRÓLOGO

La estructura que lleva el presente trabajo está integrada por nueve capítulos o apartados, de los cuales se comienza con un marco teórico que incluye un desglose del tema principal: la plasticidad fenotípica abarcando ciertas generalidades que van desde el origen del concepto, pasando por una breve historia de la teoría evolutiva, las diversas definiciones e interpretaciones entorno a la plasticidad fenotípica, así como sus autores e ideas. También, como parte complementaria de este primer apartado, se incorporan algunos conceptos que el autor del estoicismo, Massimo Pigliucci, sugiere para facilitar el entendimiento del mecanismo que dirige la plasticidad fenotípica, entre ellos destaca la epigenética; la acomodación y asimilación genética, la canalización fenotípica; así como también la *evolucionabilidad o evolvabilidad y modularidad; la robustez, y autoorganización*. Además, se presentan algunos de los diferentes casos conocidos, que sirven para ejemplificar y sustentar la comprensión de la plasticidad en plantas.

Más adelante, siguiendo con el marco teórico, se presenta la problemática existente en el caso de estudio, exponiendo un contexto general del tema, se muestran las características principales de la especie de interés, el *Pinus pseudostrabus*: su abundancia, distribución e importancia económica, ecológica y social; la dendrogeomorfología: sus alcances e implicaciones; las raíces, abordadas desde un enfoque funcional y anatómico de sus maderas; definición, causas y consecuencias de los fenómenos geológicos presentes en el estudio: erosión y cárcavas; así como la relación que sostienen los principales factores involucrados en el contexto: plasticidad fenotípica-raíces erosionadas. Como parte de este segundo apartado, se profundiza en las particularidades de la zona de estudio con la información más relevante del Paricutín. Como tercer punto se habla de la justificación y el planteamiento del problema, posteriormente se plantean la hipótesis y los objetivos. A continuación, en el sexto capítulo se realiza una descripción del material y método empleado, incluyendo el trabajo de gabinete, así como la técnica empleada en la recolecta de los ejemplares en el trabajo de campo, el proceso seguido en el trabajo de laboratorio, la generación de datos cuantitativos y el análisis estadístico a partir del cual fue posible obtener los resultados. Partiendo de los resultados descritos en el séptimo capítulo, se realiza una breve discusión que tendrá lugar en el capítulo posterior, en donde dichos resultados serán comparados con otros de estudios predecesores que darán validez a la investigación, para que finalmente en el capítulo noveno se desarrollaran las conclusiones a las que se llegó tras la elaboración del trabajo.

RESUMEN

La plasticidad fenotípica es un mecanismo que promueve el surgimiento de nuevas variantes morfológicas, actuando como un agente creativo que permite a los organismos enfrentar los desafíos ambientales durante su trayectoria ontogenética; dicho mecanismo se ha estudiado como plasticidad *sensu stricto*, centrándose en aspectos del desarrollo utilizando líneas genéticas conocidas y como plasticidad *sensu lato* (de interés en la presente investigación) que se ha enfocado en las respuestas de diferentes especies y poblaciones en su contexto ecológico. Entre los ejemplos conocidos de plasticidad fenotípica, en plantas se han estudiado múltiples casos que permiten abordar algunas de las dimensiones del tema. En este sentido, la cuantificación de cambios anatómicos en raíces ayuda a detectar los efectos que ejerce la plasticidad sobre estos organismos; asimismo, existe una importante correlación ecológica entre la variación en las características anatómicas de la madera y su medio ya que estas surgen como resultado de soluciones estructurales-adaptativas adquiridas por el organismo ante condiciones ambientales cambiantes y restricciones filogenéticas. El objetivo del presente trabajo de investigación fue destacar la importancia de la plasticidad fenotípica al comparar -tanto cualitativa como cuantitativamente- los cambios anatómicos y morfológicos en raíces de *Pinus pseudostrobus* expuestas a erosión. Dado que la hipótesis que se estableció plantea que, si los organismos responden ante algún tipo de estrés ambiental mediante modificaciones en su fenotipo, entonces las raíces de *P. pseudostrobus* desarrolladas en cárcavas presentarán cambios a nivel anatómico y morfológico que podrán ser cuantificables. Para conseguir los objetivos mencionados se realizó una descripción e interpretación del comportamiento anatómico que tienen las raíces, a través de la medición y comparación de algunas características anatómicas del xilema en los individuos de *Pinus pseudostrobus* recolectados. Dentro de los resultados se determinó que los cambios morfológicos en las raíces estudiadas conducen a excentricidad en la mayoría de las muestras; además, anatómicamente el número y tamaño de células (traqueidas) en la madera se vio considerablemente afectado por la erosión, aumentando principalmente en madera temprana la cantidad de falsos anillos de crecimiento y de traqueidas; por lo anterior, se concluyó que las raíces desarrolladas en condiciones de erosión generan cambios tanto micro como macroscópicos que surgen como parte de la adaptación y supervivencia del árbol al medio circundante; asimismo, en términos de evolución se encontró que es posible medir la plasticidad por lo cual la hipótesis fue aceptada.

1. INTRODUCCIÓN

Desde la antigüedad, filósofos y naturalistas han buscado dar explicaciones a los fenómenos que ocurren en la naturaleza; se ha intentado entender por medio de diversos supuestos el origen de la vida, el cómo se ha dado la diversificación de los diferentes grupos de organismos, el cómo clasificar tan vasta diversidad, la forma en que animales y plantas parecen tan bien adaptados para ajustarse a su medio -o viceversa- entre otros muchos enigmas de la naturaleza aun sin explicaciones del todo convincentes. Así, retomando ideas de la literatura más antigua, queda claro que el hombre siempre ha mostrado interés por comprender la correspondencia entre los organismos, sus estructuras y el medio circundante en el que se desarrollan; tema de particular interés en este trabajo, pues se pretende profundizar y esclarecer la relación que existe entre las estructuras físicas de los organismos y el ambiente en el que habitan (llevado a un caso de estudio particular con un enfoque evolutivo dirigido a la plasticidad fenotípica).

En este mismo sentido, estudiar los cambios anatómicos en árboles permite vincular el ambiente con la estructura del xilema, pues la capacidad de un genotipo para ajustar el fenotipo durante la vida de un organismo es el resultado de respuestas fisiológicas a corto y largo plazo a la variabilidad ambiental (Fonti *et al.*, 2010); sin embargo, la importancia de la plasticidad va más allá de que los organismos puedan o no enfrentarse a los desafíos ambientales durante su desarrollo ontogenético; pues esta capacidad puede formar un primer eslabón en la aparición de innovaciones fenotípicas mediante una serie de procesos (Fábregas-Tejeda, 2019).

Es así como el estudio de las perturbaciones en el crecimiento de los árboles, tanto madera de reacción como excentricidad en los anillos de crecimiento, son indicadores dendrocronológicos que al estar directamente influenciados por las condiciones ambientales (Fonti *et al.*, 2010), desempeñan un papel importante en la reconstrucción e historia de estos individuos, y que además resultan herramientas útiles para determinar los riesgos de deslizamientos (Łuszczynska *et al.*, 2019). En cuanto a la zona de estudio, se conoce que debido a su origen y al ser el volcán más joven del Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato (CVMG), el Paricutín no cuenta con una cubierta vegetal lo suficientemente amplia que proporcione protección al suelo; aunado a esto, las características propias de la zona y la reciente erupción (1943-1952) que originó su formación, modificó por completo el hábitat y hace que el suelo no se encuentre totalmente consolidado lo cual lo vuelve vulnerable a factores externos. Por lo anterior, la aparición de cárcavas es un fenómeno muy común en el sitio de estudio y conocer la respuesta anatómica que muestran las

raíces de *Pinus pseudostrobus* ante este tipo de circunstancias adversas, es útil para estudiar la forma en que operan los mecanismos adaptativos, abordando la problemática desde la plasticidad fenotípica.

La importancia de realizar investigaciones dendrocronológico-anatómicas y el potencial que tiene *Pinus pseudostrobus* para estas, ha sido reconocida por varios autores (Márquez y Mendizábal, 2004; Espinosa *et al.*, 2009; Marlès *et al.*, 2015). Asimismo, se sabe que estos análisis tienen potencial reconstructivo (paleoambiental y paleoclimático), predictivo (al estimar tasas de erosión y en el reconocimiento de zonas con riesgo de deslizamiento) y por tanto, permiten proponer medidas alternativas de mitigación, biorremediación de suelo, entre otras aplicaciones; además, proporcionan datos útiles para conocer el impacto del calentamiento global en especies arriba de su límite arbóreo (Villanueva *et al.*, 2015) y con esto el cambio climático. En ese mismo sentido, obtener información sobre la plasticidad fenotípica ayudará a dilucidar procesos evolutivos, que incluso podría contribuir a conocer tasas de adaptación.

Los alcances a los que se espera llegar con este tipo de trabajos de investigación son: i) ampliar el campo de conocimiento en el tema de la plasticidad fenotípica de manera tanto teórica como práctica (situando como ejemplo este caso de estudio en particular y reconociendo la importancia y repercusiones que esta agencia evolutiva tiene); así como también ii) demostrar los alcances de estudios anatómicos de raíces, al proporcionar información ontogenética que pueda contribuir a la realización de análisis tanto ecológicos como de conservación; además, es importante iii) destacar la utilidad de la dendrocronología para conocer y prevenir riesgos de naturaleza geológica (como son las erosiones, de las cuales se ahondara en los antecedentes del presente caso de estudio).

2. MARCO TEÓRICO

2.1. *La plasticidad fenotípica*

La plasticidad fenotípica es un concepto básico en genética y biología evolutiva, que ha recibido especial atención por algunos investigadores a partir de la década de 1970, para luego aumentar el número de publicaciones durante los años de 1980 y 1990. En la actualidad, el estudio de la plasticidad fenotípica proporciona información útil para comprender las respuestas de las especies al medio ambiente, así como también para modelar tanto los efectos del cambio global en la distribución de las especies, como el resultado de las interacciones de las especies en la dinámica

de la comunidad (Valladares *et al.*, 2006). Asimismo, el estudio de la plasticidad ha resurgido (entre otras aplicaciones), como resultado de la urgencia por predecir las respuestas de ciertas especies ante el cambio climático global y las actividades antropogénicas. Sin embargo, aunque en la literatura la información sobre el tema es amplia, no se ha llegado a un consenso claro sobre las implicaciones que tiene la plasticidad en términos de adaptación y evolución; incluso existe desacuerdo con respecto a su cuantificación y sobre la forma en que la selección natural influye en las normas de reacción (Pigliucci, 2001).

Si bien es cierto que la plasticidad fenotípica se ha definido por diversos autores desde diferentes perspectivas, en general es entendida como la capacidad de un organismo para producir fenotipos diferentes en respuesta a cambios en las condiciones ambientales a partir de un único genotipo (Pigliucci, 2001). Las "respuestas plásticas" pueden variar desde modificaciones morfológicas hasta cambios drásticos en la fisiología, historia de vida y comportamiento. Como se mencionó, la forma de entender el concepto ha tenido importantes cambios dentro de las corrientes más trascendentes en la teoría evolutiva.

Por lo anterior, entendiendo la plasticidad fenotípica como la capacidad que tienen los sistemas biológicos -con un único genotipo- de alterar sus trayectorias ontogenéticas y con esto, los fenotipos resultantes (en respuesta a diferentes condiciones o estímulos ambientales) (Pigliucci *et al.*, 2006; Fábregas-Tejeda, 2019) han surgido dos posturas desde las cuales se puede partir para abordar la plasticidad fenotípica: la adaptativa y la no adaptativa, pues si bien la plasticidad es una propiedad específica del genotipo, esto no asegura que el resultado sea ventajoso, tampoco es necesariamente consecuencia de evolución adaptativa, es decir, pudo o no haber pasado por el mecanismo de selección natural (Pigliucci y Müller, 2010), respondiendo únicamente a las condiciones circundantes.

Esta habilidad que posee el genotipo comúnmente es atribuida a variación determinada por la información genética presente en el ADN como resultado de una serie de procesos selectivos llevados a cabo por la selección natural, que representan adaptaciones fenotípicas, por lo que este tipo de plasticidad es conocida como *plasticidad adaptativa* (Rosado, 2019). La plasticidad adaptativa implica un costo para el organismo y debe actuar restringidamente siendo, por un lado, limitada por condiciones genéticas o del sistema de desarrollo, que impedirían expresar una

respuesta plástica (Pigliucci, 2005; Rosado, 2019); y por otro, presentando costos al reducir su adecuación (supervivencia y reproducción) (Rosado, 2019).

Del mismo modo, algunos autores distinguen claras diferencias en términos de plasticidad fenotípica, las cuales se pueden agrupar en tres campos: el campo de la aclimatación o flexibilidad fenotípica, el campo de la plasticidad transgeneracional y el de la plasticidad del desarrollo (Chambel *et al.*, 2005). La aclimatación hace referencia a los cambios fenotípicos moldeados por el ambiente en rasgos fisiológicos, que en su mayoría son reversibles -en un estado adulto o cuando las condiciones que la provocaban han dejado de perturbar la fisiología del individuo-, a su vez, éstos se encuentran íntimamente involucrados en la homeostasis individual (propiedad de los organismos, que consiste en mantener una estable condición interna compensando los cambios en su entorno mediante el intercambio regulado de materia y energía con el exterior). La plasticidad transgeneracional o efectos maternos son cambios reflejados en la progenie como producto de los estímulos que impone el ambiente materno donde se desarrolla el embrión; los cambios generados en la plasticidad transgeneracional, aunque también ocurre a nivel individual, pueden ser transmitidos a generaciones posteriores mediante sistemas de herencia no genética (Rosado, 2019). La plasticidad del desarrollo generalmente es irreversible y complementaria a la plasticidad fisiológica que ocurre en estados precisos del desarrollo, pues pensar en términos de ontogenias o desarrollo, implica precisar momentos en el transcurso de vida de un organismo, en donde el ambiente puede alterar diferentes vías del programa de desarrollo. Es únicamente en cortos periodos “sensitivos” cuando las condiciones permiten alterar programas del desarrollo por lo que fuera de estos periodos, la influencia que tiene el ambiente sería nula, es decir, podría ser significativa solo si el organismo tuviera la habilidad para responder en ese momento del desarrollo (Chambet *et al.*, 2005). La plasticidad del desarrollo tiene un papel muy importante al originar y mantener innovaciones evolutivas, incluso es considerada como única habilidad del genotipo para alterar sus procesos del desarrollo y sus resultados fenotípicos en respuesta a las diferentes condiciones ambientales (Rosado, 2019). Debido a que el rango de alcance de la plasticidad es tan amplio, pueden emerger respuestas plásticas a partir de los estímulos que proporcionan diferentes agentes causales, como son los organismos circundantes, la influencia materna y, principalmente, el medio ambiente. Del mismo modo, las respuestas plásticas pueden ser reversibles en cuanto las perturbaciones hayan desaparecido o pueden permanecer constantes como parte constitutiva de un organismo y así ser heredadas a la descendencia (Rosado, 2019).

Siguiendo esta línea argumentativa, otro tipo de plasticidad generada por señales ambientales como resultado de la selección natural son los polifenismos que hacen referencia a una plasticidad adaptativa que, debido a sus ventajosos aportes han evolucionado tras ser seleccionados en normas de reacción preexistentes y continuas (Pigliucci y Müller, 2010). Los polifenismos se pueden entender como sistemas de interruptores que son encendidos o apagados a partir de los estímulos ambientales, es en los polifenismos donde señales ambientales inducen cascadas de expresión génica, que da como resultado la aparición de alternos fenotipos discretos.

Así, el costo de mantener una respuesta plástica se realiza esperando una retribución dirigida hacia la evolución de las *normas de reacción*, incrementando la adaptación a más ambientes recurrentes (West-Eberhard, 2003) en donde se expresen fenotipos mayormente adaptativos en una amplia variedad de ambientes.

Por otro lado, asumiendo que la plasticidad está determinada por el componente genético (como se ha creído desde las ideas de la síntesis moderna), se han propuesto tres modelos genéticos para el mejor entendimiento de la plasticidad fenotípica: la *sobredominancia*, la *pleiotropía* y la *epistasia* (Pigliucci, 2001). El primer modelo define a la plasticidad como una función inversa a la heterocigocidad; el modelo pleiotrópico dice que algunos genes tienen efectos pleiotrópicos en un carácter, es decir, un mismo gen es responsable de múltiples características fenotípicas en diferentes ambientes; el modelo epistático afirma que existen conjuntos de genes que actúan epistáticamente, lo que significa que la expresión de un gen depende directamente de la expresión de otro gen para dar origen a las normas de reacción (Pigliucci, 2005; Rosado, 2019). Por otro lado, se sugiere que la plasticidad fenotípica inicia a partir de la *acomodación genética*, misma que conducirá a una *asimilación genética* y de ser favorable, a la *canalización fenotípica*.

2.2. *Breve historia de la teoría evolutiva y las visiones entorno a la plasticidad fenotípica*

Desde su aparición hasta la actualidad, es indudable la relevancia y popularidad que ha tenido, no solo como revolución científica, sino también como revolución filosófica (Morrone, 2003), la teoría evolutiva de Charles Robert Darwin (1809-1882). Darwin recopiló e integró un conjunto de teorías entrelazadas (el transformismo, la pangénesis, el gradualismo, los centros de origen, el origen común, las leyes de crecimiento, la diversificación de las especies y su famoso mecanismo de

selección natural), para dar explicaciones innovadoras a cuestiones con las que la humanidad se había enfrentado desde mucho tiempo atrás. En general, los principales pilares de la teoría darwiniana son la descendencia en común de todos los organismos desde uno o varios ancestros originales, y que la selección natural es el proceso responsable del aparente ajuste entre los organismos y su ambiente (Rosado, 2019), estas nociones son clave en la forma de ver la evolución y repercuten en el entendimiento de los conceptos futuros en la teoría evolutiva. En *El origen de las especies* (1859), Darwin fue uno de los primeros en mencionar el término *plasticidad* refiriéndose a los cambios en variedades y subvariedades de papa y dalia que, al presentar diferencias mínimas en estructura y desarrollo, modificaban por completo la organización en su forma (Reyes y Martínez, 2001).

Más tarde, en 1865 Mendel descubrió los patrones que rigen el mecanismo de la herencia, pero no fue sino hasta inicios del siglo XX que se retomó y se le otorgó la atención que merecía su trabajo, se volvió un aporte fundamental en la construcción de la teoría evolutiva (Rosado, 2019). Es así como la teoría sintética de la evolución, también conocida como *síntesis moderna* (SM), tiene sus fundamentos en la combinación de los trabajos de Darwin y la genética mendeliana, retomada a partir del año 1900. Esta corriente neodarwiniana se caracteriza por su estrecha perspectiva genocéntrica, pues la genética de poblaciones se encargó de acaparar todo el campo de los estudios evolutivos. Entre los principales teóricos de la llamada “primera síntesis moderna” destacan los matemáticos Ronald Fisher (1890-1962), J. Haldane (1892-1964) y Sewall Wright (1889-1988). En esta primera síntesis, Fisher, por ejemplo, sostenía que únicamente la información genética contenida en los individuos (el programa genético) era responsable de sus características observables, sin que las condiciones de vida de cada ser vivo pudieran afectar su morfología. Las ideas de Fisher eran tan fuertes y drásticas que incluso tuvieron repercusiones a nivel social, con la realización de intervenciones y políticas eugénicas, en las cuales se fomentaba el éxito reproductivo de los individuos portadores de caracteres deseados e impedían la reproducción de los caracteres menos deseados (Caponi, 2017). En general, las contribuciones desarrolladas por Haldane y Sewall Wright mostraron aceptar de forma menos ortodoxa que, además de la información genética contenida en los individuos, otros factores externos podían influir en el camino adaptativo de las especies.

Posteriormente, con el surgimiento de la segunda *síntesis moderna* en donde participaron los zoólogos Julián Huxley (1887-1975), Ernst Mayr (1904-2005); el matemático Theodosius

Dobzhansky (1900-1975); el botánico Stebbins (1906-2000) y el paleontólogo G. Simpson (1902-1984), se vio disminuido el peso en la genética y fue reconocida la importancia de la influencia ambiental en las novedades morfológicas. En esta corriente defendían fuertemente que la selección natural era el principal mecanismo a cargo de preservar variantes -deseadas- heredables al interior de una población. Por lo anterior, aparecieron críticas de distintos autores entre los que destacan Stephen Jay Gould (1941-2002), quien junto con Richard Lewontin (1929), logró identificar un problema al que, en 1979, denominaron “programa adaptacionista”, para referirse a la creencia de que cualquier atributo de los seres vivos era explicable como resultado de adaptaciones (Morrone, 2003), lo cual convertía las ideas de la teoría evolutiva en una serie de hipótesis carentes de fundamentos tangibles que se pudieran demostrar.

De esta manera, a partir de la aparición de la *Síntesis Moderna*, algunos biólogos evolutivos han defendido severas posturas en contra de la suposición que tienen los seguidores de la ya mencionada corriente ortodoxa al asumir que el programa genético es el único proveedor de variación hereditaria, y que la generación de la variación es en gran medida, independiente de los cambios ambientales (Jablonka *et al.*, 1998). Es así como quienes no están de acuerdo con las ideas de la SM, proponen tomar en cuenta procesos como la herencia ecológica, la herencia conductual a través del aprendizaje social y la transmisión de información basada en el lenguaje, pues consideran que tienen propiedades que permiten la herencia de caracteres inducidos o aprendidos (Jablonka *et al.*, 1998).

En los primeros años del siglo XX, surgieron vigorosos debates en el esfuerzo por identificar los mecanismos mediante los cuales se produce la evolución; así apareció un importante autor interesado en dilucidar el mecanismo responsable de la producción de nuevos fenotipos a partir de un estímulo ambiental simple, el embriólogo británico Conrad Hall Waddington (1905-1975), quien sugirió una explicación alterna en la cual propuso que, a través de los procesos de desarrollo sería posible comprender cómo los genotipos evolucionan en respuesta al ambiente y lo comprobó experimentalmente al poner en práctica la hipótesis de asimilación genética. A pesar de no haber empleado los términos "*plasticidad fenotípica*" o "*norma de reacción*" en su trabajo, Waddington sugirió que la modificación producida por el ambiente, si esta era favorable al organismo, podría ser genéticamente asimilada para más tarde llegar a una *canalización fenotípica* en un periodo de tiempo relativamente corto (Santos, 2015), con lo cual es posible percibir que su mecanismo de "*asimilación genética*" es un ejemplo de selección en forma de la *norma de reacción* del organismo

(Pigliucci y Müller, 2010), pues cuando el nuevo fenotipo es asimilado, ocurre un cambio en la *norma de reacción* del genotipo y la plasticidad fenotípica queda implícita al referirse a los cambios producidos por alteraciones ambientales. De acuerdo con Waddington, la *asimilación genética* es la capacidad de un organismo de presentar un nuevo fenotipo, generado incluso en ausencia del estímulo ambiental que lo provoca, transmitiéndose hereditariamente por caracteres adquiridos en un periodo de tiempo relativamente corto. Las investigaciones recientes muestran evidencias empíricas sobre la *asimilación genética* y existen estudios en los que se demuestra que la selección puede actuar sobre redes reguladoras para canalizar las perturbaciones ambientales; este mecanismo puede acelerar el proceso de adquisición y difusión de novedades evolutivas (Santos, 2015).

Durante las últimas décadas, el fenotipo de un organismo, es decir, sus rasgos y comportamiento se han estudiado como resultado de un "programa" de desarrollo codificado en su genotipo; esta visión determinista está evidentemente implícita en el enfoque de la SM como un proceso de clasificación entre las variantes genéticas. Sin embargo, ante la inconformidad en las explicaciones de la SM, es como algunos autores han propuesto alternativas en busca de disminuir los "huecos" o explicaciones poco satisfactorias existentes en la teoría, por lo que consideran pertinente estudiar desde un nuevo enfoque la evolución biológica, dando paso al surgimiento de un novedoso campo de estudio denominado Síntesis Evolutiva Extendida (SEE). La SEE plantea dar continuidad o "extensión" a la teoría evolutiva (valiéndose de conocimientos previamente formulados por los evolucionistas que han aportado a esta disciplina) y de manera simultánea ampliar y despejar el camino en la búsqueda de explicaciones a fenómenos aun sin respuestas del todo convincentes.

En el cuadro 1 se hace una comparación entre la SM y la SEE para precisar sus principales contrastes teóricos: dentro de las aportaciones de la SEE, se afirma que procesos como la mutación adaptativa, la herencia ecológica, la herencia conductual a través del aprendizaje social y la transmisión de información basada en el lenguaje, tienen propiedades que permiten la herencia de caracteres inducidos o aprendidos; por lo que el papel de la variación hereditaria inducida en la evolución debe reconsiderarse, y debe también estudiarse la evolución de los sistemas que producen la variación inducida (Jablonka *et al.*, 1998).

Cuadro 1. Comparación entre los supuestos fundamentales de la Síntesis Moderna (SM) y la Síntesis Extendida de la Evolución (SEE), tomada y modificada de Laland *et al.* (2015). (ver en <https://royalsocietypublishing.org/doi/pdf/10.1098/rspb.2015.1019>), se describen los evidentes contrastes y es posible entender la visión entorno a la plasticidad fenotípica derivada de los pilares conceptuales de la SEE.

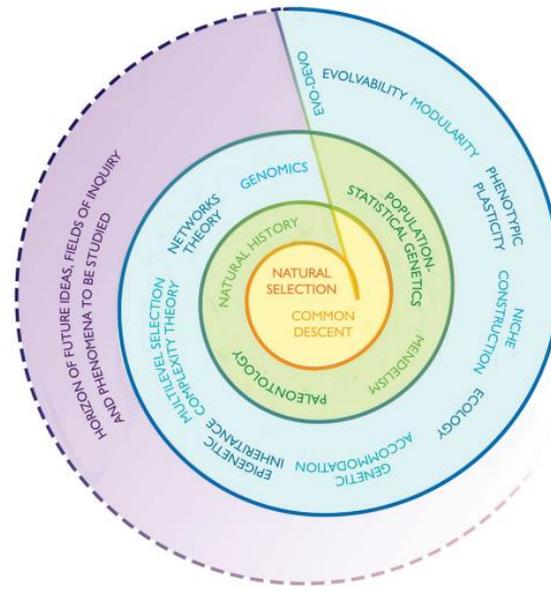
	Síntesis moderna (SM)	Síntesis Extendida de la Evolución (SEE)
Causalidad	<i>Selección natural</i> La principal influencia directiva o creativa en la evolución es la selección natural, esta fuerza evolutiva determina por sí sola las propiedades de los organismos y también explica por qué estas coinciden con sus entornos (mediante la adaptación)	<i>Causalidad recíproca</i> Los organismos dan forma y son formados por entornos selectivos y de desarrollo. Los procesos de desarrollo que operan a través del sesgo de desarrollo y la construcción de nichos, en conjunto con la selección natural son responsables por la dirección y el ritmo de la evolución y contribuyen a la complementariedad entre el organismo y el medio ambiente.
Herencia	<i>Herencia genética</i> Los genes constituyen el único sistema general de herencia. Los caracteres adquiridos no se heredan, solo se pueden heredar rasgos codificados genéticamente.	<i>Herencia inclusiva</i> La herencia se extiende más allá de los genes para abarcar la herencia epigenética, la herencia fisiológica, la herencia ecológica, la transmisión social (conductual) y la herencia cultural. Los caracteres adquiridos pueden desempeñar funciones evolutivas al sesgar variantes fenotípicas sujetas a selección, modificar entornos y contribuir a la heredabilidad.
Direccionalidad	<i>Variación genética aleatoria.</i> No existe una relación entre la dirección en la que ocurren las mutaciones y, por lo tanto, el suministro de variantes fenotípicas, y la dirección que conduciría a una mayor aptitud.	<i>Variación fenotípica no aleatoria.</i> El sesgo de desarrollo, que resulta de una mutación no aleatoria o una acomodación fenotípica, significa que algunas variantes fenotípicas son más probables que otras. Los sistemas de desarrollo facilitan respuestas fenotípicas funcionales y bien integradas a la mutación o la inducción ambiental
Objetivos de selección	<i>Perspectiva centrada en los genes.</i> La evolución requiere un cambio en las frecuencias de los genes. Las poblaciones evolucionan a través de cambios en las frecuencias de los genes provocados por la selección natural, la deriva, la mutación y el flujo de genes.	<i>Perspectiva centrada en el organismo.</i> Los sistemas de desarrollo pueden facilitar la variación adaptativa y modificar entornos selectivos. La evolución se redefine como un cambio transgeneracional en la distribución de los rasgos hereditarios de una población. Existe una noción amplia del proceso evolutivo y herencia.
Procesos evolutivos	<i>Macroevolución.</i> Los patrones macroevolutivos se explican por procesos microevolutivos de selección, deriva, mutación y flujo de genes.	<i>Macroevolución.</i> Procesos evolutivos adicionales, incluyendo el sesgo de desarrollo y la herencia ecológica, ayudan a explicar los patrones

		macroevolutivos y contribuyen a la capacidad de evolución
Tiempo y lugar de cambio	<i>Gradualismo.</i> La evolución a través de mutaciones de grandes efectos es poco probable, debido a que tales mutaciones tienen efectos pleiotrópicos disruptivos. Las transiciones fenotípicas generalmente ocurren a través de múltiples pasos pequeños, lo que lleva a un cambio evolutivo gradual.	<i>Tasas de cambio variables.</i> Son posibles variantes de gran efecto, lo que permite un rápido cambio evolutivo. La saltación puede ocurrir a través de mutaciones en los principales genes de control regulatorio expresados de manera específica (tejido, módulo o compartimento), o cuando los procesos de desarrollo responden a desafíos ambientales con cambios en conjuntos coordinados de rasgos, o a través de efectos de umbral no lineales.

En resumen, la plasticidad vista desde la SM se concibe únicamente como un mecanismo de tipo interruptor, en donde el desarrollo de un organismo está determinado por su información genética que, a través de diversos interruptores del desarrollo, guiados por un proceso selectivo, dependerán de las condiciones ambientales para encender o apagar diferentes conjuntos de genes. La plasticidad dentro del marco de la SM, no tiene una capacidad innovadora (ni morfológica ni fisiológicamente) sino que por el contrario, se postula como un abanico de posibles opciones previamente determinadas -por la selección natural- del que dispone el desarrollo de un organismo y del que se elegirá la opción más favorable de acuerdo a las condiciones. De este modo, la plasticidad únicamente se encarga de establecer los límites de las posibles formas para el sistema de desarrollo. El componente genético es considerado como el principal responsable de llevar y dirigir el desarrollo del organismo, esto implica que el medio ambiente no contribuye al desarrollo de un organismo, sino que lo modifica (Rosado, 2019).

Por otro lado, desde el enfoque de la SEE, la plasticidad es reconocida como un mecanismo del desarrollo que opera por exploración, es decir, como agente creativo y no como un mecanismo tipo interruptor limitado por el programa genético; no existen pues, patrones predeterminados ante las formas, sino que éstas resultan de un proceso de ensayo-error, para alcanzar un fenotipo ajustado al medio circundante. En este sentido, como lo ha enunciado Mary Jane West-Eberhard (2003), los genes pueden ser los seguidores y no necesariamente los iniciadores en la evolución fenotípica (Fábregas-Tejeda, 2019). Asimismo, para un mejor entendimiento de las fuerzas evolutivas en las diferentes teorías mencionadas, se agrupan los pilares conceptuales de cada una y se sugiere un posible escenario que continúe con la expansión conceptual, tal como se muestra en la figura 1.

Figura 1. Tomada de *The emerging structure of the Extended Evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in?* (Fábregas-Tejeda, Vergara-Silva 2018). Representación gráfica de la continua expansión conceptual de la teoría evolutiva, basada en Pigliucci (2009). Las diferentes tonalidades de la espiral limitan las teorías evolutivas más importantes históricamente: el amarillo representa el darwinismo, en verde se muestran las bases conceptuales de la síntesis moderna, el azul corresponde a la síntesis evolutiva extendida, y el púrpura plantea un posible panorama a futuro -progresivo y perfectible- de la teoría evolutiva. (ver en <https://philarchive.org/archive/FBRTES>).



En este mismo sentido, es posible apuntar que en el marco conceptual de la SEE los orígenes causales de la plasticidad no están limitados a los genes. Se proponen orígenes en la biología integrativa (Pigliucci y Müller, 2010), ya que es necesario entender que para que exista plasticidad fenotípica, son necesarios también elementos como el componente genético, el componente ambiental, la herencia ecológica y la conservación de nicho y los procesos selectivos del desarrollo (Rosado, 2019). Para la SEE, las condiciones de estrés aumentan la tasa en que aparecen las variaciones heredables (Pigliucci y Müller, 2010); el estrés impuesto por el ambiente genera variaciones en la regulación, expresión y organización de pequeños grupos de genes del desarrollo, lo que lleva a efectos fenotípicos novedosos en periodos relativamente cortos. Esta variación, producto del estrés puede llevar a la evolución saltacional y así, los procesos macroevolutivos pueden ser explicados como consecuencia de mutaciones sistémicas y reacomodo del genoma (Pigliucci y Müller, 2010). Además de promover el surgimiento de nuevas variantes morfológicas, la plasticidad permite una rápida divergencia entre poblaciones y se ha relacionado con la especiación (Fábregas-Tejeda, 2019).

2.3. Algunos conceptos clave para entender el mecanismo de la plasticidad fenotípica

Debido a que en muchas ocasiones la plasticidad fenotípica se ha comprendido de manera muy relacionada con las ideas de canalización, homeostasis y amortiguamiento (Pigliucci y Müller, 2010), es pertinente presentar lo que implican dichos términos. La canalización es una propiedad de los sistemas de desarrollo que permite reproducir idénticamente el mismo fenotipo bajo las mismas condiciones, es decir, se habla de canalización cuando un fenotipo ha sido consolidado y estabilizado por el ambiente. La homeostasis, derivada de un proceso evolutivo dirigido por selección natural, es la manera en la que los sistemas de desarrollo integran las perturbaciones del ambiente (tanto interno como externo) sin permitir alteraciones estructurales o funcionales, lo que les da la posibilidad de regresar a un estado original de funcionalidad, volviendo resilientes a los organismos durante su ontogenia (Pigliucci y Müller, 2010). El amortiguamiento representa un rango que genera un estado de homeostasis en donde son los mecanismos celulares los responsables de mantener la homeostasis en el sistema; cuando el amortiguamiento tiene una falla o fracasa en sus mecanismos regulatorios puede derivar en plasticidad fenotípica no adaptativa, de la cual algunos autores sugieren se puede considerar como un atributo predeterminado en los sistemas biológicos (Pigliucci y Müller, 2010; Rosado, 2019). En este sentido, la interacción entre plasticidad inherente y la necesidad de mantener la funcionalidad en un rango de ambientes es lo que unifica la evolución de la plasticidad fenotípica a los mecanismos de amortiguamiento.

La importancia de la homeostasis y su relación con la plasticidad ha estado presente en la biología evolutiva desde mucho tiempo atrás. En la década de los 50's, Conrad Hall Waddington fue de los primeros científicos en interesarse por el estudio de los mecanismos de canalización y asimilación, así como de entender la manera en la que una ruptura del sistema de amortiguamiento puede generar una explosión de formas y con esto un aumento en la plasticidad fenotípica, promoviendo así materia prima para la selección natural (Pigliucci y Müller, 2010; Rosado, 2019). Sus trabajos tuvieron importantes aportaciones en la producción de ideas actuales sobre la acomodación fenotípica y genética, así como del papel de la plasticidad a nivel macroevolutivo. Waddington afirmaba que la selección natural es quien se encarga de moldear las múltiples posibilidades derivadas de la norma de reacción de un organismo en desarrollo, es decir, del proceso de asimilación genética, ya que esta fuerza evolutiva actuaría directamente en la materia prima novedosa proveniente de los fallos en el sistema de amortiguamiento que pueden generar nuevas

formas y un estallido en la plasticidad fenotípica o capacitancia (Pigliucci y Müller, 2010; Rosado, 2019).

Otro concepto importante en el entendimiento de la plasticidad es la norma de reacción, cuya definición implica una función específica del genotipo que produce fenotipos relativos al ambiente en desarrollo; se relaciona el rango de ambientes experimentados durante el transcurso del desarrollo (ontogenia), al rango de fenotipos que un genotipo particular produce en ese mismo ambiente (Pigliucci y Müller, 2010); en otras palabras, la norma de reacción significa una correlación del genotipo con el número de ambientes experimentados durante la ontogenia y el número de posibles fenotipos que se pueden expresar en dichos ambientes (Rosado, 2019). Las normas de reacción continuas pueden o no ser adaptativas en función al resultado del sistema de desarrollo expuesto a las diferentes condiciones ambientales (Rosado, 2019).

De acuerdo con Pigliucci y Müller (2010), y con base en las ideas de Waddington, se sabe que las variantes fenotípicas derivadas de la selección natural, en caso de ser ventajosas, serán heredadas y para las siguientes generaciones se reconstruirán los mecanismos que dan origen a estas variantes modificadas para comenzar así el fenómeno de acomodación genética, el cual implica que los mecanismos moleculares que dieron origen a las variantes inducidas sean genéticamente incorporados. Como parte de un segundo “paso” en la construcción de una novedad fenotípica, la acomodación genética al pasar por un riguroso proceso selectivo (dirigido por la selección natural) -también conocido como norma de reacción-, conducirá a una asimilación genética, es decir, se integrará la información inducida como parte del genoma del organismo en desarrollo y, finalmente, se llevará a cabo una canalización de los fenotipos (como se muestra en la Figura 2). El mecanismo expuesto implica que los fenotipos propuestos han llegado a un punto de estabilidad que les permitirá desarrollarse, gracias a que la expresión de los fenotipos ya se encuentra presente en la información genética. Lo anterior, tiene implicaciones en la biología ecológica y evolutivamente: la colonización de especies invasivas y la participación de la plasticidad en patrones macroevolutivos (selección natural que podría conducir a divergencia y originar especiación, mediante la *canalización* de variación no genética heredable o epigenética).

Siguiendo esta línea argumentativa, Pigliucci (2001) sugiere incorporar algunos conceptos para entender el contexto del mecanismo que dirige la plasticidad fenotípica, entre ellos: *epigenética; acomodación, asimilación y canalización genética; evolucionabilidad, robustez, modularidad, autoorganización.*

2.3.1. Epigenética

Existen diversas definiciones de *epigenética*, Conrad Hall Waddington (1975) quien influenciado por Aristóteles y sus dos teorías de desarrollo animal (*preformation* y *epigenesis*), acuñó por primera vez el término y definió *epigenética* como a las interacciones causales entre genes y los productos que dan origen al fenotipo (Waddington, 1975; Schlichting y Pigliucci, 1998). Otra definición por considerar fue la propuesta hecha Massimo Pigliucci (2005), quien hablaba de *epigenética* como el estudio de los cambios en la función de los genes heredados por mitosis, y/o meiosis, que no implican una modificación en la secuencia de ADN y que por lo tanto puede ser reversible (Pigliucci, 2005). En este sentido, de manera general se entiende por epigenética a los mecanismos regulatorios que pueden conducir a persistentes cambios inducibles en el desarrollo, dentro de los que se incluye la herencia epigenética, encargada de la transferencia de información cuerpo a cuerpo y se puede hacer presente mediante interacciones del desarrollo entre progenitor y la descendencia, a través del aprendizaje social, comunicación simbólica e interacciones entre los individuos y su ambiente. Así, a lo largo del tiempo para lograr una mejor comprensión de la epigenética, se han estudiado tres aspectos importantes: la *acomodación y canalización genética*; mecanismos que dan origen a la plasticidad fenotípica e innovaciones morfológicas; y, por último, una memoria y herencia celular. Mediante esta terminología, se describen los mecanismos celulares productores de cambios persistentes en las características celulares (Rosado, 2019). La epigenética ha tenido auge particularmente en las últimas décadas debido a su influencia en la salud, pues su estudio podría ayudar a entender y prevenir enfermedades y anomalías que afectan el bienestar humano.

En virtud de que la epigenética podría entenderse como la unión entre el medio ambiente y la forma en que se regula y expresa la información genética de un organismo influenciado por el medio, puede ser evidenciada por las denominadas *huellas o marcas epigenéticas* (mecanismos químicos de reacción en la maquinaria celular y en el ADN), que podrían ayudar a dilucidar la historia de vida de un organismo a través de su estado salud, forma o función de dicho individuo; y al mismo tiempo, dicho organismo podrá también modificar las regulaciones para así poder generar mecanismos que le permitirán responder a estímulos más eficientemente en el futuro. De este modo, se sabe que la epigenética es una capacidad de cambio que puede derivar en la expresión de respuestas plásticas, pues precisamente su campo de acción es la plasticidad fenotípica (Rosado, 2019).

2.3.2. Acomodación, asimilación y canalización

La definición de *acomodación* (en sentido tanto fenotípico como genético) fue acuñada por Mary Jane West-Eberhard (2013), bajo el supuesto de dar explicación al origen de innovaciones evolutivas dentro de las poblaciones. Dado que la arquitectura genética de un rasgo novedoso se encuentra presente previo a la aparición del rasgo, es necesaria la presencia de inusuales estímulos durante el desarrollo para que una novedad surja (reacomodando la configuración de los genes preexistentes). Es así como la *acomodación* se encarga de las modificaciones y reacomodos a nivel genético, que se convertirán en los fenotipos alternativos, como respuesta a los estímulos ambientales. La *acomodación genética* implica un cambio genético adaptativo, regulado por la selección, para mejorar la función e integrar rasgos útiles en la aparición de formas o fenotipos novedosos. Luego del proceso selectivo (resultado de la *acomodación genética*), el fenotipo podría ser expresado y consolidarse por medio de un fenómeno denominado *asimilación genética*, el cual consiste en la fijación de un rasgo, seguido de un cambio genético en la regulación. De acuerdo con varios autores, se sabe que la *asimilación genética* ha participado en la evolución de casi todos los rasgos, pues en algún momento pasaron por una fase de evolución de fenotipos alternos, para volverse un rasgo constitutivo en una población.

Es así como la aparición de un fenotipo plástico ocurre por una frecuencia alélica alterada, inducida por factores ambientales, mediante procesos de *acomodación*, *asimilación genética* y *canalización* (como se propone en la Figura 2). Para desarrollar la fijación de una característica más evolucionada en rasgos adaptativos, esta debe involucrar cambios genéticos cuantitativos en la regulación, es decir, una *asimilación genética* (West-Eberhard, 2003) que opere como un primer paso en la emergencia de innovaciones fenotípicas. Por lo que se ha planteado que luego de cierto número de generaciones posterior a la aparición de un fenotipo alternativo (fijado por alteraciones y reacomodos en los genes durante el desarrollo), la siguiente etapa podría derivar en un proceso de *canalización*, en donde la producción de fenotipos plásticos se lleve a cabo de manera independiente a las contingencias ambientales (Fábregas-Tejeda, 2019).

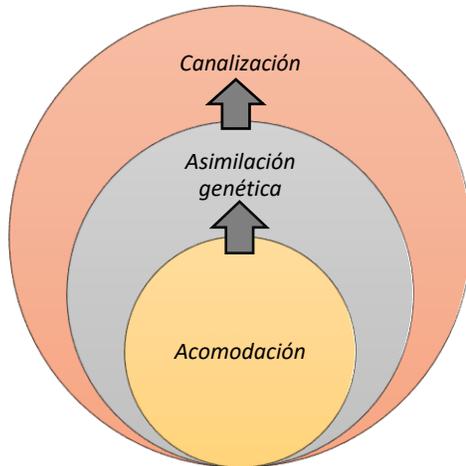


Figura 2. Representación gráfica de los “pasos” que dan origen a la fijación de un fenotipo novedoso como mecanismo de acción por medio del cual actúa la plasticidad fenotípica. Se plantea la acomodación (mediante asimilación genética) como primer paso en la emergencia de innovaciones fenotípicas, que luego de cierto número de generaciones pueden comenzar a reconstruirse independientemente a las condiciones ambientales, por canalización al obtener una base genética.

2.3.3. Evolucionabilidad: robustez y modularidad

Del término en inglés *evolvability*, se han derivado diversas traducciones y, del mismo modo, diferentes interpretaciones. Tanto *evolvabilidad* como *evolucionabilidad* se ha entendido como la capacidad para producir variación fenotípica heredable y seleccionable (Pigliucci, 2007), dicha capacidad permite “evolucionar” alcanzando nueva variación (diferencias existentes dentro de una población). De acuerdo con Love (2003), la definición de *evolucionabilidad* se centra en la inclinación de evolucionar hacia nuevas estructuras, así fue como Pigliucci (2007) propuso la incorporación de estos conceptos en el repertorio de una biología evolutiva que busca madurar una “teoría de la forma” (Fabregas-Tejeda, 2019). Aunque con diferentes enfoques, la *evolucionabilidad* se entiende como una variación fenotípica o genotípica que aún no se encuentra en una población pero que, en algún punto del proceso evolutivo de los organismos, puede ser alcanzada y expresada al surgir nuevas interacciones entre el desarrollo de los organismos y el medio ambiente (Rosado, 2019). Para tener un mejor entendimiento de lo que implica la *evolucionabilidad*, se han conceptualizado otras nociones que pretenden explicar las causas que podrían dirigir esta capacidad de generar dicha variación: *robustez*, *modularidad* y el mapa genotipo-fenotipo. La robustez implica espacios en unidades orgánicas que, al acumular variación neutral durante un periodo en el que son tolerantes al cambio, dicha variación previamente acumulada, puede ser liberada bajo ciertas presiones ambientales y cuando esto ocurre, se producen bruscas expresiones de nuevas formas. Debido a que la robustez está presente en los sistemas de desarrollo, la acumulación de variantes genéticas que pueden ser no neutrales en algunos contextos ambientales aumenta la capacidad de *evolucionabilidad* (Pigliucci, 2008).

Por otro lado, la *modularidad*, entendida como el grado en que un grupo de características fenotípicas son independientes, es decir, que existen módulos en el desarrollo que al ser independientes entre sí, pueden experimentar diferentes cambios a partir de estímulos ambientales específicos. De esta manera, al surgir un cambio en un módulo, se pueden generar nuevos patrones de interacción entre las redes de módulos dando como resultado la generación de nuevas formas. El término de *mapa genotipo-fenotipo*, hace una inserción de la ontogenia con los procesos evolutivos a través de una interacción entre el genotipo y el fenotipo. La conjunción de estas ideas conceptuales sugiere una noción de *causalidad recíproca*, pues las vías que conducen un cambio fenotípico no dependen únicamente de las instrucciones impuestas en el genotipo, sino que están involucrados un conjunto de sistemas de desarrollo, herencia epigenética y el medio ambiente.

Con base en evidencias como tasas de mutación y recombinación de variantes entre especies, y entre clados (dependientes en gran medida por la composición tanto genética como del propio sistema de desarrollo), se ha planteado que la *evolucionabilidad* se encuentra también en constante evolución (Pigliucci, 2008). Por lo anterior, dentro de la diversificación biológica existen diferentes grados de *evolucionabilidad*, lo que implica que algunos organismos tendrían mayor capacidad para generar variación (Rosado, 2019). Más allá de cuestionar el origen de la *evolucionabilidad*, su importancia radica en la tendencia a alcanzar una variación que, aunque no se ha encontrado, existe y está en constante busca de explorar nuevos espacios orgánicos dentro de las poblaciones.

2.4. *Los costos de la plasticidad*

De acuerdo con Bateson (2017), se han realizado diversas investigaciones (metaanálisis) que buscan cuantificar los costes de la plasticidad y se ha concluido que, aunque son muy bajos, podrían representar un valor significativo a lo largo del tiempo. Sin embargo, las normas de reacción que regulan la adaptabilidad pueden ser específicas de la historia evolutiva del linaje, es decir, en un organismo especialista en ciertos ambientes, la capacidad puede haberse perdido. En un experimento realizado por Sultan y colaboradores (2009), se estudiaron dos especies contrastantes en clima y se determinó que la descendencia de la especie *generalista* o más expuesta a ambientes variables -con mayor variabilidad-, mostró mayor adaptación y respuestas plásticas que no fueron encontradas en la descendencia de la especie *especialista* en vivir en ambientes con condiciones muy particulares -robustez-; es así como el comportamiento obtenido de la experiencia de un individuo puede incorporar una experiencia del linaje en el curso de la evolución (Bateson, 2017).

2.5. Ejemplos de plasticidad en plantas

Debido a la complejidad que implica estudiar y, en específico, medir las tasas de plasticidad fenotípica (entre otras cosas, por los desacuerdos que existen en los diferentes métodos de cuantificación), muchos investigadores interesados en comprender el mecanismo, se han propuesto analizar el comportamiento de especies vegetales y usarlos como modelo de estudio, pues su tiempo de vida es relativamente más corto que el de la mayoría de los animales, por lo que permite evaluar los cambios que ocurren durante el desarrollo de su vida en diversos entornos. Por lo anterior, existe una gran cantidad de investigaciones enfocadas en el estudio de la plasticidad en plantas (principalmente herbáceas), que buscan dilucidar los mecanismos de respuesta. En 2014, Matesanz y Valladares elaboraron una revisión en la que fueron recopilados distintos comportamientos de plantas mediterráneas expuestas a diferentes escenarios de cambio climático, y de manera particular, con un enfoque en las respuestas plásticas. Es un trabajo en el que se citan múltiples casos de plasticidad tanto adaptativa (con un aumento en la eficacia biológica o fitness) como no adaptativa, explicando sus implicaciones evolutivas y ecológicas con efectos neutrales, negativos o adaptativos. Entre los numerosos casos analizados en la revisión mencionada, se ha demostrado la capacidad que poseen las plantas para ajustar su morfología, fisiología, fenología y reproducción en respuesta a variaciones de temperatura (como lo proponen Guimeno *et al.*, en 2008), de nutrientes (Andivia *et al.*, 2012) y de luz (Quero *et al.*, 2008; Zavala *et al.*, 2011), entre otros (Matesanz y Valladares, 2013). Las plantas pueden expresar modificaciones que minimizan el estrés lumínico (en el caso de exposición a alta radiación) disminuyendo el área foliar específica y aumentando el ángulo de las hojas, produciendo así hojas más gruesas y reduciendo el contenido de clorofila, especialmente durante el verano, para mejorar la acción fotoprotectora de los carotenoides (Valladares *et al.*, 2005). Además, para producir fenotipos funcionalmente adecuados a condiciones de sequía, las plantas mediterráneas pueden responder aumentando la asignación de biomasa a las raíces y la eficiencia del uso del agua (Gimeno *et al.*, 2008; Aranda *et al.*, 2010 en Matesanz y Valladares, 2014).

De acuerdo con Santos del Blanco y otros autores (2013), los organismos de ciclo de vida largo, como arbustos y árboles, se encuentran expuestos a una gran cantidad de cambios ambientales, principalmente por la amplia variabilidad climática estacional e interanual, por lo tanto, la plasticidad fenotípica puede ser más beneficiosa para las plantas leñosas en comparación con taxones de ciclos cortos de vida, las herbáceas anuales (Matesanz y Valladares, 2014).

Otra forma que permite y facilita medir la plasticidad fenotípica en plantas es en los cultivos, donde la diferenciación de características se hace visible bajo condiciones controladas; como lo mencionan Reyes y Martínez (2001), en cuyo trabajo describen algunas de las respuestas en plantas cultivadas ante cambios ambientales producidas por el hombre.

Se sabe también que los campos de la ecología y el desarrollo han tenido un importante auge en las últimas décadas debido a su alcance explicativo en muchos temas dentro de la biología evolutiva; así, el campo de desarrollo ecológico o “eco-devo” que se encuentra en constante renovación ha desarrollado nuevos conocimientos sobre la relación entre la evolución de las plantas y la plasticidad, lo cual emerge como clave para la comprensión del desarrollo de las plantas en un contexto ecológico y evolutivo (Valladares *et al.*, 2006). Por otro lado, el interés por estudiar la plasticidad fenotípica de las plantas ha recobrado importancia los últimos años debido a la urgencia mundial que se tiene por la búsqueda de especies que proporcionen información o predicción de respuestas ante el cambio climático global (Valladares *et al.*, 2006). Los patrones de distribución de las especies dependen en gran medida de cambios climáticos que puedan ocurrir y estas especies a su vez de la respuesta (favorable o no) que ejerza la plasticidad en los organismos (Scholz *et al.*, 2014). Además, en relación con el campo de interés en este trabajo de investigación, se ha sugerido que la capacidad de las plantas para crecer en ambientes espacial y temporalmente heterogéneos mediante la anatomía de su xilema está en gran medida asociada con sus patrones de distribución y éxito de supervivencia (Doria *et al.*, 2010; Noshiro *et al.*, 2010; Mallníkova *et al.*, 2013. Scholz *et al.*, 2014; Jiménez-Noriega *et al.*, 2017, 2021), por lo que la importancia de su estudio está íntimamente interrelacionada con todos los aspectos antes mencionados.

2.6. *Los pinos: abundancia, distribución e importancia*

Los pinos, (*Pinaceae*), son un grupo de plantas vasculares con tejidos conductores secundarios (xilema, floema y peridermis), perennes (García *et al.*, 2003), cuya característica en común es la presencia de “semillas desnudas”, pues sus estructuras reproductivas carecen de frutos que las cubran o protejan. De acuerdo con diversos autores, como Gernandt y Pérez-De la Rosa (2014), México es un centro secundario de diversificación del género *Pinus* ya que cuenta con aproximadamente 40% de las especies existentes en el mundo y más del 55% de endemismos (Sánchez-González, 2008). En México, los pinos tienen un importante valor ecológico, económico y social, dado que generalmente son el componente dominante de la vegetación tienen una gran influencia en los procesos funcionales del ecosistema entre estos destacan los ciclos

biogeoquímicos, hidrológicos, entre otros; además son hábitat y fuente de alimento para la fauna silvestre. Económicamente son fundamentales en la vida cotidiana por ser fuente de madera, leña, pulpa para papel, resinas, semillas comestibles, entre otros productos. Además, ofrecen importantes servicios ambientales (agua, captación de carbono, producción de oxígeno, recreación) e influyen en el clima regional (Sánchez-González, 2008) por lo que su estudio ayuda, entre otras cosas, a conocer y prevenir el impacto del cambio climático.

Por otro lado, de acuerdo con Villanueva y colaboradores (2015), en bosques de coníferas del género *Pinus* los estudios dendrocronológicos han aumentado, específicamente en México debido a la amplia capacidad que tienen sus especies para producir anillos de crecimiento anual bien definidos (Stahle *et al.*, 2000).

Pinus pseudostrobus es nativo de El Salvador, Guatemala, Honduras y México; actualmente es una especie que se encuentra dentro de la Lista Roja de la UICN de especies amenazadas. En México, su abundancia se concentra en la planicie central y en Chiapas; su distribución es más escasa en el norte. Su rango altitudinal va de 2,400 a 2,800 m, con precipitaciones entre 800 y 1,500 mm, y con temperaturas medias de 18 a 21° C. Vive en suelos profundos y con buen drenaje, que en general, suelen ser procedente de material volcánico, con un pH ácido, de entre 5.5 y 6.5 (Marlès *et al.*, 2015). Debido a que son organismos altamente sensibles al clima y a los efectos climáticos que provocan las erupciones volcánicas en algunas zonas de crecimiento, es una especie clave y muy valorada por su potencial dendrocronológico (Franco-Ramos *et al.*, 2021). Además, de acuerdo con Márquez y Mendizábal (2004) y Espinosa *et al.* (2009), quienes han encabezado los estudios sobre la especie, concluyeron que *Pinus pseudostrobus* responde con una amplia flexibilidad a las variaciones ambientales.

2.6.1 Las raíces: función, anatomía y su madera

Las raíces de los árboles son órganos fundamentales en el transporte hídrico y de nutrientes (compuestos orgánicos e inorgánicos), además tienen funciones de almacenamiento, producción de hormonas en la zona meristemática, y principalmente de anclaje al suelo (Márquez *et al.*, 2013). Ecológicamente se conoce que las raíces forman importantes asociaciones simbióticas mutualistas con bacterias, hongos y otros microorganismos.

En cuanto a su anatomía, las raíces presentan una estructura integrada por epidermis, córtex, endodermis y un cilindro vascular con polos de xilema y floema cuando hay crecimiento primario. Una vez que se establece el crecimiento secundario se desarrolla cambium vascular, floema y xilema secundarios, así como la peridermis. El floema secundario (del griego *phloios*=corteza) se caracteriza por ser un eficiente sistema de transporte intercelular a larga distancia, que distribuye solutos (carbohidratos producidos en la fotosíntesis, moléculas mensajeras, entre otras sustancias) a las zonas de crecimiento y diferenciación, en dirección acrópeta y basípeta. El floema secundario contiene un alto porcentaje de materia seca y ocupa una posición externa y circundante al xilema secundario en las raíces. Por otro lado, el xilema secundario (del griego *xylon*=madera), es un tejido sumamente complejo que se encarga de movilizar agua y minerales en la dirección de la corriente transpiratoria (Flores-Vindas, 1999); dicho tejido surge como el resultado de la actividad cambial, la cual es controlada por factores tanto intrínsecos (fisiológicos), como extrínsecos (ambientales) (Carvalho *et al.*, 2015), y se compone de elementos traqueales (conductores), fibras y parénquima (Flores-Vindas, 1999). El xilema secundario está lignificado en la mayoría de sus componentes celulares y conforma la madera del órgano maduro. La madera no es un material homogéneo, sino que por el contrario, está formada por un conjunto de células especializadas en tejidos que llevan a cabo las funciones primordiales para el vegetal: la conducción de la savia, la transformación y almacenamiento de los productos vitales y el sostén del organismo. En pinos, el xilema secundario se compone de elementos prosenquimatosos, células de sostén y conducción, llamadas traqueidas y de elementos parénquimatosos. Se sabe que la formación de floema es muy estable; sin embargo, el desarrollo del xilema secundario está sujeto a diferentes fluctuaciones que dependen de la variación ambiental: la composición, distribución y tamaño de las células que forman el xilema, cambia entre diferentes especies y dentro del mismo individuo (Flores-Vindas, 1999) a lo largo de la ontogenia del mismo.

La actividad del cambium vascular (meristemo lateral que produce los tejidos vasculares antes descritos), es periódica en tallos y raíces. Bajo condiciones climáticas normales, el cambium de los árboles en zonas templadas permanece inactivo durante el invierno, en este periodo de latencia, las paredes celulares de las células cambiales iniciales se engrosan y el citoplasma se hace más denso; durante la primavera se retoma la actividad del cambium y las células se extienden radialmente por lo que son más largas, las paredes se adelgazan y aumentan su plasticidad (Flores-Vindas, 1999).

Es así como las coníferas presentan un ciclo anual conformado por una temporada de crecimiento y una de menor actividad o latencia (Bruce, 1980), de la cual resultan capas anuales de crecimiento que, en conjunto conforman los llamados anillos de crecimiento (Flores-Vindas, 1999). Los anillos anuales o estacionales de crecimiento, generalmente se pueden observar a simple vista en secciones transversales de tallos y raíces en los árboles caducifolios y de hoja perenne. En todo anillo de crecimiento se presentan dos tipos de madera (García *et al.*, 2003) debido a que, como ya se mencionó, los elementos traqueales cambian en características y de acuerdo a su periodo de formación se clasifican en madera de verano y madera de primavera: las traqueidas que se forman al inicio de la época de crecimiento (en primavera) reciben el nombre de madera temprana, son usualmente más largas, tienen paredes más delgadas y mayor diámetro; mientras que aquellas que se desarrollan en el verano reciben el nombre de madera tardía, son células cortas que poseen paredes celulares más gruesas y un diámetro radial menor (Flores-Vindas, 1999), generalmente su abundancia dentro de cada anillo de crecimiento también es menor comparado con la madera temprana. Los anillos de crecimiento generalmente siguen patrones de crecimiento; sin embargo, dicho crecimiento no siempre es constante, pues puede ser interrumpido por condiciones adversas, enfermedades o debido a otros agentes y se reanuda más tarde, cuando esto ocurre, puede aparecer una segunda capa de crecimiento en una misma temporada. Esta capa adicional se conoce con el nombre de anillo anual falso (Flores-Vindas, 1999).

La variabilidad de las condiciones ambientales durante la temporada de crecimiento puede afectar la actividad cambial y con esto las propiedades de los anillos de los árboles tanto en el número de células del xilema secundario producidas, como generando cambios en sus propiedades anatómicas (Carvalho *et al.*, 2015). El ancho de los anillos es otra variable dependiente de factores externos, en condiciones uniformes favorables presenta anillos en disposición concéntrica, pero existen muchos factores de naturaleza mecánica, química y fisiológica que pueden determinar un crecimiento excéntrico, que en algunas ocasiones es muy pronunciado, provocando que parte de las capas no se disponga completamente alrededor del eje (Flores-Vindas, 1999). Existe una gran cantidad de trabajos de investigación en los que se han descrito los cambios anatómicos registrados en el xilema secundario de diversas especies ante condiciones cambiantes (por mencionar alguno, se encuentra el realizado por Carvalho *et al.*, 2015), a partir de los cuales se ha sugerido que la capacidad de las plantas para crecer en ambientes espacial y temporalmente heterogéneos, mediante la modificación de la anatomía de su xilema secundario se asocia directamente con sus patrones de distribución y éxito de supervivencia (Doria *et al.*, 2010; Noshiro *et al.*, 2010; Mallníkova

et al., 2013. Scholz *et al.*, 2014; Jiménez-Noriega *et al.*, 2017, 2021), lo que tiene implicaciones en la historia evolutiva y adaptativa de las especies.

La importancia de analizar la anatomía del xilema secundario radica en la obtención de información que proporciona la madera acerca de las condiciones ambientales que controlan la actividad cambial y el desarrollo celular durante la temporada de crecimiento (Carvalho *et al.*, 2015). Diversos estudios indican que los parámetros celulares corresponden a las condiciones ambientales en el momento de su formación. Los árboles muestran afectaciones provocadas por los diferentes cambios extrínsecos como el clima, y la información registrada en el xilema secundario es importante para comprender el efecto del clima en la dinámica del crecimiento que exhibe el individuo a través de su madera (Carvalho *et al.*, 2015). Asimismo, se sabe que la heterogeneidad de la madera se ve reflejada en sus propiedades y es causa de algunas de sus características morfológicas (García *et al.*, 2003); incluso en la actividad de la región cambial, la heterogeneidad conduce a variaciones en la anatomía y la ultraestructura del xilema secundario, que en algunas ocasiones da origen a un tipo de madera conocida como *madera de reacción* (Ruelle, 2014). Este tipo especializado de xilema secundario (*madera de reacción*), se forma en gimnospermas como respuesta a una fuerza de compresión y es conocido con el nombre: *madera de compresión*, que se desarrolla sobre la parte inferior o de compresión existente en el tronco, raíz o rama (Flores-Vindas, 1999). El término *madera de reacción* se aplica a la madera cuyo crecimiento se ha producido bajo la acción de tensiones mecánicas y generalmente se genera en: árboles en laderas de grandes pendientes o en árboles sometidos a vientos constantes o variables (García *et al.*, 2003). Una característica común a estas maderas es que generan crecimiento excéntrico que, debido a la desigual fertilidad del suelo, la raíz presenta un crecimiento asimétrico que depende del impacto o grado de perturbación que tenga el organismo para que un hemisferio del tronco o raíz crezca más que el otra, pues el árbol tiende a equilibrar los nutrientes disponibles, buscando compensar en el lado más fértil, lo perdido en el otro (García *et al.*, 2003).

De igual forma, de acuerdo con las investigaciones realizadas por Cuny y colaboradores (2014), el diámetro de la traqueida se ve fuertemente afectado por la tasa de producción celular, dado que las tasas más altas de división celular se asocian con traqueidas más estrechas (Cuny *et al.*, 2014). Además, se sabe que la auxina juega un papel importante en la fase de agrandamiento, al ser el estímulo que inicia la reactivación cambial (Flores-Vindas, 1999) por lo que la concentración de auxina presenta un máximo en la zona cambial decreciendo hacia el xilema secundario en

diferenciación, donde alcanza un valor bajo y cercano a la transición entre las células de agrandamiento y engrosamiento de la pared celular. De este modo, la proporción de este gradiente determina el ancho de la zona de ampliación y establece el tiempo que las células pasan en esa fase: durante las más altas tasas de división celular, las células recién divididas empujan a las células anteriores fuera de la zona de agrandamiento hacia la zona de engrosamiento de la pared celular, disminuyendo así el tiempo que pasan las células en agrandamiento y, en consecuencia, reduciendo el diámetro del lumen (Cuny *et al.*, 2014). Esto sugiere que el diámetro del lumen no solo está determinado por la disponibilidad de agua en el suelo, sino también por la cantidad de tiempo que las células pasan en la zona de ampliación, que a su vez depende de la tasa de producción de células (Carvalho *et al.*, 2015); de este modo es posible corroborar y entender la respuesta observada en el caso de estudio aquí analizado.

2.6.2. Dendrogeomorfología

Como se ha mencionado en líneas anteriores, es conocido que muchas especies arbóreas y algunas arbustivas, en los climas templados de las latitudes medias, generan anualmente en sus troncos, ramas y raíces, una nueva capa externa de células en su tejido leñoso (xilema), que se denomina anillo de crecimiento y se dispone de forma aproximadamente concéntrica (en la mayoría de los casos) respecto al eje del órgano (tallo o raíz). Macroscópicamente los llamados anillos de crecimiento, por lo general se componen de dos multicapas: una de coloración más clara (madera temprana, formada en primavera o inicio del periodo vegetativo de cada año) y otra más oscura (madera tardía, generada en la parte intermedia y final del periodo vegetativo de cada año, verano u otoño). Debido a que esta diferencia de coloración se puede observar a simple vista, contabilizar el número de anillos de un tronco, rama o raíz para inferir su edad aproximada es una labor común en la dendrocronología (derivada de “*dendro*”: árbol; “*cronos*”: tiempo; y “*logos*”: tratado o estudio), disciplina encargada de realizar dichas dataciones, que además tiene múltiples aplicaciones en botánica, gestión forestal, arqueología, historia, entre otras (Díez-Herrero, 2015). La dendrocronología es una herramienta útil para entender la dinámica de fenómenos geológicos y geomorfológicos entre los que están: el análisis de la frecuencia y magnitud de caídas de rocas, la reconstrucción espaciotemporal de flujos de escombros y la determinación de edades aproximadas de nuevos relieves (Franco-Ramos *et al.*, 2018). Gracias a la dendrocronología es posible la datación de los anillos anuales de crecimiento, de los cuales es posible extraer, separar e interpretar

información registrada anatómicamente por los diferentes factores que han influido en su crecimiento (Gutiérrez, 2009).

La dendrogeomorfología es una subdisciplina derivada de la dendrocronología que se encarga de estudiar la interacción existente entre los procesos geomorfológicos (fenómenos que se llevan a cabo en un tiempo y espacio determinados, como caídas de roca, lahares, flujos de escombros, inundaciones, avalanchas de nieve, erosiones, entre otros) y los disturbios originados en árboles afectados. Otra forma de entender la base de este método es mediante la relación entre: proceso-evento-respuesta, donde el proceso representa a los fenómenos geomorfológicos que se llevan a cabo en un tiempo y espacio determinado como son caídas de roca, lahares, flujos de escombros, inundaciones, avalanchas de nieve, erosiones, entre otros; el evento es considerado cuando un árbol o rodal son afectados por algún proceso geomorfológico; la respuesta es el tipo e intensidad de disturbio sufrido por el árbol en sus anillos de crecimiento, que pueden ser cicatrices de impacto, bandas tangenciales de canales traumáticos de resina (CT), madera de reacción, supresión en crecimiento, realce en crecimiento, anillos excéntricos y tejidos callosos (Stoffel y Corona, 2014; Franco-Ramos *et al.*, 2018).

El relieve de la mayor parte del centro de México es geológicamente joven, con edad aproximada a partir del Cuaternario y se caracteriza por el predominio de sistemas montañosos de origen volcánico y una tectónica activa (Lugo-Hubp, 1990), lo que esta condición sugiere es que los procesos geomorfológicos ocurren con cierta periodicidad, sobre todo en áreas geomorfológicamente activas, con escasa vegetación e importantes cambios de uso de suelo, afectadas por fenómenos hidrometeorológicos como los huracanes provenientes del Océano Pacífico y Golfo de México (Franco-Ramos *et al.*, 2018).

Con ayuda de herramientas especializadas es posible detectar el momento preciso en que las raíces, -que en condiciones adecuadas debe permanecer en contacto directo con el suelo para la obtención de agua, nutrientes y el anclaje necesario para sobrevivir- han quedado expuestas por el fenómeno de erosión (presentando visibles alteraciones). Esta información es utilizada en la reconstrucción de fenómenos geomorfológicos, así como en la posible prevención de estos (Franco-Ramos *et al.*, 2021).

En México, las investigaciones dendrocronológicas han sido enfocadas al estudio de especies de coníferas de bosques templados de gran altitud y bosques ribereños (Gutiérrez-García *et al.*, 2020)

o ambientes tropicales que, de acuerdo con Franco-Ramos y colaboradores (2018), dichos estudios han demostrado que en su mayoría las especies estudiadas forman anillos de crecimiento anuales bien definidos que incluso pueden llegar a alcanzar edades de varios siglos y esta característica las hace ideales para estudios paleoambientales, así como para reconstruir procesos morfodinámicos o para determinar periodos de estabilización-desestabilización geomorfológica en laderas y barrancos (Franco-Ramos *et al.*, 2018). Por lo antes mencionado, esta disciplina podría proporcionar datos importantes que ayuden a conocer y prevenir fenómenos geomorfológicos, así como su nivel de intensidad. Algunos de los trabajos pioneros dentro de este campo de la dendrogeomorfología, han sido realizados en terrenos volcánicos del centro del país por autores como Bollschweiler *et al.* (2010), Stoffel *et al.* (2011) y Franco-Ramos *et al.* (2013, 2016a, b, 2017a, b).

2.6.3. Erosión, cárcavas y sus implicaciones

De acuerdo con Tarbuck y Lutgens (2005), la erosión consiste en una pérdida gradual de los materiales que conforman el suelo y se genera cuando las partículas son arrastradas (luego de ser disgregadas y arrancadas de los agregados y terrones que van quedando en la superficie). Los procesos de erosión pueden ser representados como el resultado de un balance entre las fuerzas erosivas asociadas a la energía cinética de la precipitación y de la escorrentía contra la resistencia que el suelo opone al desprendimiento y arrastre de partículas. La erosión del suelo es un fenómeno natural que se puede presentar en cualquier ambiente (aunque en diferentes intensidades), por lo que los suelos se encuentran constantemente sujetos al proceso. Sin embargo, factores como el clima, la pendiente, el tipo de vegetación, la actividad geológica e incluso la actividad humana, pueden acelerar o retardar el proceso (De Luna *et al.*, 2004). Así, en condiciones naturales, el proceso erosivo se caracteriza por ser relativamente lento e intermitente, pero también recurrente a lo largo de sucesivos años; la degradación del suelo generada por agentes erosivos naturales se considera como progresiva e irreversible debido a que la masa perdida del suelo suele ser irrecuperable y el tiempo para que se forme nuevamente una capa de suelo es extremadamente largo (Morgan, 1997).

Existen varios tipos de erosión y a partir de la forma en que tiene lugar cada una, es posible distinguir diferentes procesos (Paz y Vidal, 2004); de los cuales se conocen tres tipos principales de degradación del suelo: erosión hídrica, erosión eólica y degradación química (Bolaños *et al.*, 2016). La erosión acelerada o inducida por factores antropogénicos es la forma de degradación del suelo más importante a escala mundial ya que se trata de un proceso físico del que resulta una

disminución de la capacidad de enraizamiento efectivo que con frecuencia trae como consecuencia la leptosolización del suelo, la eutrofización del agua y la emisión de gases de efecto invernadero que tiene graves repercusiones en el cambio climático. Algunas de las consecuencias de la pérdida de suelo son: una reducción en la productividad, una mala calidad de las cosechas, un menor ingreso agrícola, impactos adversos en el medio ambiente y en general, para la humanidad continuar ignorando estos fenómenos podría implicar un futuro siniestro (Tarbuck y Lutgens, 2005).

En este mismo sentido, de manera más específica, se pueden distinguir diferentes procesos erosivos como son: erosión por salpicadura, erosión laminar y erosión por surcos, cárcavas y barrancos (Paz y Vidal, 2004). Por otro lado, dentro de la erosión hídrica, se dan dos tipos de erosión más: la laminar (gradual) y la concentrada, que deriva en la formación de cárcavas. De acuerdo con Poesen y colaboradores (2003), las cárcavas -definidas como una forma de relieve originada por procesos fluviales donde el agua está presente en canales angostos por un corto tiempo, aunque frecuentemente con la intensidad suficiente para remover suelo y/o sedimento de un área estrecha a profundidades considerables-, son un fenómeno que se ha vuelto persistente debido a la desinformación, que incluso han ocasionado ya importantes daños, pues tienden a agrandarse, aumentando la erosión y los desmoronamientos de tierra. Se sabe que generalmente las cárcavas se forman debido a actividades antropogénicas y factores físicos propios del terreno (Bocco, 1991); sin embargo, el desencadenante más importante de la erosión en cárcavas es la cantidad, la estacionalidad y la intensidad de las lluvias (Franco-Ramos *et al.*, 2021).

Aunado a lo anterior, a pesar de que recientemente en la literatura se han presentado distintos modelos que facilitan el estudio de procesos de aparición de cárcavas (Gómez *et al.*, 2011), así como de estimación de la pérdida de suelo por erosión (Rivera *et al.*, s/f), por la dificultad para investigarlas y predecirlas, no se cuenta con información suficiente, lo cual genera que el proceso de degradación avance aceleradamente afectando cuerpos de agua y en general, la pérdida en la cubierta del suelo. Por lo anterior, las cárcavas han sido causa de grandes perturbaciones en áreas naturales y resulta de suma importancia estudiar fenómenos de esta naturaleza para comprender las implicaciones del proceso erosivo y proponer medidas que ayuden en su control (Bravo-Espinosa, 2010).

Un sitio caracterizado por su vulcanismo reciente, Plioceno-Cuaternario y con particular interés en el estudio de fenómenos geológicos como las cárcavas y los procesos de erosión es el volcán Parícutín, ubicado en el Cinturón Volcánico Transmexicano del centro-oeste de Michoacán

(Sheppard *et al.*, 2008). Los primeros trabajos realizados cerca del vértice del Volcán Parícutín utilizaron árboles relativamente jóvenes pertenecientes a tres especies de pinos (Eggler, 1967); además, recientemente se han efectuado diversos estudios entorno a la dendrocronología y en específico a la dendrogeomorfología. Por mencionar alguno, Biondi y colaboradores (2002), afirman que los registros obtenidos de sus investigaciones proporcionan diferentes tipos de evidencia del impacto de la actividad volcánica en los ecosistemas forestales.

3. Justificación y planteamiento del problema

El estudio del mecanismo de la plasticidad fenotípica es un primer paso en el entendimiento de la evolución de las especies, dado que cuando un organismo se enfrenta a condiciones cambiantes, da origen a un proceso de adaptación en el que modifica sus estructuras para sobrevivir. Por lo anterior, entender este mecanismo podría ayudar a dilucidar la aparición de innovaciones fenotípicas. Los organismos que permiten cuantificar y observar más fácilmente este proceso, por lo general, son las plantas, por lo que en este trabajo de tesis se propuso demostrar la plasticidad fenotípica que las raíces de individuos de la especie *Pinus pseudostrobus* presentan al quedar expuestas a erosión por cárcavas en un sitio del Parícutín en Michoacán, México.

En el presente trabajo de investigación se pretende abordar la problemática a nivel anatómico-morfológico presente en raíces de *Pinus pseudostrobus* expuestas a erosión, esto debido a que, como mencionan Fonti y colaboradores (2010), las características propias de la madera que conforman las raíces mantienen una estrecha relación con las condiciones ambientales. En este sentido, se entiende la variación en las características anatómicas de la madera como resultado de soluciones estructurales adaptativas que han sido adquiridas por el árbol para lograr un adecuado equilibrio entre las necesidades competitivas de transformación, almacenamiento, transporte y sostén en condiciones ambientales cambiantes y ante restricciones filogenéticas (Chave *et al.*, 2009). Es así como su estudio puede proporcionar información novedosa de gran importancia ecológica para elaborar propuestas de conservación; además es posible aportar evidencia sobre el impacto que genera la plasticidad como agencia de cambio. Asimismo, la cuantificación de cambios anatómicos en raíces resulta un buen modelo para medir los efectos que ejerce la plasticidad sobre estos organismos. Con base en lo expuesto, en el presente trabajo se plantearon las siguientes preguntas de investigación y sus respectivas variables dependientes e independientes:

- ¿Cómo actúa la plasticidad en las traqueidas de raíces en *Pinus pseudostrobus* ante condiciones de erosión?
- ¿Se podrán observar y cuantificar cambios a nivel anatómico-morfológico en las raíces de *Pinus pseudostrobus*?

Variables dependientes: Forma de la raíz y diámetro de células que las conforma (traqueidas).

Variables independientes: procesos de erosión en cárcava.

4. Hipótesis

Dado que la plasticidad fenotípica es una capacidad de respuesta morfológico-anatómica que presentan los organismos ante condiciones ambientales variantes, entonces al analizar cortes transversales en raíces de individuos de *Pinus pseudostrobus* Lindl. bajo condiciones ambientales cambiantes, y específicamente en ambientes erosionados (cárcavas), se podrán observar cambios estructurales que serán indicadores del mecanismo de plasticidad.

5. Objetivos

5.1. General

Conocer los cambios generados en células del xilema secundario (traqueidas) tras comparar el comportamiento de raíces seccionadas de *Pinus pseudostrobus*, tanto expuestas a erosión como cubiertas, con la finalidad de demostrar la influencia del ambiente en los organismos, asimismo el mecanismo de respuesta que origina dichas modificaciones.

5.2. Particulares

- Medir traqueidas longitudinalmente y registrar fotográficamente los cambios observados en el xilema secundario de las raíces estudiadas.
- Comparar cualitativa y cuantitativamente las traqueidas en las raíces asociadas a su posición con respecto a su exposición por erosión.
- Determinar si se presentan variaciones en el tamaño de las células y analizar si estas se pueden atribuir a la plasticidad fenotípica.

6. Método

6.1. Zona de estudio

El Parícutín es uno de los volcanes más jóvenes del Campo Volcánico Michoacán-Guanajuato (CVMG), se ubica en el centro-occidente del estado de Michoacán a los 19° 30' Norte y 102° 15' Oeste, a 25 km al noroeste de la ciudad de Uruapan en el estado de Michoacán. Esta cadena montañosa atraviesa la parte central del Cinturón Volcánico Transmexicano (CVTM) o Faja Neovolcánica Transmexicana, formada por la convergencia oblicua de las placas de Cocos y Norte América (Demant, 1978) misma que alberga más de 1,200 volcanes monogenéticos, es decir, volcanes que están activos durante un corto periodo de tiempo que puede durar desde unos meses hasta 20 años (Gómez-Vasconcelos, 2018). Su formación tuvo origen en una erupción histórica con duración de nueve años (1943-1952), que para los habitantes de San Juan Parangaricutiro y Parícutín, representó una tragedia, y es que si bien debería de existir una cultura de educación ante los riesgos que provoca vivir en zonas volcánicas, también existen diversos beneficios que ostentan los volcanes, entre los cuales están la extracción de minerales y de material para la construcción, obtención de agua, fertilización del suelo, regulación del clima, embellecimiento del paisaje, etc. El sitio en el que se encuentra la cárcava estudiada en este trabajo se ubica entre los 2,630 y 2,654 m y a 0,8 km al noroeste del cono de Parícutín primario, en las laderas exteriores de un cono de ceniza más antiguo, conocido como Cerro Cebo, de 112 m de altura y con una pendiente media de 32° (Franco-Ramos *et al.*, 2021) (Figura 3).

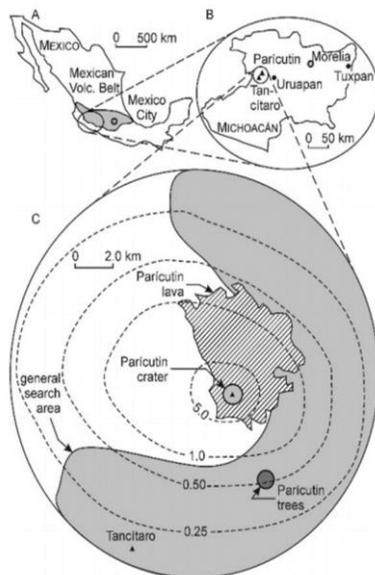


Figura 3. Mapa de la República Mexicana (A) en donde se muestra el Cinturón Volcánico Transmexicano, tomada de Sheppard *et al.*, 2018; (B) mapa de Michoacán y (C) mapa en el que se muestran las zonas de interés cercanas al cráter del Parícutín (tomado de Segerstrom 1950).

En general la topografía es accidentada, con pendientes que fluctúan entre 5% y 80%. Al ser una zona sujeta a la actividad volcánica, edafológicamente predominan basaltos y andesitas (Larrea *et al.*, 2019) en la mayor parte del reciente territorio (190 km²). Asimismo, los suelos se han desarrollado a partir de cenizas resultantes de las erupciones volcánicas, al menos 30% de los terrenos se encuentran cubiertos por espesores variables de cenizas del volcán Parícutín (Bocco *et al.*, 1998).

La vegetación predominante en la zona corresponde a los bosques templados, que presentan una estructura heterogénea, como posible resultado de la reciente formación del volcán y de la actividad geológica en general. Actualmente, la mayoría de las laderas del volcán Parícutín están parcialmente cubiertas de vegetación gracias a la recolonización post-eruptiva de pinos (de los cuales algunos ya han alcanzado la madurez) en los nuevos accidentes geográficos (Franco-Ramos *et al.*, 2021); de este modo predominan los bosques de pino-encino (entre 2,000 y 2,700 m) y pino-abeto (en altitudes superiores a 2,700 m), así como sus respectivas asociaciones (con cultivos estacionales, plantas perennes y otros pastizales) (Siebe *et al.*, 2003). Entre el componente arbóreo de estos bosques destacan: *Pinus michoacana* Lindl., *P. montezumae* Lamb., *P. douglassiana* Martínez, *P. leiophylla* Schl., *P. pseudostrobus*, *Quercus laurina* Bonpl., *Q. rugosa* Neé, *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. y Cham. y *Alnus jorullensis* Kunth. Los arbustos y hierbas abundan en zonas deforestadas y en menor grado se presentan en los bosques de pino-encino. Asimismo, los pastizales comúnmente se integran de especies como *Aristida* sp., *Andropogon* sp., *Muhlenbergia* sp., *Stipa* sp., aunque estos no constituyen un estrato uniforme de manera natural (Saucedo y Acosta 1987; Velázquez *et al.*, 2003). Tras diversos estudios, se sabe que las especies de coníferas mencionadas tienen cierto potencial dendrocronológico, ya que son especies sensibles al clima y a los efectos climáticos de las erupciones volcánicas (Eggler, 1967; Sheppard *et al.*, 2008; Franco-Ramos *et al.*, 2021).

De acuerdo con Franco-Ramos y coautores (2021), aunque no se han analizado específicamente las raíces, en el área de estudio se han realizado diversas investigaciones que confirman la capacidad de las coníferas para el análisis de anillos de árboles, esto en especies como *Pinus leiophylla*, *Pinus pseudostrobus* y *Abies religiosa* (Eggler, 1967; Huante *et al.*, 1991; Sheppard *et al.*, 2008).

Por otro lado, el clima de la zona es templado húmedo o subtropical húmedo con episodios de lluvia intensa en verano (Franco-Ramos *et al.*, 2021). El promedio anual en la precipitación se estima en alrededor de 1,200 hasta 2,000 mm, concentrada entre mayo y octubre, y al igual que la temperatura, se registran variaciones dentro del territorio comunal (Velázquez *et al.*, 2003). Como se ha mencionado antes, es una zona sujeta a la actividad volcánica, por lo que los suelos se han desarrollado a partir de cenizas resultantes de las erupciones volcánicas y de acuerdo con Siebe y colaboradores (2003) predominan los leptosoles, regosoles y andosoles o fluvisoles.

6.2. Trabajo de gabinete

Para conocer las características del área de estudio se utilizaron herramientas cartográficas y de imágenes satelitales de *Google Earth* (Mapas A1 y A2 del anexo). Asimismo, para establecer la pendiente en la que se localizan los individuos arbóreos estudiados (ver Cuadro 2), se obtuvo una imagen ráster con los datos de inclinación del terreno, mediante un modelo de elevación digital con resolución de 15 m en un sistema de coordenadas UTM WG84, obtenido a partir de la página electrónica <https://www.inegi.org.mx> del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI).

Cuadro 2. Pendientes en porcentaje de los sitios estudiados, obtenidas a partir de un modelo de elevación digital de la página electrónica del INEGI.

Individuo	Pendiente en porcentaje	Individuo	Pendiente en porcentaje
PG1R4	33.5	PG2R13	65.2
PG2R11	65.2	PG2R25	65.2
PG2R12	65.2	PG2R28	63.4

6.3. Trabajo de campo

El trabajo de recolecta se realizó en enero de 2019, en dos sitios dentro de un perímetro de 500 metros de proximidad con la zona del volcán el Parícutín en Michoacán, a una altitud de entre 2,630 y 2,654 m s.n.m. Se muestrearon 41 secciones transversales de seis raíces (que al ser seccionadas dan un total de 95 muestras), por medio de un muestreo dirigido en donde se buscaron cárcavas, de las cuales se seleccionó la de mejor potencial y disponibilidad de raíces con evidentes anomalías. Las raíces de los individuos de *Pinus pseudostrabus* estudiadas se hallaban dentro del terreno erosionado (cárcava), mostrando tanto secciones enterradas como perturbadas o expuestas a

erosión (distinguibles por ser raíces visiblemente no concéntricas ni rectas de manera uniforme). Al localizar árboles con las características antes descritas, se cortaron las muestras en diferentes secciones de las raíces, utilizando un serrucho de mano (3 cm de grosor) para su colecta. Las raíces fueron cortadas en diferentes secciones a lo largo de una misma cárcava por sitio (dos cárcavas en total), por lo que fue posible diferenciar los distintos rangos de erosión entre cada sección de una misma raíz; por lo tanto, las secciones a los extremos corresponden a las partes más cercanas al suelo, mientras que las muestras intermedias representan las raíces con mayor exposición dentro de la cárcava como se muestra en la Figura 4, estas últimas fueron tomadas a una distancia de al menos 1 metro de los tallos. Cada raíz fue etiquetada por medio de una clave (R1, R2, R3... Rn) y en función del número de secciones que tuviera cada una, se le asignó una letra en orden alfabético (R1A, R1B...R1n).

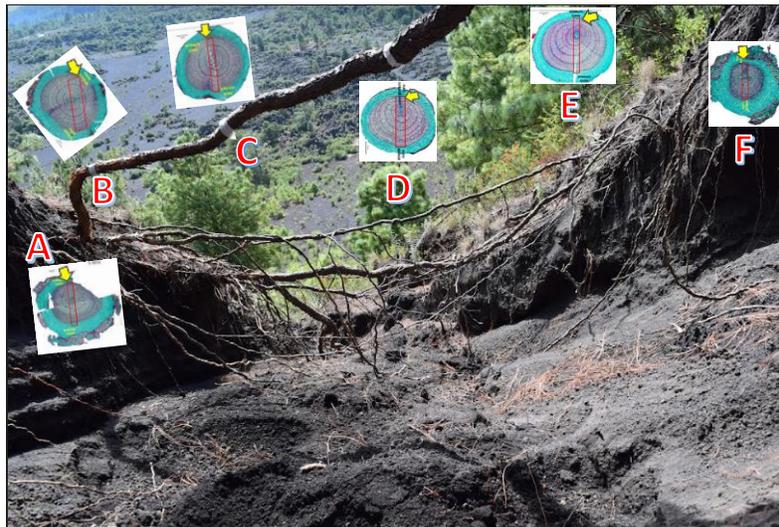


Figura 4. Fotografía de una cárcava estudiada, en donde se representa la técnica de colecta empleada. Además, se incluyeron los diferentes cortes transversales (raíz 4) a lo largo de la raíz, en donde cada sección muestra el fenómeno de compresión y excentricidad (modificada de Franco-Ramos *et al.*, 2021).

En cada punto de muestreo, posicionado geográficamente con GPS, de donde se obtuvieron cortes a las raíces, se describieron las características generales de la zona (con respaldo fotográfico en el anexo de la presente tesis), registrando las particularidades más relevantes de las cárcavas, así como sus perfiles geomorfológicos con base en Franco-Ramos *et al.* (2021).

En el trabajo de campo se observó que la vegetación predominante del sitio de estudio se encuentra constituida por herbáceas y coníferas de diferentes especies, *Abies religiosa*, *Pinus*

devoniana Lindley., *P. pseudostrobus*, *P. michoacana*, *P. montezumae* y *Quercus rugosa*, entre otras (ver fotografías 3 y 4 del anexo).

6.4. Trabajo de laboratorio y análisis cuantitativo

Las muestras se fijaron en FAA (formaldehído 37-40%, ácido acético, alcohol 96%, agua) durante 72 horas y antes de pasarlos a GAA (glicerina, alcohol 96% y agua 1:1:1) se enjuagaron para posteriormente seleccionar las muestras que fueron cortadas en un micrótopo de deslizamiento (Leica 2000R) obteniendo cortes transversales de 20 a 25 µm de espesor. Los cortes se colocaron en desengrasante comercial en una solución al 40% durante una hora y se lavaron con tres cambios de agua durante cinco minutos cada uno; dichas muestras se dividieron en aclaradas (pasando de tres a cinco minutos en una solución comercial de cloro al 50% y después se les retiró el cloro mediante tres enjuagues de agua cinco minutos cada uno) y no aclaradas. Tanto en aclarados como no aclarados se comenzó la deshidratación en alcoholes gradualmente diluidos (50%, 70% y 96%). Enseguida se inició el proceso de tinción poniendo los cortes en safranina por una hora para luego retirarla con enjuagues de alcohol, primero al 96% y luego al 100% retirando la mitad del volumen de alcohol y colocando gotas de verde rápido (Johansen, 1940), mezclando unos segundos para continuar con dos cambios de alcohol 100%. Finalmente, las muestras se colocaron en xilol al menos por 15 o 20 min, y posteriormente se montaron en resina sintética y se dejaron secar un par de semanas para después proceder con la limpieza de las laminillas obtenidas.

Para su documentación, las muestras se fotografiaron en un microscopio AXIO, Zoom.V16 conectado a una AxioCam MRc5 (Zeiss) en el programa ZEN 2012, dado que este equipo permite obtener fotografías multifocales. Dichas fotografías fueron orientadas para determinar la parte superior e inferior de las raíces a lo largo de la cárcava en cada una de las muestras y se inició la medición de caracteres anatómicos en el programa de análisis Image Pro-Plus 7.1 (Media Cybernetics), acoplado a un microscopio Olympus BX51 (Olympus Inc.) y una cámara digital Infinity I. se midió el diámetro radial del lumen en las traqueidas de madera temprana y tardía. Simultáneamente se realizó una datación mediante el conteo visual de los anillos de crecimiento en cada raíz, esto para ubicar cronológicamente las fechas de cada medición realizada; dicha datación se llevó a cabo debido a que el período cubierto por el registro de anillos en las raíces es corto y fue de esta manera que se determinó la presencia de falsos anillos, así como la detección de anomalías de crecimiento por perturbación. Sin embargo, como mencionan Rubiales y colaboradores (2008), el método de conteo visual utilizado no implica exactitud, pues es posible que exista un cierto grado

de incertidumbre en la datación, debido a la posibilidad de que falten anillos o que estos sean falsos. Asimismo, para evaluar la excentricidad se utilizó el método visual en el cual a partir de la elongación morfológica en la circunferencia de las raíces y del desplazamiento de la región central de éstas, se generó una deformación de tipo alargamiento en las raíces.

6.5. Análisis estadístico

Se obtuvieron los valores de la estadística descriptiva (tendencia central y de dispersión), y en los casos en donde no se obtuvo un comportamiento normal, se transformaron para realizar análisis de varianza. Lo anterior para evaluar si existen diferencias entre posiciones, entre ubicación y entre anillos, así como la interacción entre ellas. Los análisis se hicieron con el paquete estadístico SAS versión 9.1 (SAS Institute, Cary, NC). El método empleado en esa investigación se sintetiza en la Figura 5.

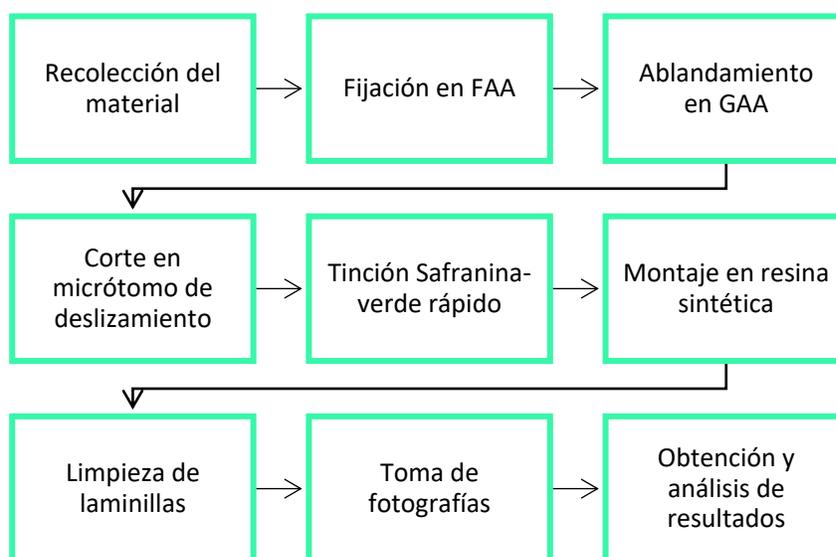


Figura 5. Diagrama de los pasos seguidos en el método. (FAA: formaldehído 37-40%, ácido acético, alcohol 96%, agua; GAA: glicerina, alcohol 96% y agua).

7. Resultados

Como parte de las modificaciones desarrolladas por las raíces, la excentricidad resulta la más destacable debido a su visibilidad, misma que es distinguible principalmente por presentar una forma alargada u ovalada, comparada con la circularidad propia de las raíces concéntricas o sanas.

En raíces concéntricas se observan líneas continuas de células (traqueidas) que conservan un mismo patrón de crecimiento (en número, tamaño y forma) a lo largo de la circunferencia de las raíces (Figura 6A). Sin embargo, el patrón de crecimiento es irregular en las raíces excéntricas (Figura 6B). Del mismo modo, el tamaño y forma de las traqueidas se mantiene homogéneo en cada periodo de formación de madera: madera temprana y madera tardía, pues desarrollan un lumen y grosor de pared celular que varía de acuerdo con su posición en el anillo y permite diferenciar completamente el tipo de madera, así como el inicio y fin de cada anillo de crecimiento. Asimismo, macroscópicamente es cuantificable el número de anillos presentes en el xilema secundario, no existen falsos anillos de crecimiento ni madera de reacción en las raíces concéntricas circulares, contrario a lo que se presenta en raíces excéntricas. Aunado a lo antes descrito, la distribución de los anillos de crecimiento alrededor de la parte central de la raíz descentralizada genera una desproporción en el acomodo de dichos anillos, es decir, se produce una desproporción de anillos de crecimiento entre el lado superior y el lado inferior de la raíz en la cárcava.

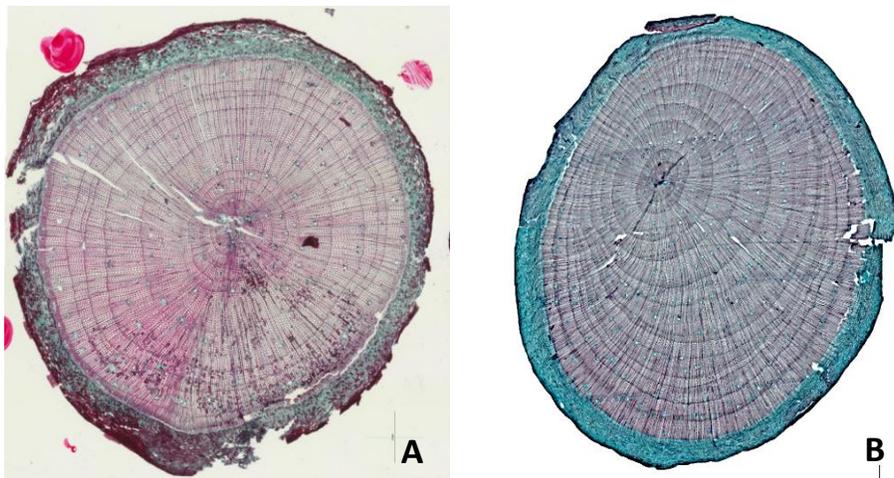


Figura 6. Ejemplo de comparación de dos secciones transversales de raíz pertenecientes a *Pinus Pseudostrobus*. A) Se observa una raíz (R-25) con poca perturbación que conserva su morfología circular por lo cual no presenta excentricidad visible. B) Raíz R-13 con un importante grado de excentricidad en la región central, así como un alargamiento en la circunferencia de la raíz, misma que incluso exhibe apariencia de “perdida” de anillos de crecimiento en la región superior izquierda, así como aparición de falsos anillos en la contraparte inferior, además hay presencia de madera de reacción.

En las seis raíces analizadas, se observó que todas muestran excentricidad en distintos grados (en xilema y floema). Por ejemplo, la raíz R-25 presentó una menor afectación al conservar la circularidad característica de este órgano vegetal (Figura 7). Sin embargo, existen zonas de compresión de madera y falsos anillos; por otro lado, las raíces R-4 (Figura 8) y R-13 (Figura 9) exhibieron una mayor excentricidad que alargó la morfología de la raíz más afectada, incluso en los

anillos de crecimiento se observa una evidente inclinación que genera compactación de células y en la mayoría de los casos madera de compresión.

En la figura 8 y particularmente en los cortes G y H de la raíz cuatro (R-4) que representan zonas medias o centrales de la raíz, se observa una indudable pérdida de concentricidad (como sucede en la mayoría de los casos estudiados), por lo que es posible apuntar que el grado de excentricidad está directamente relacionado a la proximidad del disturbio, es decir, los cortes de las raíces más cercanas a los extremos de la cárcava mostraron menor excentricidad, mientras que, por el contrario, en raíces con mayor tiempo de exposición a erosión (al centro de la cárcava) se observó más marcado el fenómeno de excentricidad. De esta manera, la cantidad de floema también se ve alterada en relación con la posición que ocupa la raíz a lo largo de la cárcava, y el nivel de daño o perturbación provocado, como ejemplo de esto en la figura 10 (R-4) se observa un importante crecimiento de floema que, comparado con los cortes intermedios de la misma raíz, sugiere una disminución de dicho tejido en proporción al grado de perturbación.

A nivel anatómico, en diversos cortes se observaron secciones de raíces conformadas por madera de compresión con pérdida total o parcial de lumen en traqueidas: tanto en la raíz R-4 (Figura 11) como en la raíz R-28 (Figura 12), es posible destacar dicha madera de reacción, generada en respuesta a la presión y tensión mecánica que ocasiona el colapso de las células y la desaparición de los anillos de crecimiento que las contienen. Asimismo, debido a la disminución en la cantidad de agua disponible, aumenta la tasa de división celular, aunque simultáneamente produciendo traqueidas de menor tamaño (con un diámetro de lumen reducido y paredes con mayor grosor), de manera que podemos señalar una correlación entre la xilogénesis y la división celular, formada generalmente en madera temprana. Como resultado de lo antes descrito, en algunos casos se dificulta o incluso se pierde visualmente la diferenciación entre traqueidas de madera temprana y tardía, tal es el caso de la raíz R-28C (Figura 13B) cuyas paredes celulares se muestran modificadas principalmente en traqueidas de madera temprana que presentaron respuesta a la erosión engrosando sus paredes, semejando el grosor característico de las células de madera tardía, o incluso en falsos anillos, tal como se muestra en la figura 14; asimismo, en madera de compresión el grosor también aumenta considerablemente (Figuras 11 y 12). En R-28C (Figura 15B), se desarrollaron filas de traqueidas con apariencia de madera tardía que a su vez crean falsos anillos de crecimiento como ocurre en las raíces R-4 y R-13 que se muestran en la figura 14.

Por otra parte, al comparar la parte superior contra la inferior de las raíces, se observa que la cantidad y el tamaño de las filas de traqueidas también se modificó tras la perturbación ambiental, por lo que se puede apuntar que, los anillos de crecimiento suelen ser más anchos en los extremos cercanos a cambium vascular en la cara inferior de cada raíz, contrario a la parte central de la raíz de la parte superior de dicha raíz. Lo anterior se ve reflejado en la raíz 11 (Figura 16), al observarse una modificación en la continuidad de los anillos de crecimiento sumamente contrastante en la región superior contra la región inferior que presenta mayor cantidad de filas de traqueidas.

La presencia de traqueidas con un lumen reducido dificulta la diferenciación entre la madera formada a inicios de primavera y la madera tardía formada en verano, esto en muchas ocasiones lleva a la aparición de falsos anillos de crecimiento (Figuras 14 y 15), o incluso a la pérdida de anillos de crecimiento visibles en R-12 (Figura 17A). También fue posible observar que el fenómeno de excentricidad en los anillos de crecimiento aumenta en medida del tiempo que las raíces se encuentran expuestas, es decir, a mayor tiempo de exposición, mayor es el grado de excentricidad y del mismo modo, mayor tamaño en el diámetro de las raíces. Particularmente en la figura 18 se muestran los drásticos cambios a lo largo de la ontogenia de la raíz R-28; las diversas modificaciones que presenta son indicadoras de respuestas adquiridas por las perturbaciones ambientales.

7.1. Resultado cualitativo: Descripción macroscópica (morfológica) y microscópica (anatómica)

A continuación, se describen en detalle fotografías de secciones transversales a lo largo de las seis raíces estudiadas de *Pinus pseudostrobus*. En la raíz R25 (Figura 7), se observa un menor grado de perturbación dentro de las tres secciones analizadas, pues estas presentan mayor concentricidad (particularmente las muestras de los extremos). Sin embargo, se distinguen algunas discontinuidades en el patrón de formación que llevan los anillos de crecimiento en los últimos años; así como un aumento en la cantidad de floema en las mismas zonas (flechas amarillas). Además, se muestran falsos anillos de crecimiento (indicados con flechas en color negro en la misma Figura 7).

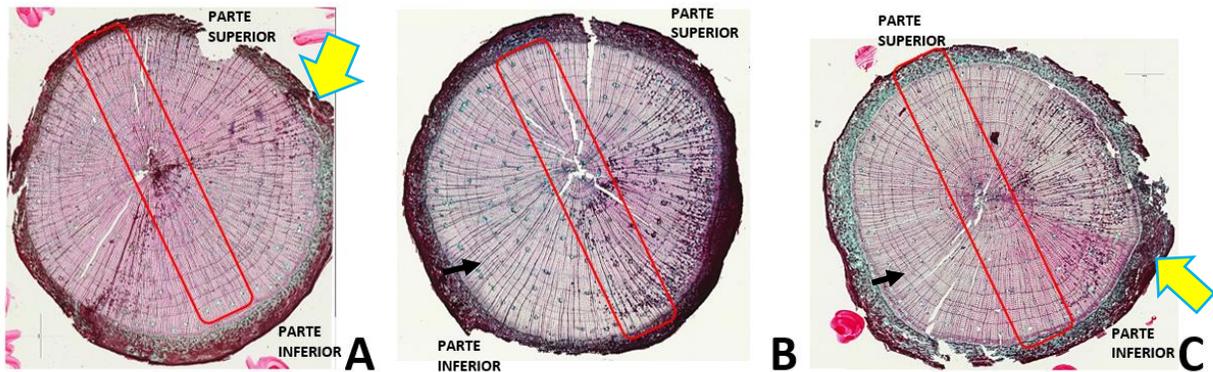


Figura 7. Cortes transversales de raíz 25 (R-25). A) se aprecia un ligero alargamiento externo a nivel morfológico en la raíz, así como un incremento en la cantidad de falsos anillos de crecimiento que genera la apariencia de estiramiento radial. B) hay excentricidad anatómica, y madera de compresión de anillos de crecimiento. C) Se retoma la concentricidad anatómica, aparecen falsos anillos de crecimiento y de madera de compresión. En A) y C) se observa un crecimiento anormal de floema marcados con flechas color amarillo; además, se muestran falsos anillos de crecimiento indicados con flechas en color negro.

En la figura 8, A y H son las secciones ubicadas en los extremos de la cárcava (enterradas), mientras que las muestras intermedias (B-Gb) se encuentran expuestas a erosión. El cambio en el grosor del floema se vuelve más evidente también en los extremos, además los anillos de crecimiento son mayormente anchos en zonas externas que, en la parte central de la raíz, en la región expuesta. En A) se observa una raíz de circunferencia bien definida externamente, con xilema excéntrico y abundante floema y córtex. Asimismo, en B) comienza la elongación a lo largo del diámetro de la raíz, además aparece madera de compresión y acumulación de anillos en la parte inferior (señalada en amarillo). En la muestra C) continua el alargamiento de la raíz, así como la madera de compresión indicada con elipses en color amarillo. En D) y E) se pierde la circunferencia y se observa una forma elíptica que da origen a falsos anillos, incluso se puede señalar una compactación de anillos de crecimiento en el costado inferior izquierdo de las muestras, en los últimos años registrados; F) la excentricidad se presenta a nivel anatómico y morfológico, es el momento de mayor perturbación, continua la acumulación de anillos de crecimiento a partir del año 2017 al 2019, mientras que en G) dicha acumulación desaparece, pero mantiene esa morfología anatómica anormal con compresión de madera en la parte superior de la raíz; en H) nuevamente aumenta la cantidad de floema y por el contrario, el xilema disminuye su tamaño, aunque la excentricidad continua tanto en la región central (xilema) como en floema y córtex.

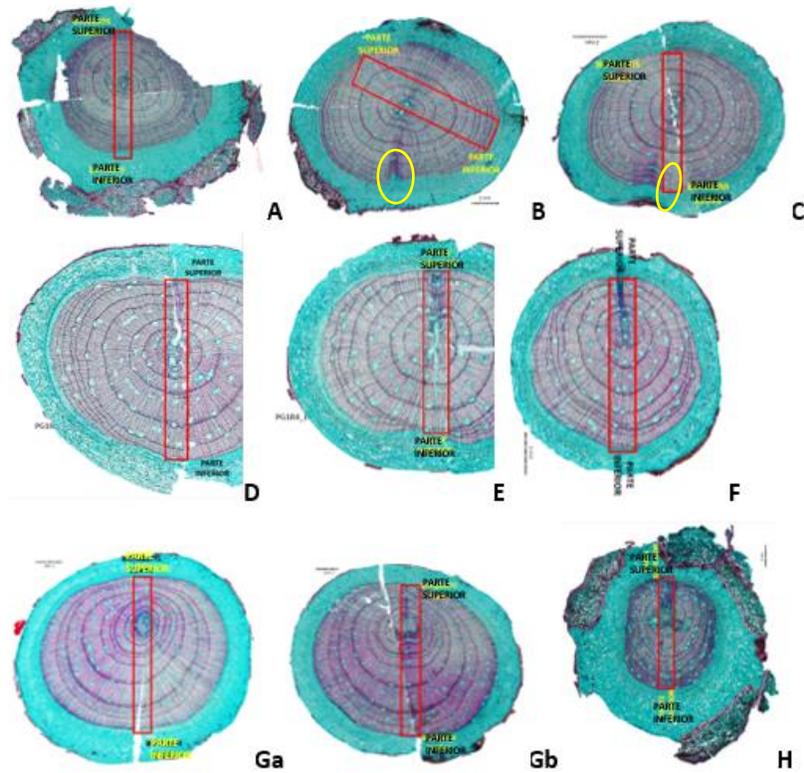


Figura 8. Cortes transversales de las muestras de la raíz 4 (R-4) de *P. pseudostrabus*, se observan los cambios morfológicos y anatómicos desarrollados por las diferentes secciones a lo largo de una misma raíz (de A-H). En rectángulos rojos se indica la orientación de las regiones estudiadas y en elipses color amarillo se señala la madera de compresión

Como se puede observar en la figura 9, las secciones intermedias de R13 (letras D a K) presentan un importante grado de excentricidad, mientras que en los cortes en los lados extremos (A, B, C, así como L, M, N) se aprecia una mayor circularidad en cuanto al patrón de formación de los anillos de crecimiento; sin embargo, la forma en la madera de las raíces es más alargada a partir del corte en la letra G, hasta la N. Asimismo, es destacable la formación de falsos anillos en los cortes intermedios (de las letras D a la H), así como los cambios en el ancho de los anillos a lo largo de la raíz. En A) se observa una excentricidad anatómica, así como una desproporción en la morfología externa; mientras que en B) se aprecia un alargamiento en la circunferencia, además de un amplio anillo de crecimiento en el año 2017 en comparación con A. En C) se reduce la cantidad de anillos de crecimiento y regresa la forma concéntrica. Por otro lado, en D) se muestra una ligera irregularidad en el acomodo de los anillos de crecimiento además de una gran cantidad de anillos de crecimiento. En E) y F) se mantiene constante la morfología circular y la cantidad de anillos de crecimiento; en G) ocurre un alargamiento y nuevamente una desproporción que genera madera de reacción y compresión de anillos; por otro lado, en H e I) se da un cambio anatómico en donde se muestra

irregularidad en la concetricidad adquirida, además de una considerable cantidad de anillos de crecimiento que incluye falsos anillos. En J) y K) continua esta última morfología, pero ahora con una menor cantidad de anillos de crecimiento en donde también aumentan las filas de traqueidas contenidas en cada uno. L), M) y N) Regresa la concetricidad anatómica en la parte central de la raíz, aunque el alargamiento externo (morfológico) continua y paulatinamente se genera un aumento en el número de anillos de crecimiento.

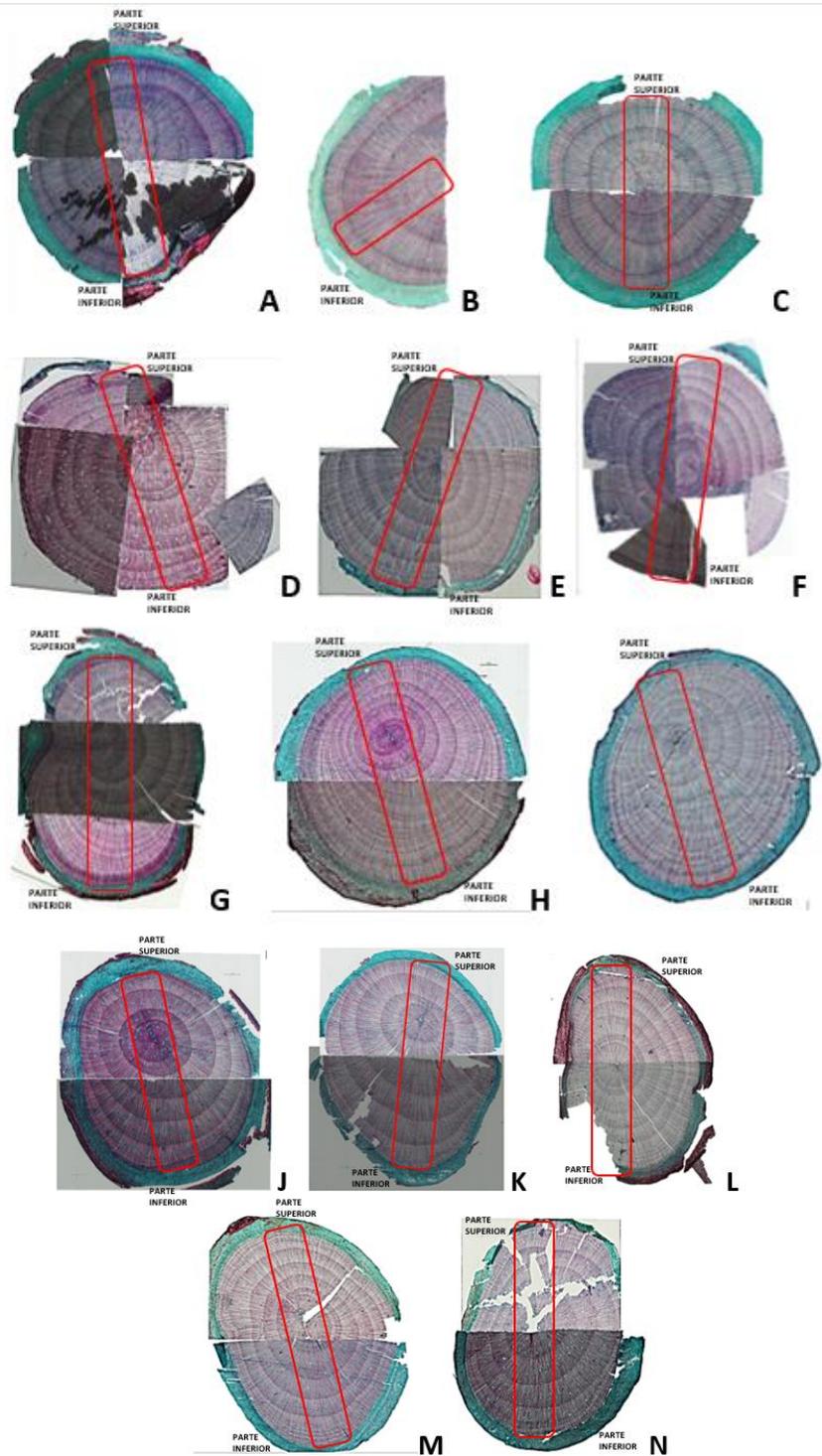


Figura 9. Cortes transversales de la raíz 13 (R-13) de *P. pseudostrobus*. Las secciones marcadas en rectángulos color rojo muestran la orientación de los cortes estudiados.

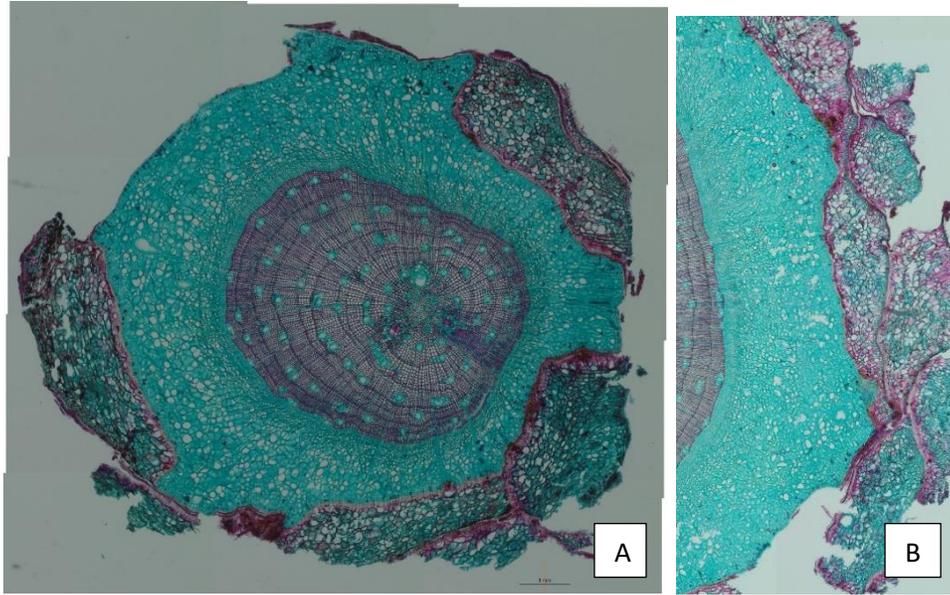


Figura 10. Se muestran secciones transversales de raíces perturbadas y excéntricas (R-4) con una formación inusual de floema secundario (corteza interna), simultáneamente el xilema se ve reducido. A) Notar el grado de excentricidad y la cantidad de floema. B) Se observa un acercamiento de corteza.

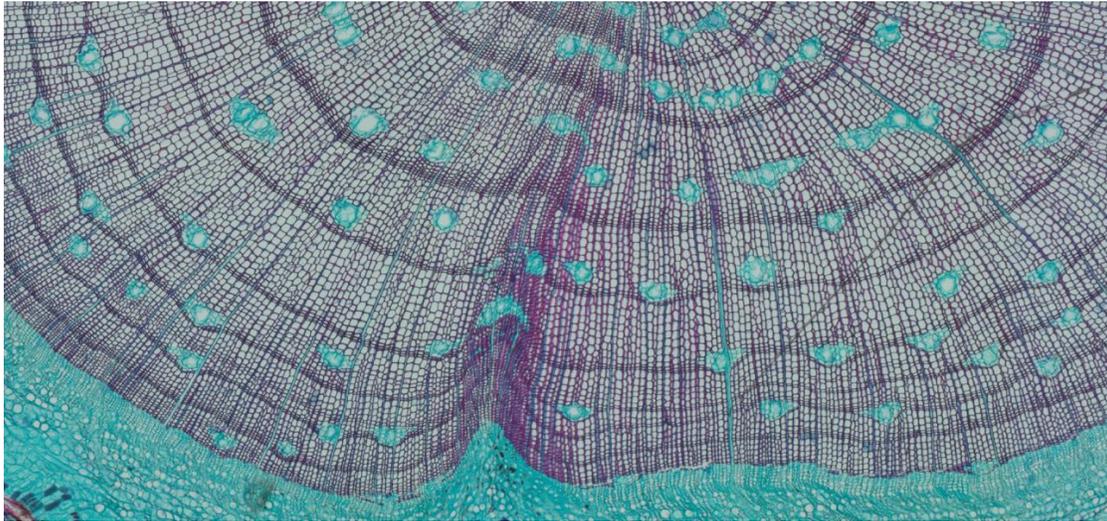


Figura 11. Madera de reacción (R-4). Se muestra el acercamiento a un corte transversal de xilema en el cual se observan células compactas de lumen muy reducido (incluso hasta la pérdida total de la cavidad) formando madera de compresión.

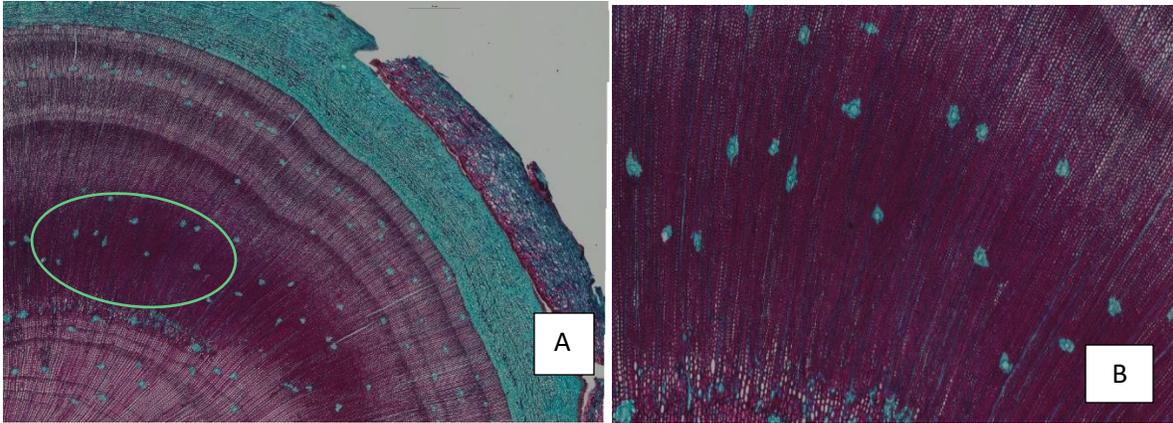


Figura 12. Corte transversal de madera teñida en R-28 de *Pinus pseudostrobus*. A) Se muestra la madera de reacción (comprimida) que se formó durante 2015 (señalada con un ovalo verde). B) Acercamiento a cantidad de células colapsadas, las cuales presentan un lumen muy reducido o nulo en comparación con los anillos que crecen en condiciones normales.

Como es visible en las figuras presentadas, como resultado de la madera de compresión y del propio proceso erosivo, las traqueidas engrosan sus paredes celulares, mismas que son perceptibles por el oscurecimiento de zonas poco homogéneas en madera temprana, estas se indican con asteriscos en color anaranjado (R-28C) en la figura 13B.

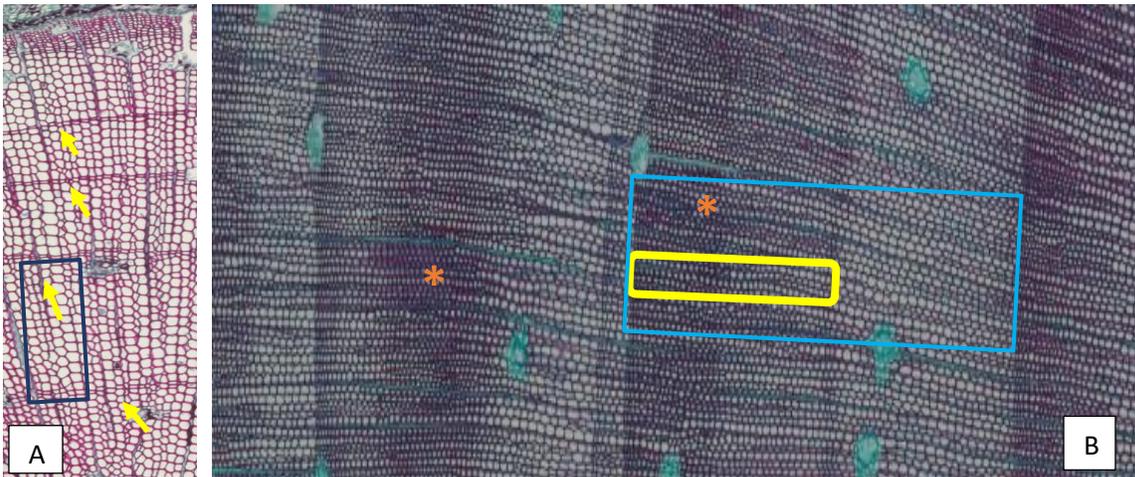


Figura 13. Vista detallada que muestra una importante cantidad de madera temprana con apariencia de tardía formada en raíces de *Pinus pseudostrobus* en condiciones de erosión. A) Se observan reducidas filas de células de madera tardía muy puntuales (ilustrado con flechas en color amarillo), así como el ancho total del anillo de crecimiento de menor longitud (rectángulo color azul) de una muestra perteneciente a R-25C. B) Se aprecia un incremento notable en el ancho de madera tardía (rectángulo en color amarillo) y con esto en la longitud del anillo de crecimiento de la raíz (señalado en color azul).

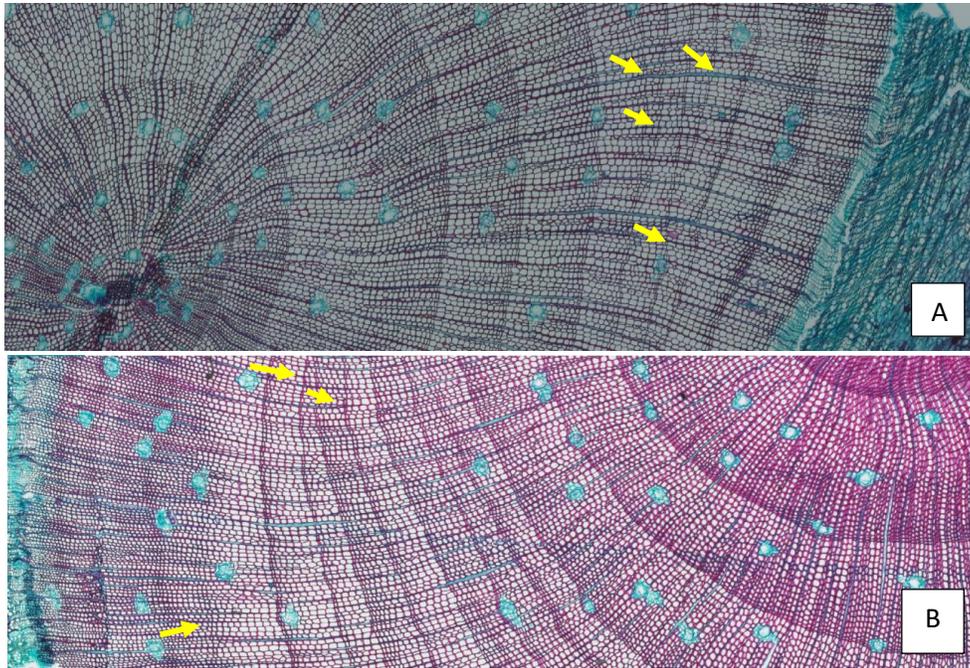


Figura 14. Ejemplo de los falsos anillos de crecimiento en raíces R4 y R13 respectivamente (Figuras A y B) que se forman en periodos de condiciones ambientales cambiantes (se indican con flechas en color amarillo los falsos anillos en cada fotografía). Además, el grosor de paredes celulares en falsos anillos y en la región al extremo inferior de la raíz, cerca del floema es notablemente mayor que el resto de las traqueidas.

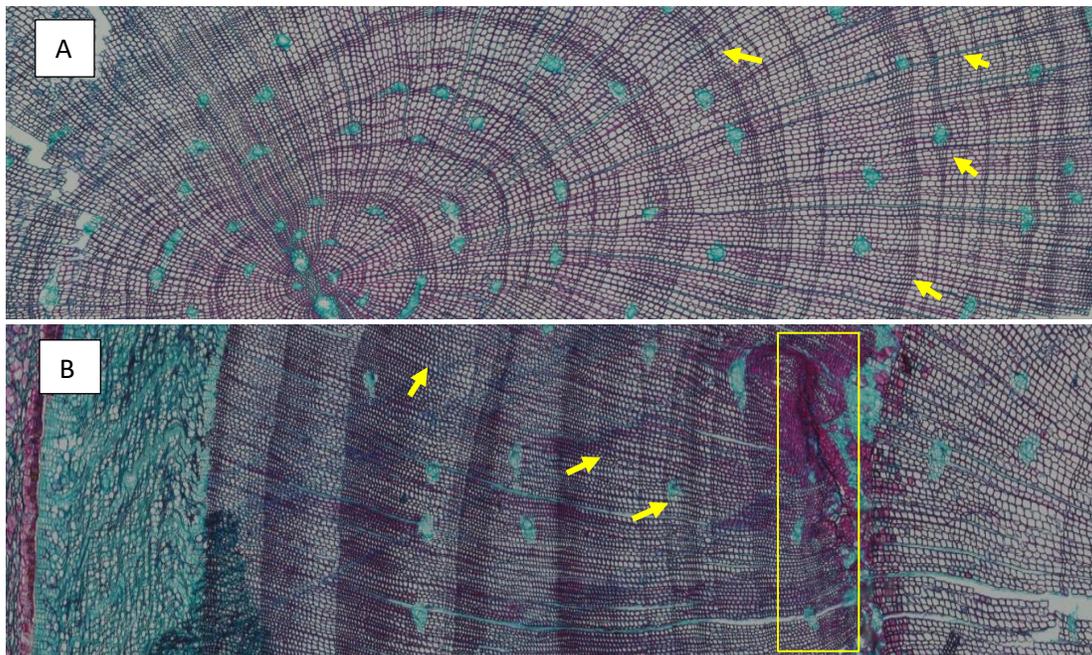


Figura 15. Detalles de corte transversal de raíces de *Pinus pseudostrobus*. A) Evidente excentricidad desde el centro de la raíz del individuo R-28 F, con abundantes falsos anillos de crecimiento indicados con flechas en color amarillo. B) Daño en la raíz 28 C con interrupción de la xilogénesis (rectángulo amarillo a la derecha de la imagen), falsos anillos de crecimiento y madera de compresión.

En los cortes transversales de R11 (Figura 16), se observa una elongación en la forma original de la raíz que genera pérdida de circularidad (excentricidad) y produce zonas con madera de compresión, particularmente visible en los extremos. A) es posible destacar la formación de madera de reacción, además hay pérdida de anillos de crecimiento en el extremo superior izquierdo ocasionado por la excentricidad de la raíz. B) Anillos de crecimiento concéntricos con madera de compresión. C) Reaparece una morfología alargada que nuevamente presenta madera comprimida. No fue posible teñirlos por completo debido a que eran muestras muy dañadas, el floema, córtex y peridermis se perdieron.

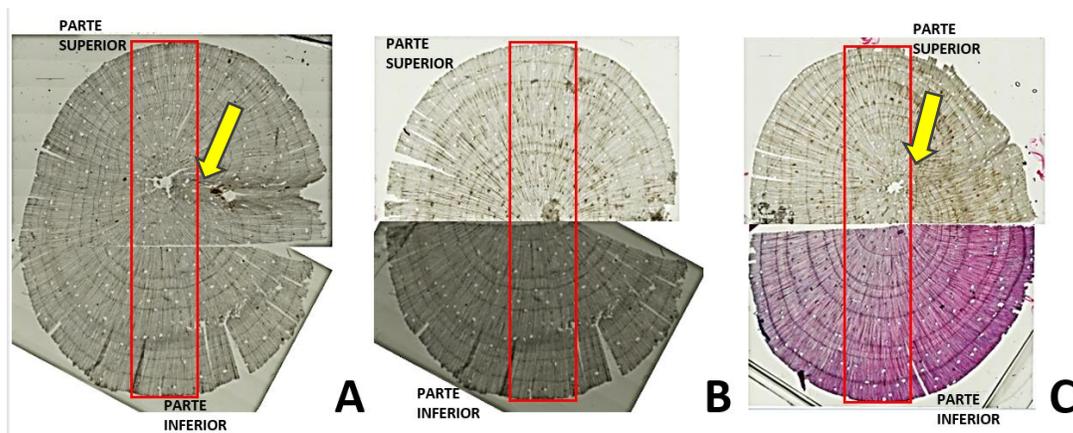


Figura 16. Cortes transversales de raíz 11 de *P. pseudostrobus*. Los rectángulos rojos indican las áreas analizadas. Se señala la madera de reacción (compresión) con flechas en color amarillo.

En R12 se aprecia la excentricidad en todas las secciones casi en el mismo grado (Figura 17); se puede observar una aparente pérdida de anillos de crecimiento debido a la disminución en el tamaño de las células que conforman dichos anillos lo cual dificultan la diferenciación entre la madera temprana y tardía. A) Notar que la parte central de la raíz se encuentra ubicada en el extremo superior derecho de la circunferencia, con lo que inicia la excentricidad anatómica. B) Continua la posición descentralizada de los tejidos y se observa un aumento en la cantidad de células y grosor de la pared celular. C) Hay un ligero cambio de posición medular y de grosor en las paredes celulares de los anillos de crecimiento. D) Las paredes celulares reducen su grosor por lo que la diferenciación entre anillos, así como entre madera temprana y tardía se dificulta. E) Se mantiene la excentricidad y aumenta el grosor de las paredes celulares.

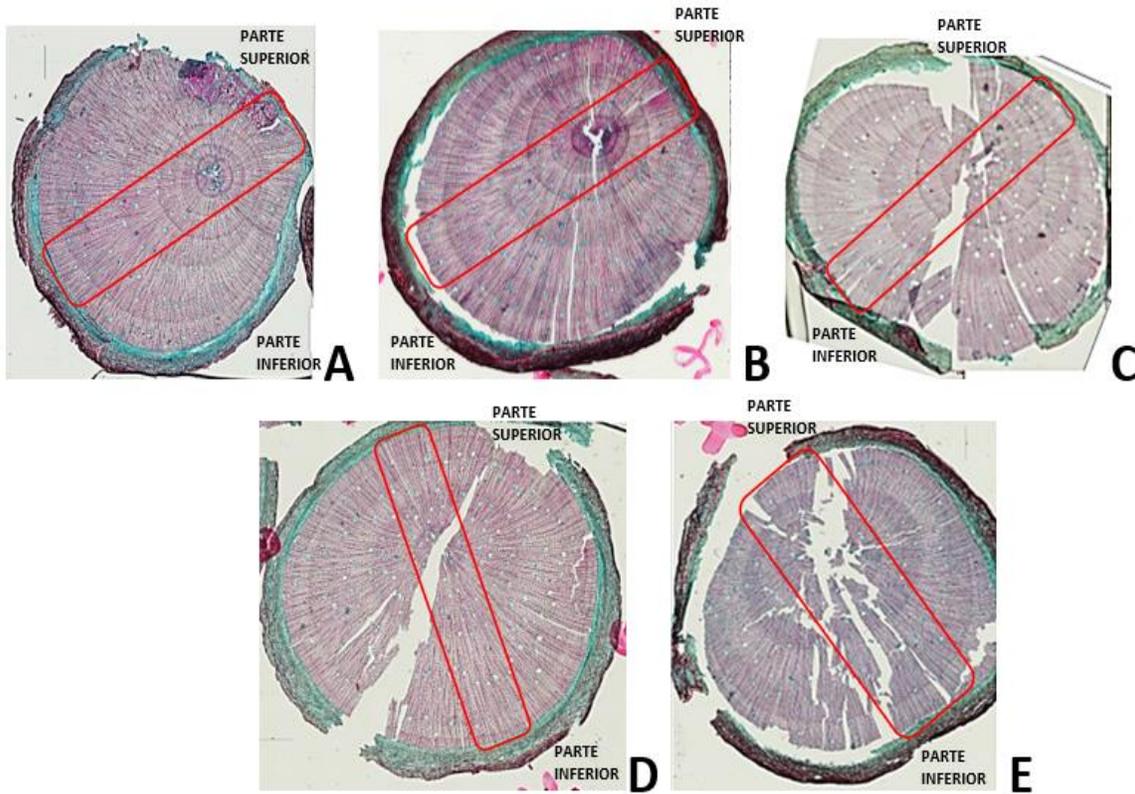


Figura 17. Cortes transversales de R-12, *P. pseudostrobus*. Los rectángulos rojos indican la orientación a partir de las regiones en donde el daño o exposición a erosión fue visiblemente mayor.

En la figura 18 se destacan formas excéntricas en la mayor parte de las secciones, principalmente en las muestras C, D, F, G; además, se distingue la formación de madera de compresión en las secciones B, C, D, G (señalada con elipses en color amarillo); incluso se distinguen secciones de la raíz con falsos anillos de crecimiento, en particular es visible en los últimos años de la sección F en comparación con A. A) Morfología concéntrica, también se destacan traqueidas con paredes gruesas en el año 2016. B) Mantiene una forma mayoritariamente concéntrica, con gran cantidad de madera de compresión a lo largo del anillo 15 que terminó por colapsar traqueidas, también hay una compresión en los anillos de crecimiento. C) Ocurre una reconfiguración en el acomodo de los anillos de crecimiento, así como madera de reacción y crecimiento en el grosor de las paredes celulares. D) Se presenta una excentricidad anatómica con mayor proporción de madera de compresión y traqueidas con paredes de mayor grosor. E) La circularidad morfológica y anatómica reaparece con las características previamente mencionadas. F) y G) Se observa un alargamiento en la raíz que da lugar a más filas de traqueidas, así como una mayor cantidad de floema y nuevamente madera de compresión en G.

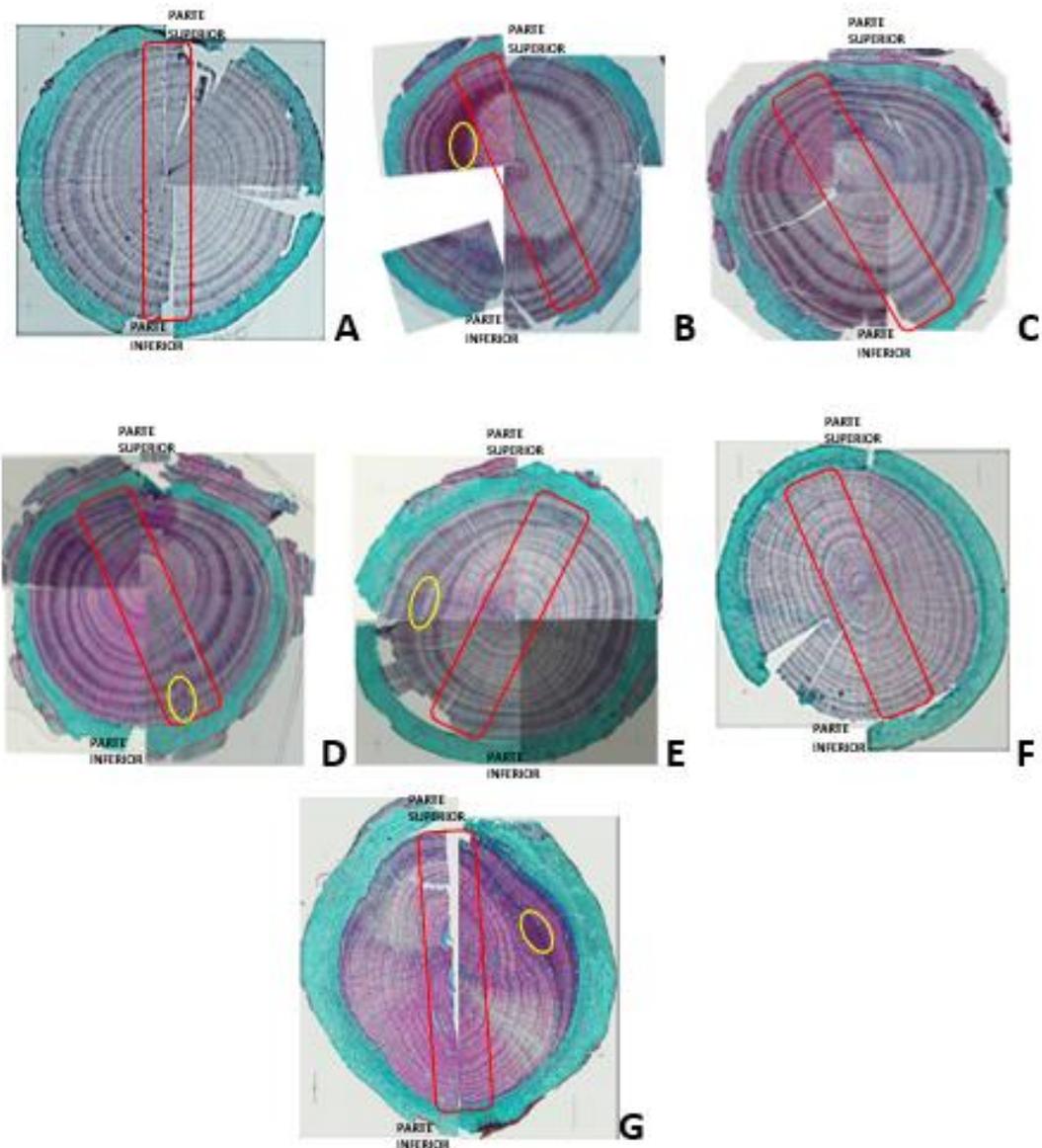


Figura 18. Cortes transversales de R-28 con el mayor grado de perturbación de las raíces estudiadas. Los rectángulos rojos indican la orientación de las regiones estudiadas, con mayor daño o mayormente expuestas a erosión; además, en elipses color amarillo se señala la madera de compresión.

7.2. Resultado cuantitativo: estadística descriptiva y diferencias significativas para las traqueidas dentro y entre anillos.

Debido a que las raíces se colectaron a inicios de 2019, el último año formado y del que se tiene registro es 2018; sin embargo, la edad de las raíces varió entre 5 y 13 años, esto se ve reflejado en el conteo de anillos, que partiendo de la región central muestra fechas de registro desde 2006 hasta 2014, por ello la datación obtenida en la región central varía entre secciones de la misma raíz y entre

raíces. Como se mencionó antes, el número de secciones lo determinó el tamaño de la raíz y por esta razón se obtuvieron de una a catorce secciones, dependiendo del grosor de cada una. Por lo anterior y dado que en raíces como R12 se presentaron daños, no todas las muestras obtenidas fueron aptas para el análisis. La estadística descriptiva para cada raíz y cada sección de raíz se presenta en el apéndice de esta tesis en los cuadros A1-A6 y los resultados de los análisis de comparación de medias de Tukey en los cuadros A1.1-A6.1. Los valores de la media para cada raíz se sintetizan en las figuras 19-31. Asimismo, en los cuadros 3-8 se presentan las comparaciones para madera temprana y para madera tardía respectivamente, dentro del anillo en la misma posición y distinta orientación: región central superior (RCS) vs región central inferior (RCI), así como cambium inferior (CamI) vs cambium superior (CamS); y del mismo modo, en la misma orientación vs diferente posición: región central inferior (RCI) vs cambium inferior (CI), y región central superior (RCS) vs cambium superior (CS); las comparaciones con diferencias significativas se indican con asteriscos.

Para la raíz 4 se detectaron diferencias significativas (de al menos diez micras) únicamente en células de madera temprana, por lo que son éstas las que se muestran en el cuadro 3 y se representan en la figura 20, y se infiere que las modificaciones ambientales se ven reflejadas principalmente en esta temporalidad ontogenética de la raíz. En la figura 19 se observan cambios importantes en el tamaño de las traqueidas dentro de las secciones A y Gb de la región central inferior (RCI). Además, al comparar el tamaño de las traqueidas en las secciones de la región central (RC) y cambium (Figura 20), se distinguen alteraciones en las muestras C, D, E, Gb y H, lo que sugiere afectaciones importantes en la parte intermedia de la raíz al centro de la cárcava.

De manera general, se observa una reducción del lumen celular debido a la formación de madera de compresión en el cambium (al observar una misma muestra en diferente posición/orientación), como respuesta a las presiones ambientales y al fenómeno de excentricidad. De esta misma manera, en la figura 19 se puede inferir que las traqueidas de la región central superior (RCS) mantienen células de mayor tamaño, debido a que fueron éstas las primeras células en formarse; mientras que las traqueidas de cambium, en la zona inferior (CamI), aumentaron notablemente su tamaño, particularmente en comparación con las de orientación superior y se puede observar en las muestras intermedias de la raíz C, D, E y H de madera temprana (misma posición y orientación en diferentes muestras), mismo que se ve reflejado en la figura 20.

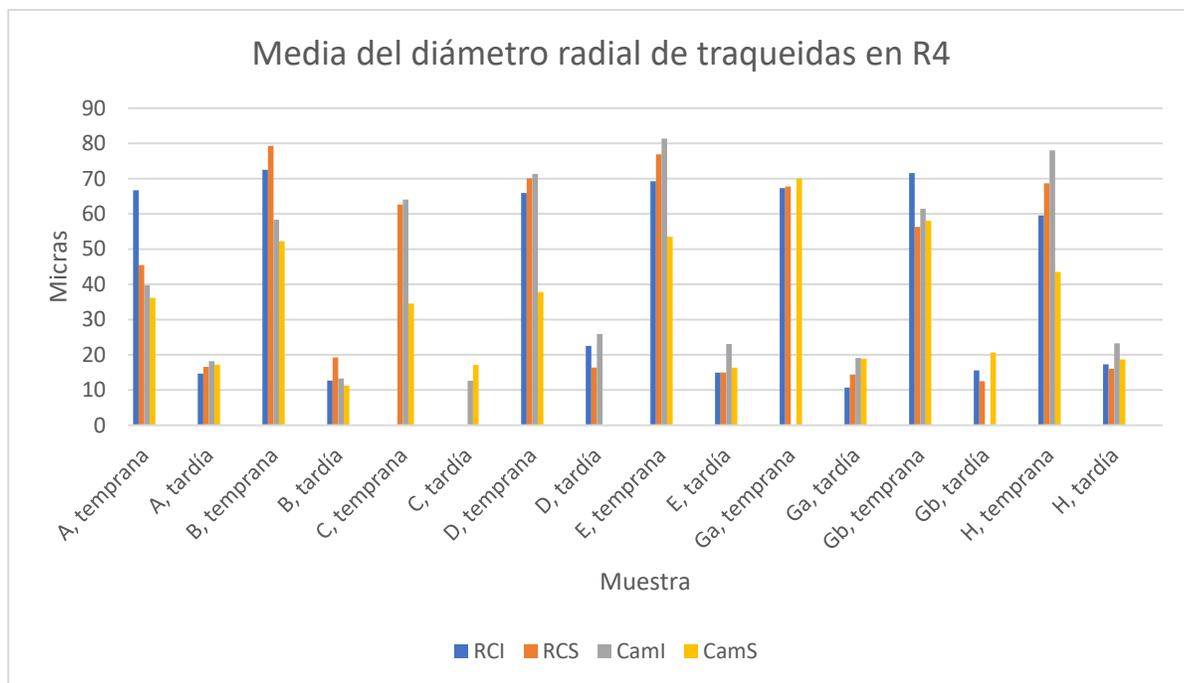


Figura 19. Media obtenida de las mediciones de los diámetros radiales en traqueidas de la raíz 4 en las secciones A-H. Notar el aumento en el tamaño de las traqueidas de madera temprana en las muestras intermedias (C, D, E y H) para cambium inferior (barras en color gris). RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Cuadro 3. Diferencias en la media entre posición y orientación para madera temprana de la raíz R4, para las secciones. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Comparaciones raíz 4				
Muestra	RCI vs RCS	RCI vs CamI	RCS VS CamS	CamI vs CamS
A	21.2*	27*	9.3	3.5
B	6.8	14*	27*	6
C	0	0	28*	29.5*
D	4.1	5.4	32*	33.5*
E	8	12.1*	23.4*	27.8*
Ga	0.3	0	2.2	0
Gb	15.2*	10.1*	1.8	3.4
H	9.2	18.4*	25.2*	34.5*

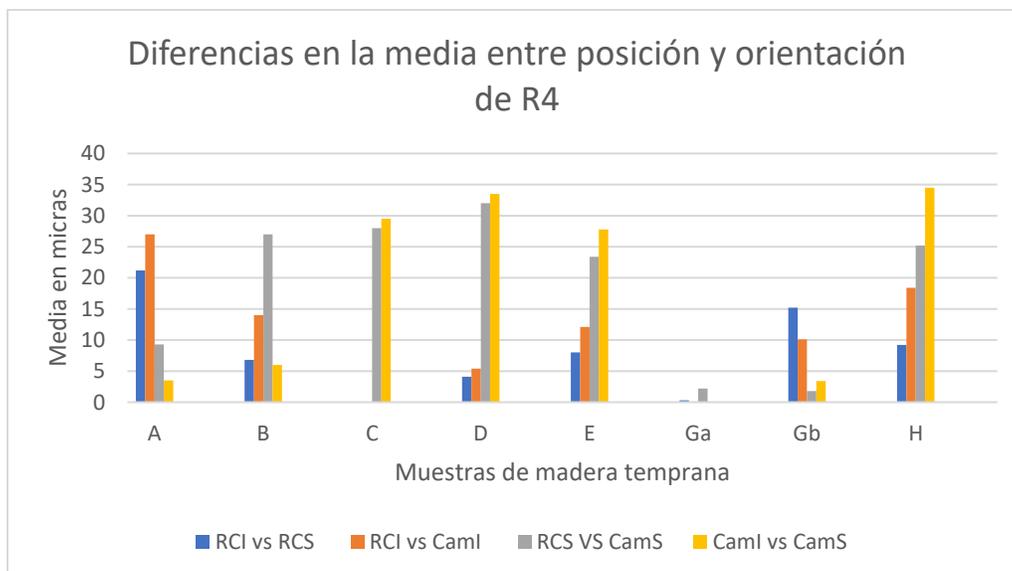


Figura 20. Comparación de la media entre posición y orientación de la raíz 4. Se observan diferencias en las comparaciones de orientación superior (barras amarilla y gris) en las muestras intermedias, mientras que en los extremos A y H, las diferencias son menores. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Para la raíz 11, las diferencias con mayor significancia se encuentran en las traqueidas de madera temprana, tanto en la región central como en cambium; sin embargo, se observa un incremento en el tamaño de las células de RCS (representadas con barras color rojo en la Figura 21), al compararse diferentes muestras dentro de esta misma posición y orientación en la región central superior.

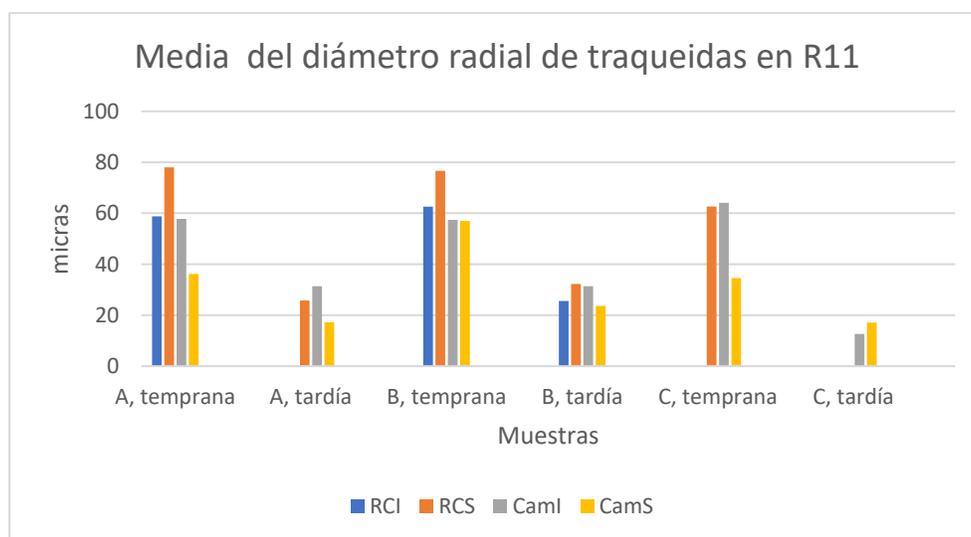


Figura 21. Media obtenida de las mediciones del diámetro radial en traqueidas de la raíz 11. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

En cuanto a los contrastes entre la región central (RC) y cambium, indicados con asteriscos en el cuadro 4, se muestran cambios significativos en la variación de madera temprana en las tres muestras que conforman el análisis de la presente raíz, con una notable reducción en las traqueidas de cambium (respecto a la misma muestra en diferente posición/orientación), lo que confirma el grado de afectación de estas células por el efecto de compactación en la formación de madera de compresión formada como respuesta al ambiente en los últimos anillos de crecimiento; esto es visible en la figura 22.

Cuadro 4. Diferencias en la media entre posición y orientación para madera temprana y tardía de la raíz R11. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Comparaciones raíz R11				
Muestra	RCI vs RCS	RCI vs CamI	RCS vs CamS	CamI vs CamS
A, temprana	19.2*	1	41.7*	21.6*
A, tardía	0	0	8.5	14.2*
B, temprana	14*	5.2	19.7*	0.5
B, tardía	6.7	6	8.6	7.8
C, temprana	0	0	28*	29.5*
C, tardía	0	0	0	4.5

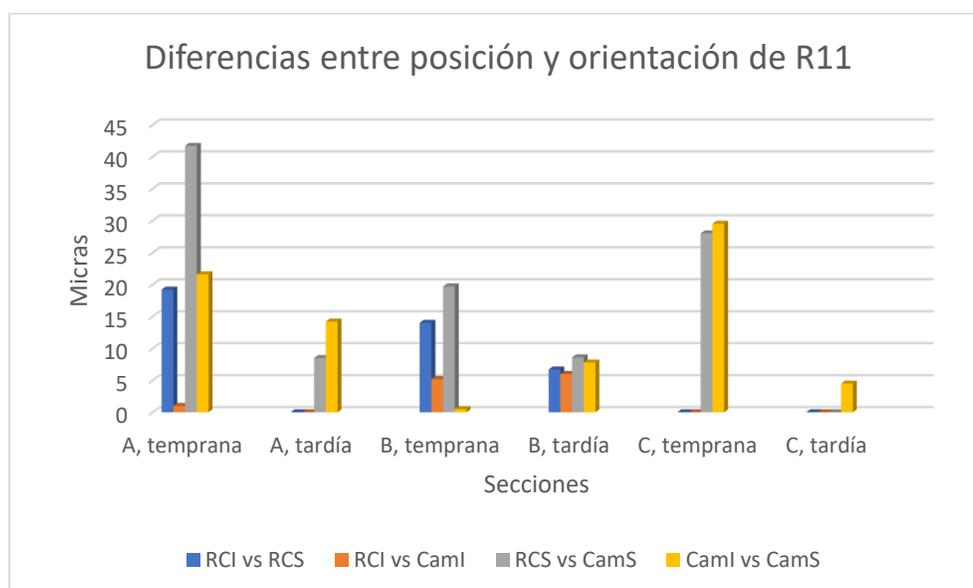


Figura 22. Comparación de las medias entre posición y orientación de la raíz 11. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Contrario a lo que se observa en la mayoría de las células de madera temprana, para la raíz 12, se registra un incremento en el tamaño de las células de madera tardía, esto es visible en la figura 23 al comparar las traqueidas de cambium inferior (CamI) con las traqueidas de cambium superior (CamS) en la misma muestra; además, en el cuadro 5 se observa una disminución en el tamaño de las células de madera temprana en cambium superior respecto a cambium inferior (diferente orientación). En cuanto a la comparación en células de la región central y cambium (Figura 24), se exhibe un aumento en el lumen de las células presentes en cambium contrastado con el tamaño en las traqueidas de la región central, por lo que se sugiere que los cambios significativos sucedieron en los últimos anillos de crecimiento formados.

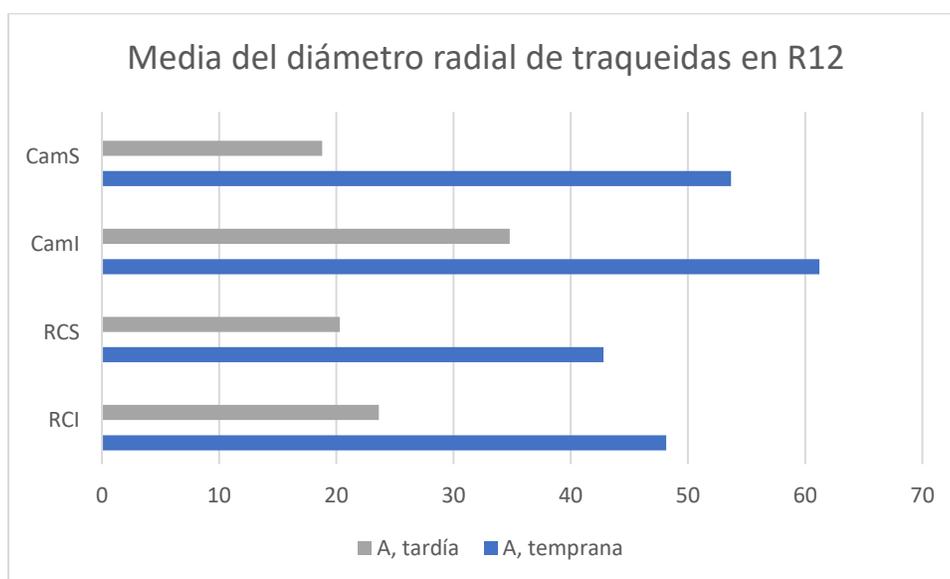


Figura 23. Media obtenida de las mediciones de los diámetros radiales en traqueidas de la raíz 12. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Cuadro 5. Diferencias en la media entre posición y orientación para madera temprana y tardía de la raíz R12. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Comparaciones para raíz R12				
Muestra	RCI vs RCS	RCI vs CamI	RCS vs CamS	CamI vs CamS
A, temprana	5.3	13.05	10.8*	7.6
A, tardía	3.3	11.2*	1.5	16*

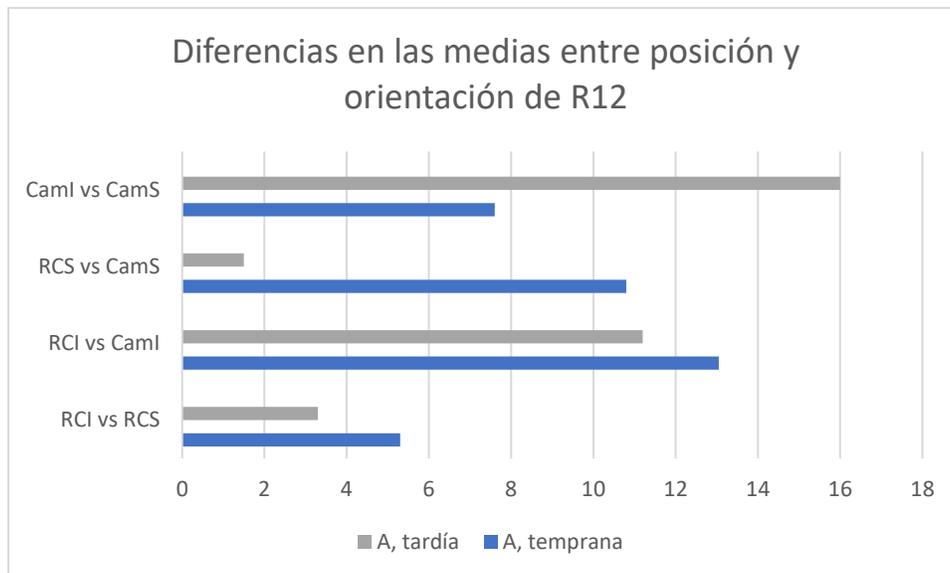


Figura 24. Comparación resultante de las diferencias en la media entre posición y orientación de la raíz 12. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Dentro de la raíz 13, conformada por catorce secciones (A-N), se registraron cambios de tamaño de las traqueidas en las muestras intermedias a lo largo de la misma, y esto se percibe visualmente en la figura 25. Se muestra en esta figura un punto máximo en G al observar el comportamiento de la madera temprana en la región central superior (RCS), representada con barras color naranja, lo cual indica la disminución de tamaño en células formadas posteriormente en la región de cambium. Además, en traqueidas de madera tardía (Figura 26) es posible señalar un aumento en el tamaño del lumen celular, particularmente en la región central inferior (RCI) en las secciones con mayor daño (C, G y L). En cuanto a los cambios significativos entre la región central y cambium, señalados con asteriscos en el cuadro 6, se destaca la amplia variación en los valores de la mayoría de las 14 muestras (con excepción de A, B y H) en madera temprana; incluso en células de madera tardía se presentan importantes modificaciones anatómicas que sugieren un aumento en el tamaño celular. Los cambios en el tamaño de las traqueidas a lo largo de la raíz podrían indicar los diferentes procesos sufridos a lo largo del disturbio ambiental, asimismo se destaca la presencia del fenómeno de excentricidad morfológicamente evidente en esta raíz.

En las comparaciones establecidas en el cuadro 6 y figura 27, se señala un aumento en el tamaño de las células tanto de cambium como de la región central ambas en orientación superior (misma posición y orientación en diferentes muestras); asimismo en cambium superior (CamS) se observa

una reducción comparado con la región central inferior (RCI) (misma muestra en diferente posición/orientación).

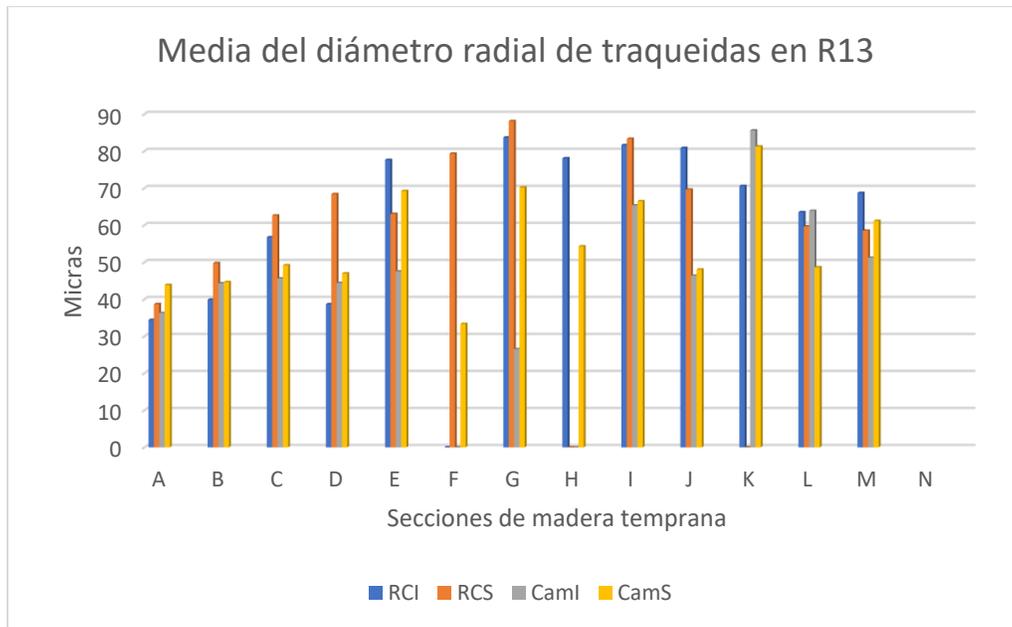


Figura 25. Media obtenida de las mediciones de los diámetros radiales en traqueidas de la raíz 13. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

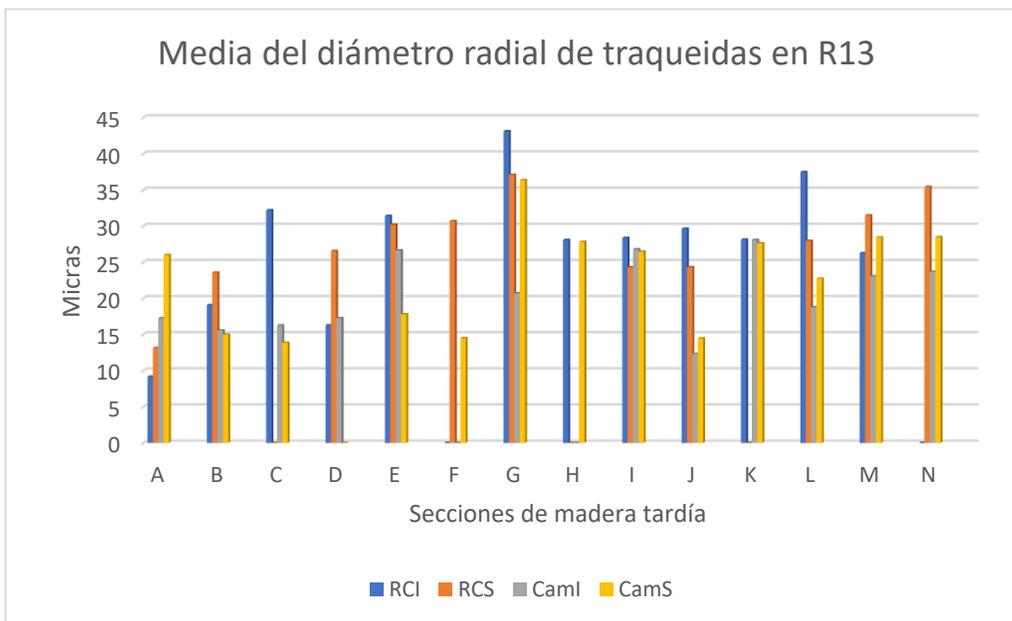


Figura 26. Media obtenida de las mediciones del diámetro radial en traqueidas de la raíz 13. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Cuadro 6. Diferencias en la media entre posición y orientación para madera temprana y tardía de la raíz R13. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Comparación para la raíz R13				
Muestra	RCI vs RCS	RCI vs CamI	RCS VS CamS	CamI vs CamS
A, temprana	4.3	1.8	5.2	7.5
A, tardía	4	8	12.9*	8.8
B, temprana	10*	4.4	5.1	0.3
B, tardía	4.6	3.5	8.6	0.5
C, temprana	6	11.1*	13.5*	3.6
C, tardía	0	16*	0	2.4
D, temprana	29.7*	5.7	21.4*	2.5
D, tardía	10.3*	1	7.4	2
E, temprana	14.6*	30.1*	6.2	21.7*
E, tardía	1.2	4.8	12.4*	8.8
F, temprana	0	0	46*	0
F, tardía	0	0	16.2*	0
G, temprana	4.4	57.2*	18*	43.7*
G, tardía	6.12	22.4*	0.8	15.7*
H, temprana	0	0	0	0
H, tardía	0	0	0	0
I, temprana	1.7	16.3*	16.8*	1.2
I, tardía	4	1.5	2.2	0.3
J, temprana	11.2*	34.5*	21.6*	1.7
J, tardía	5.3	17.3*	9.8	2.2
K, temprana	0	15*	0	4.4
K, tardía	0	0.05	0	0.4
L, temprana	3.8	0.4	11.1*	15.3*

L, tardía	9.5	18.7*	5.2	4
M, temprana	10.2*	17.5*	2.6	10*
M, tardía	5.2	3.2	3.1	5.4
N, temprana				
N, tardía	0	0	7	4.8

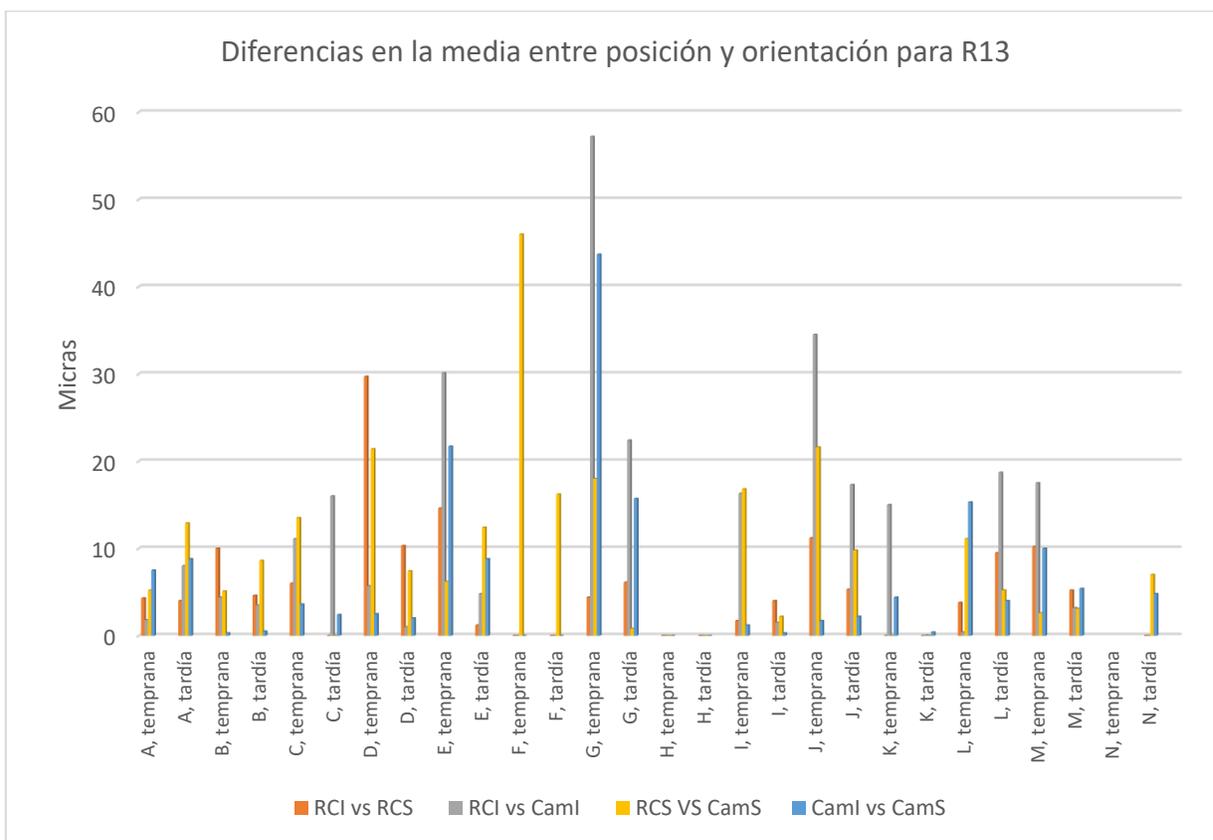


Figura 27. Comparación resultante de las diferencias en la media entre posición y orientación de la raíz 12. Se muestran diferencias significativas en las muestras intermedias de la raíz, principalmente en madera temprana. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Dentro de la raíz 25, compuesta por tres secciones se observan cambios únicamente en las células de madera temprana en cambium (Figura 28), con lo cual se reafirma la antes señalada modificación en células de madera temprana (se indican con asteriscos en el Cuadro 7). Por otro lado, al comparar la muestra A en la figura 29 de la región central inferior (RCI) vs cambium inferior (CamI), se observa un incremento en el tamaño de las células de cambium inferior (CamI) (misma muestra en diferente

posición); Asimismo, en cambium superior (barras en color amarillo, Figura 28), se da un aumento en los extremos de la raíz (misma posición y orientación en diferentes muestras).

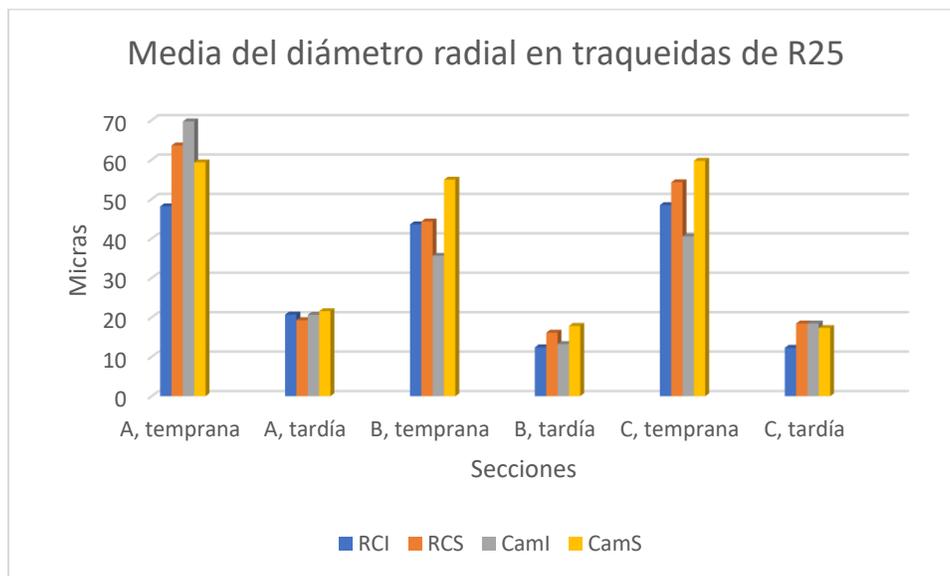


Figura 28. Media obtenida de las mediciones del diámetro radial de la traqueidas de la raíz 25. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Cuadro 7. Diferencias en la media entre posición y orientación para madera temprana y tardía de la raíz R25. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Comparación para raíz R25				
Muestra	RCI vs RCS	RCI vs CamI	RCS VS CamS	CamI vs CamS
A, temprana	15.4*	21.5*	4.3	10.4*
A, tardía	1.4	0.06	2.3	1
B, temprana	0.7	8	10.6*	19.3*
B, tardía	3.7	0.8	1.7	4.6
C, temprana	5.7	8.3	5.5	19.2*
C, tardía	6.1	6.1	1.1	1.1

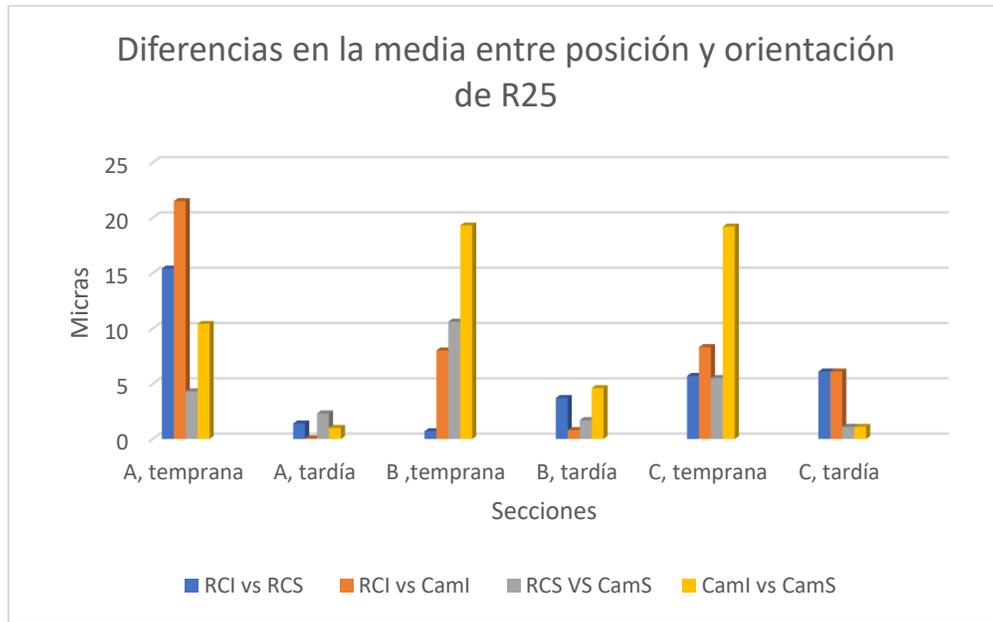


Figura 29. Comparación resultante de las diferencias en la media entre posición y orientación de la raíz 25. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

De las siete secciones analizadas de la raíz 28, se registraron más cambios en regiones cercanas a la región central superior (RCS), siendo A, C, D, E y F las muestras que tuvieron un incremento en el tamaño de madera temprana (Figura 30), reforzando lo sugerido a partir de las descripciones macroscópicas expuestas en líneas anteriores. Además, en el cambium también se presentaron cambios significativos en las muestras A, C y F de madera temprana; sin embargo, en C también se afectaron las traqueidas de madera tardía aumentando considerablemente el tamaño de lumen en la sección superior de la raíz (Cuadro 8). En cuanto a la variación entre región central y cambium (comparaciones indicadas con asteriscos en el Cuadro 8), se pueden destacar las modificaciones en madera temprana, así como los cambios registrados en C que ocurren tanto en madera temprana como en tardía, lo que sugiere que fue la sección con mayor modificación celular. Dentro de estos últimos contrastes es posible destacar una importante reducción en el lumen celular de la región central a cambium en todas las traqueidas, por lo cual se demuestra el impacto de la compresión en la formación de células del último anillo de crecimiento registrado.

En la figura 31 se observa una reducción en el cambium superior (CamS) al comparar madera temprana con la región central superior (misma muestra en diferente posición/orientación). Además, hay un incremento en el tamaño de las traqueidas de madera temprana en la región central superior (RCS) visible en diferentes muestras (misma posición y orientación).

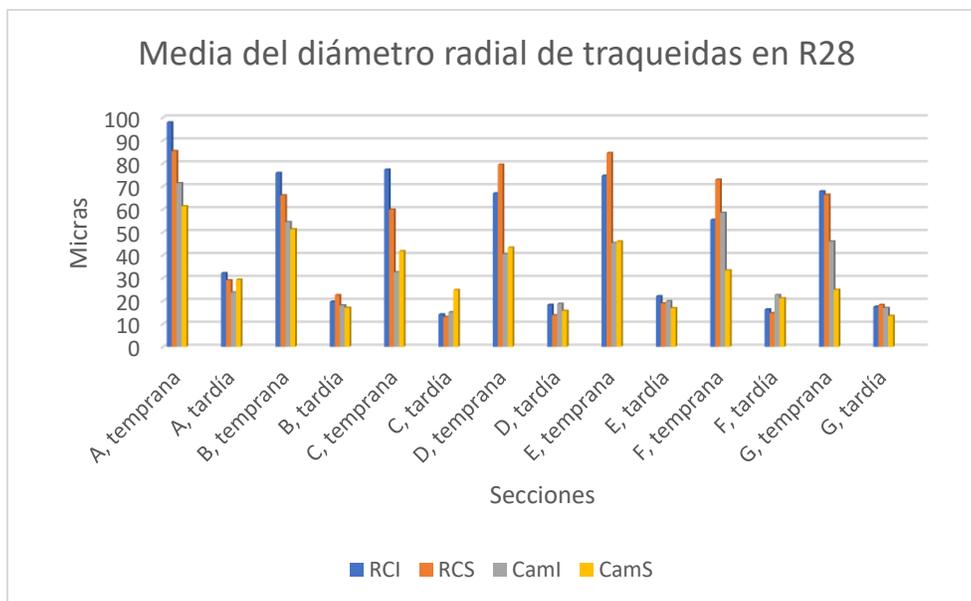


Figura 30. Media obtenida de las mediciones longitudinales en traqueidas de la raíz 28. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Cuadro 8. Diferencias en la media entre posición y orientación para madera temprana y tardía de la raíz R28. RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

Comparación para raíz R28				
Muestra	RCI vs RCS	RCI vs CamI	RCS VS CamS	CamI vs CamS
A, temprana	12.5*	26.5*	24.1*	10.1*
A, tardía	3.1	8.4	0.22	5.6
B, temprana	9.8	21.4*	14.7*	3.1
B, tardía	2.8	1.6	5.5	1.1
C, temprana	17.5*	44.8*	18.1*	9.2
C, tardía	1	1	12*	9.7
D, temprana	12.5*	26.5*	36.1*	3
D, tardía	4.5	0.4	2	3
E, temprana	10*	29.3*	38.5*	0.7
E, tardía	3	2	2	3
F, temprana	17.6*	3.1	39.6*	25.2*
F, tardía	1.6	6.3	6.5	1.4

G, temprana	1.5	21.9*	41.4*	21*
G, tardía	0.7	0.5	4.7	3.4

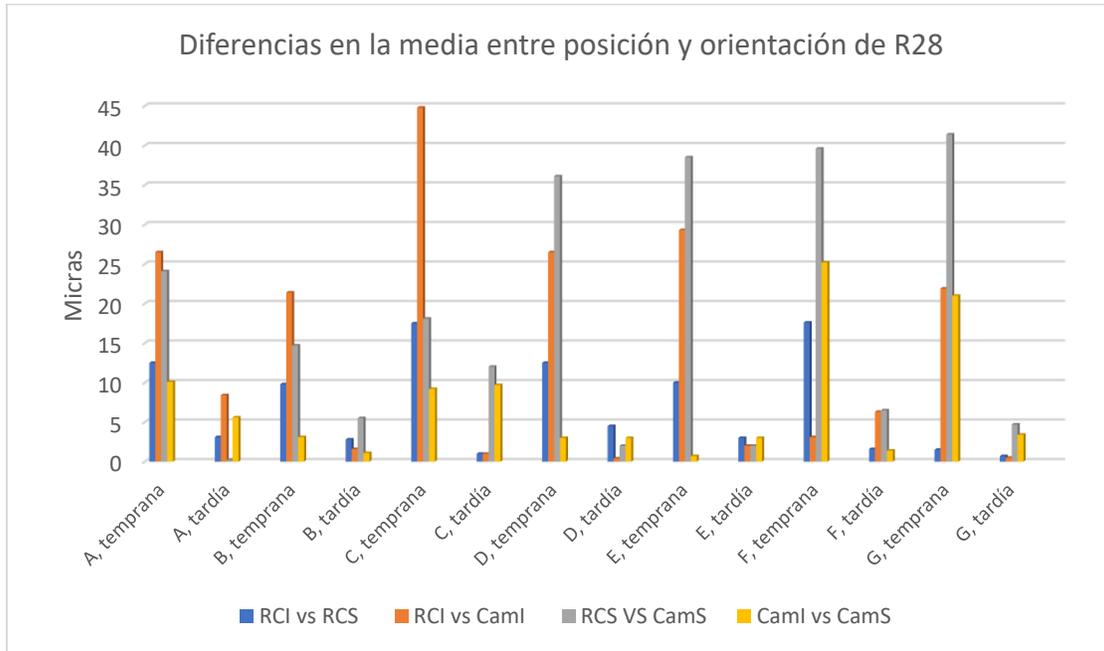


Figura 31. Comparación resultante de las diferencias en la media entre posición y orientación de la raíz 28. Observar las diferencias entre RCI y CamI en las secciones intermedias de la raíz (C), así como el aumento en madera temprana de CamI vs CamS en las últimas secciones (F, G). RCI=región central inferior, RCS=región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior.

8. Discusión

Macroscópicamente se ha demostrado un importante número de anillos excéntricos formados, aproximadamente en un 90% de las muestras analizadas. Estas presentan anomalías en la forma y distribución de los anillos de crecimiento, principalmente en secciones expuestas; también se observa un aumento considerable en la formación de madera tardía en el primer año después de la exposición de las raíces. Además, de acuerdo con Franco-Ramos y coautores (2021), en *Pinus pseudostrobus* el surgimiento de este crecimiento excéntrico, así como la formación de madera comprimida y la presencia de cicatrices son otros indicadores útiles para datar la erosión y son características reportadas también en otras especies. Por otro lado, a nivel anatómico, se ha señalado que, en pinos, las raíces expuestas experimentan cambios en el patrón de crecimiento pues éste deja de ser constante y homogéneo. Hay un incremento de células por anillo afectado que

aumenta considerablemente en al menos dos o tres anillos sucesivos, así como engrosamiento en las paredes celulares acompañado de una reducción en el lumen celular formando el tejido de la madera tardía; también se han detectado falsos anillos; incluso, los canales de resina frecuentemente aparecen en filas tangenciales de madera temprana, aumentando la densidad en el tejido (Rubiales *et al.*, 2008).

La plasticidad de los individuos se muestra en las figuras 8-9 y 16-18. En ellas se observan características particulares en distintos momentos de su ontogenia que, como se ha mencionado, el desarrollo de estos rasgos está directamente relacionado con el medio circundante; dicha capacidad de los organismos les ha permitido adaptarse y sobrevivir ante situaciones de estrés y es perceptible tanto cuantitativa como cualitativamente mediante las modificaciones anatómicas y morfológicas descritas en líneas anteriores.

Asimismo, en los cuadros A1-A6 en el apéndice se exponen las diferencias estadísticas de las raíces analizadas, así como las comparaciones establecidas en los cuadros 3-8 en donde se encontró que la hipótesis establecida se cumple. Se encontraron diferencias en el tamaño de las traqueidas que surgen como resultado de la perturbación ambiental, estas modificaciones son visibles al comparar células de madera temprana en la región central y cambium que demuestran la excentricidad. Particularmente se observan cambios significativos para las raíces 13 y 28 en las muestras que se encuentran en regiones intermedias dentro de la cárcava; sin embargo, en los extremos de las raíces no hay diferencias importantes, por lo que se sugiere que a partir del disturbio geomorfológico se modificaron los anillos externos en las secciones medias de las raíces debido a la excentricidad y al desarrollo de madera de compresión.

En este mismo sentido, Carvalho y coautores (2015) han enunciado que el tamaño de las traqueidas está fuertemente influido por la conductividad hidráulica y la vulnerabilidad a la cavitación, lo cual simultáneamente se encuentra relacionado con la disponibilidad de agua durante la fase de elongación celular. Por lo mencionado, dicha fase de elongación, el potencial de presión del agua apoplástica es esencial para la expansión celular, y este debe ser mayor que el potencial hídrico simplástico para que el agua ingrese a la célula en expansión, que aún no es conductora. Lo anterior se refuerza al conocer la estrecha relación que existe entre el diámetro del lumen y el contenido de humedad en el suelo al momento en que ocurre la transición de madera temprana a tardía, pues se asocia con una disminución en la disponibilidad de agua, y en el caso de estudio, la

erosión en la raíz provoca una condición de extrema sequía en los árboles. Además, como mencionó Flores-Vindas (1999), bajo condiciones climáticas normales, en zonas templadas el cambium de los árboles permanece inactivo durante el invierno, y es en este periodo de latencia cuando las paredes de las primeras células cambiales formadas se terminan de engrosar (madera tardía); mientras que durante la primavera (madera temprana) se retoma la actividad del cambium y las células se extienden radialmente por lo cual aumenta longitudinalmente su tamaño, además las paredes se adelgazan y aumenta su plasticidad (Flores-Vindas, 1999). Esto último se refleja en las traqueidas de madera temprana aquí analizadas; no obstante, en condiciones de erosión se ve opuesto el comportamiento característico de estas células, pues de acuerdo con lo observado en la presente investigación, el momento de exposición de las raíces se distinguió por presentar una disminución en el tamaño del lumen celular, principalmente en traqueidas de madera temprana, además se muestra un aumento en el grosor de las paredes celulares en las últimas capas de los anillos de crecimiento afectados.

Los resultados obtenidos sugieren que al igual que Carvalho y colaboradores (2015), la respuesta plástica tanto de traqueidas en *Pinus pinaster* como de *Pinus pseudostrobus*, apuntan que a mayor disponibilidad de agua durante el inicio de la temporada de crecimiento (primavera), se inducen tasas más altas de división celular, por lo que se forman anillos más anchos, acortando el periodo de xilogénesis (proceso de formación de madera) e incrementando a su vez el número de células en crecimiento después de la sequía de verano. Asimismo, los autores sugieren que, a partir de sus resultados y en conjunto con estudios previos, la transición de madera temprana a madera tardía ocurre cuando las condiciones más secas desencadenan el inicio de la formación de madera tardía (Carvalho *et al.*, 2015). Por lo anterior, en condiciones de extrema sequía, el tamaño de las traqueidas se reduce originando madera temprana de forma anormal (con apariencia de madera tardía), incluso en algunos casos se forman falsos anillos de crecimiento. En el estudio citado, también se hace mención de que las coníferas y, particularmente, los árboles de *Pinus pinaster* muestran una alta capacidad para ajustar el tamaño de sus traqueidas al contenido de agua disponible en el suelo, modificando su diámetro de lumen en entornos con limitaciones de agua, lo cual se confirmó tras la investigación de la presente tesis.

Además, se sabe que, para producir fenotipos funcionalmente adecuados a condiciones de sequía, las plantas mediterráneas pueden responder aumentando la asignación de biomasa a las raíces y la eficiencia del uso del agua (Gimeno *et al.*, 2008; Aranda *et al.*, 2010 en Matesanz y

Valledares, 2014), lo cual explica el alto porcentaje de las muestras analizadas que exhibieron un crecimiento excéntrico en años posteriores a la exposición, pues aumentó el ancho de los anillos de crecimiento y con esto el tamaño de las raíces.

De esta manera, de las secciones transversales de raíces estudiadas, un alto porcentaje presentó crecimiento excéntrico en el año posterior a la exposición, lo cual ocasionó un aumento del ancho de los anillos (es decir, una mayor formación de madera temprana con apariencia de tardía, así como el desarrollo de células de madera de compresión). En este sentido, anatómicamente el momento de exposición de las raíces se distingue por presentar una disminución en el tamaño del lumen celular y en el proceso de formación de madera (xilogénesis), con lo cual se genera un aumento en la tasa de división celular (dando lugar a anillos de crecimiento más anchos que los que se desarrollan en condiciones ambientales normales), especialmente en madera temprana, puesto que debido a la reducción en el tamaño de las células, se observa un notable reajuste en el tamaño del lumen y la pared celular. Aunado a los ejemplos y similitudes encontradas en trabajos citados en líneas anteriores y en conjunto con lo mencionado por Franco-Ramos y coautores (2021), el enfoque de estos cambios son los mismos que han sido previamente reportados para otras coníferas (Gärtner, 2007; Rubiales *et al.*, 2008; Bodoque *et al.*, 2011, 2019), incluso estas respuestas se han observado aun en especies de árboles europeos crecidos en contextos ecológicos similares.

Si bien la edad promedio de raíces expuestas fue de aproximadamente 12 años, los años de los que se obtuvo registro van del 2018 (periodo anterior al año de colecta) al 2019 (último año del que se tiene registro), por lo que *a grosso modo* el periodo de tiempo aquí estudiado es de ocho años, mismos que se han podido documentar gracias a la datación de los anillos de crecimiento que permite la dendrocronología. Gracias a esta última ha sido posible rescatar que los cambios más evidentes se detonaron en raíces que estuvieron expuestas antes del año 2015 en donde se observó un alto porcentaje de reducción en el área del lumen, periodo en donde también se mostró un importante incremento en el ancho total de los anillos (mayormente visible en la región externa de xilema, cerca del floema) y en la cantidad de aparente madera tardía (Figura 18). Además, de acuerdo con Franco-Ramos y coautores (2021), el ensanchamiento del canal que dio origen a la cárcava comenzó en la parte central de la misma, y es precisamente en esta zona donde las muestras empezaron a presentar alteraciones anatómicas y anillos excéntricos en 2010, pues en el análisis de las raíces abordado desde la dendrocronología, la ampliación del canal y la incisión de la cárcava continuaron progresivamente con marcas de erosión fechados en 2012, 2015, 2016 y 2017. En este

mismo sentido, mediante las distintas secciones a lo largo de la raíz, fue posible dar seguimiento al fenómeno de excentricidad representado en cada sección muestreada e incluso reconstruir la historia de la raíz, así como la evolución de la cárcava (ver Franco-Ramos *et al.*, 2021).

Asimismo, se sabe que variables como el ancho de los anillos de crecimiento o la densidad máxima de madera tardía, están directamente influenciados por las condiciones ambientales (Fonti *et al.*, 2010), por lo que desempeñan un papel importante en la reconstrucción e historia de estos individuos, misma que puede observarse a partir de los cortes transversales obtenidos de las raíces y que pueden ser estudiadas desde este enfoque (consultar Franco-Ramos *et al.*, 2021). De la misma manera, el análisis dendrocronológico de las raíces expuestas permite fechar los eventos de erosión como desgaste, arrastre y pérdida de partículas de suelo producido por acción del agua y del viento sobre zonas no protegidas y estimar sus tasas espaciales y temporales (Bodoque *et al.*, 2005), este es el caso de algunas muestras en las que se observan cicatrices que probablemente fueron causadas por sedimentos y escombros transportados durante eventos de escorrentía superficial provocados por lluvias torrenciales, lo que pudo resultar en la interrupción y modificación de la xilogénesis (Franco-Ramos *et al.*, 2021).

9. Conclusiones

- 9.1. Con los resultados presentados, se pudo observar que la principal modificación morfológica en las raíces expuestas a erosión fue la excentricidad, pues presentan una circunferencia alargada semi ovalada anormal.
- 9.2. A nivel microscópico, se pudieron ver traqueidas irregulares en número y tamaño que alteran el patrón de crecimiento y distribución en los anillos, comportamiento que provoca una disposición celular heterogénea que favorece el desarrollo de las raíces excéntricas.
- 9.3. Se pudo establecer la presencia de modificaciones en los periodos de formación de madera (madera temprana y madera tardía), al desarrollar un lumen y grosor de pared celular cambiante que dificulta la diferenciación del tipo de madera, así como la aparición de falsos anillos de crecimiento y madera de compresión.
- 9.4. La evidencia fotográfica y los análisis estadísticos confirman la presencia de una respuesta plástica en las raíces expuestas a erosión a través de modificaciones en el tamaño de sus traqueidas, con lo cual se comprueba la hipótesis establecida.

- 9.5. Debido a que el rango de alcance de la plasticidad es tan amplio, los hallazgos de este estudio también pueden ser utilizados para respaldar los planes de gestión territorial de las comunidades agrícolas y así contribuir en la gestión más sostenible de la región del Paricutín, donde la estabilización del terreno posterior a la erupción continúa siendo un proceso en curso.
- 9.6. En futuros estudios sería conveniente abordar este fenómeno en muestras más representativas y en contextos ecológicos más contrastantes para ampliar y sustentar con mayor solidez lo observado en el presente estudio, así como también analizar la excentricidad de forma cuantitativa. Incluso estudiar la plasticidad fenotípica desde una perspectiva genética-molecular que permita medir las tasas adaptativas y ahondar en el entendimiento del mecanismo de la plasticidad fenotípica y su papel en la evolución, considerando las implicaciones de una biología integrativa, extendería las posibilidades a formular explicaciones de fenómenos complejos que no son de todo comprendidos desde otro enfoque.

Referencias bibliográficas

- Andivia E, Fernandez M, Vazquez-Pique J, Alejandro R. (2012). Two provenances of *Quercus ilex ssp. ballota* (Desf) Samp nursery seedlings have different response to frost tolerance and autumn fertilization. *European Journal of Forest Research*, 131:1091-1101
- Aranda I, Alia R, Ortega U, Dantas AK, Majada J. (2010). Intra-specific variability in biomass partitioning and carbon isotopic discrimination under moderate drought stress in seedlings from four *Pinus pinaster* populations. *Tree Genetics and Genomes*, 6:169-178
- Bateson P. (2017). Adaptability and evolution. *Interface Focus*, 7:20160126. <http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2016.0126>
- Biondi F, Galindo I, Gavilanes J, Elizalde A. (2002). Tree growth response to the 1913 eruption of Volcan de Fuego de Colima, Mexico. *Quaternary Research*, 59:293-299. doi:10.1016/S0033-5894(03)00034-6
- Bocco G. (1991). Gully erosion: processes and models. *Progress in Physical Geography*, 15:392-406.

Bocco G, Velázquez A, Siebe C. (1998). Managing natural resources in developing countries: the role of geomorphology. *Conservation Voices*, 1(4):26-27.

Bodoque JM, Diez-Herrero A, Martín-Duque JF, Rubiales JM, Godfrey A, Pedraza J, Carrasco RM, Sanz MA. (2005). Sheet erosion rates determined by using dendrogeomorphological analysis of exposed tree roots: two examples from Central Spain. *Catena*, 64:81-102. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2005.08.002>.

Bodoque JM, Ballesteros-Cánovas JA, Lucía A, Rubiales JM, Génova M, Martín-Duque JF. (2011). Measuring medium-term sheet erosion in gullies from trees: A case study using dendrogeomorphological analysis of exposed pine roots in central Iberia. *Geomorphology*, 134(3-4):417-425. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.07.016>

Bodoque JM, Ballesteros-Cánovas JA, Rubiales JM, Stoffel M. (2019) Laboratory and field protocol for estimating sheet erosion rates from dendrogeomorphology. *Journal of Visualized Experiments*, 143:e57987. <https://doi.org/10.3791/57987>

Bolaños M, Paz F, Cruz C, Argumedo J, Romero V, de la Cruz J. (2016). Mapa de erosión de los suelos de México y posibles implicaciones en el almacenamiento de carbono orgánico del suelo. *Terra Latinoamericana*, 34:271-288

Bollschweiler M, Stoffel M, Vázquez-Selem L, Palacios D. (2010). Tree-ring reconstruction of past lahar activity at Popocatepetl volcano, México. *The Holocene*, 20(2):265-274. DOI: 10.1177/0959683609350394.

Bravo-Espinosa M, Mendoza M E, Medina-Orozco L, Sáenz-Reyes T. (2010). Características y control de cárcavas. *Terra latinoamericana*, 28(3):281-285

Bruce H. (1980). *Understanding Wood: a craftsman's guide to wood technology*. The Taunton press, EUA. 240 pp.

Caponi G. (2017). Tipos de teorías de la evolución y tipos de intervenciones eugénicas. *Filosofia e História da Biologia*, 12(1):81-98. [En línea]

Carvalho A, Nabais C, Vieira J, Rossi S, Campelo F. (2015). Plastic response of tracheids in *Pinus pinaster* in a water-limited environment: Adjusting lumen size instead of wall thickness. *PLoS ONE*, 10(8):e0136305. doi: 10.1371/journal.pone.0136305

Chambel MR, Climent J, Alía R, Valladares F. (2005). Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. *Forest Systems*, 14(3):334-344.

Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12:351-366.

Cuny HE, Rathgeber CBK, Frank D, Fonti P, Fournier M. (2014). Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytologist*, 203:1231-1241. DOI: 10.1111/nph.12871 PMID: 24890661

De Luna E, Laguna A, Poesen J, Giráldez J. (2004). Evolución de un sistema de cárcavas activas en el sureste español. *Ingeniería de agua*, 11(1):65-73

Demant A. (1978). Características del eje neovolcánico transmexicano y sus problemas de interpretación. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 2(2):172-187.

Díez-Herrero A. (2015). Buscando riadas en los árboles: dendrogeomorfología. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*. Pp. 272-285.

Doria G, Fernández-Burgos M, Powell D. Schmidt (2010) Altitudinal leaf variation in *Cecropia schreberiana* (Urticaceae) in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. *Acta Científica*, 24(1-3):35-45.

Eggleter WA. (1967). Influence of volcanic eruptions on xylem growth patterns. *Ecology* 48:644-647.

Fábregas-Tejeda A, Vergara-Silva F. (2018). The emerging structure of the extended evolutionary Synthesis: where does Evo-Devo fit in? *Theory in Biosciences*, 137:169-184. <https://doi.org/10.1007/s12064-018-0269-2>

Fábregas-Tejeda A. (2019). El debate en torno a la síntesis evolutiva extendida: dimensiones históricas, filosóficas y sociológicas. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 306 p.

Flores-Vindas E. (1999). La planta: estructura y función. Libro Universitario Regional. Costa Rica.

Fonti P, Arx G, García-González I, Eilmann B, Sass-Klaassen U, Gärtner H, Eckstein D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185:42-53. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x

Franco-Ramos O, Stoffel M, Vázquez-Selem L, Capra L. (2013). Spatio-temporal reconstruction of lahars on the southern slopes of Colima volcano, Mexico- A dendrogeomorphic approach. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 267:30-38. DOI:10.1016/j.jvolgeores.2013.09.011.

Franco-Ramos O, Castillo M, Muñoz-Salinas E. (2016a). Using tree-ring analysis to evaluate the intra-eruptive lahar activity in the Nexpayantla Gorge, Popocatepetl Volcano (Central Mexico). *Catena*, 147:205-215. DOI:10.1016/j.catena.2016.06.045.

Franco-Ramos O, Stoffel M, Vázquez Selem L. (2016b). Treering based record of intra-eruptive lahar activity: Axaltzintle valley, Malinche volcano, Mexico. *Geochronometria*, 43:74-83. DOI:10.1515/geochr-2015-0033.

Franco-Ramos O, Vázquez-Selem L, Zamorano-Orozco J, Villanueva-Díaz J. (2017a). Edad, dinámica geomorfológica y tipología de barrancos en el sector norte del volcán Popocatepetl, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 69 (1):1-19.

Franco-Ramos O, Stoffel M, Vázquez-Selem L. (2017b). Tree ring based reconstruction of rockfalls at Cofre de Perote volcano, Mexico. *Geomorphology*, 290:142-152. DOI: 10.1016/j.geomorph.2017.04.003.

Franco-Ramos O, Vázquez-Selem L, Stoffel M, Villanueva J. (2018). Potencial dendrogeomorfológico de coníferas en volcanes del centro de México. *BOSQUE*, 39(2):191-204 DOI: 10.4067/S0717-92002018000200191 [En línea]

Franco-Ramos O, Ballesteros-Cánovas J, Terrazas T, Stoffel M, Vázquez-Selem L, Serano-Paredes J. (2021). Reconstruction of gully erosion based on exposed tree roots in a recent landform of Parícutin Volcano, Mexico. *Earth Surface Processes and Landforms*, 47(3):1-14. DOI: 10.1002/esp.5269

García L, Guindeo A, Peraza C, de Palacios P. (2003). *La madera y su anatomía: anomalías y defectos, estructura microscópica de coníferas y frondosas, identificación de maderas, descripción de especies y pared celular*. Madrid: ediciones Mundi-Prensa.

Gärtner H. (2007). Tree roots- Methodological review and new development in dating and quantifying erosive processes. *Geomorphology*, 86(3-4):243-251. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.09.001>

Gernandt D, Pérez-de la Rosa J. (2014). Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85:125-133.

Gimeno TE, Pías B, Lemos Filho JP, Valladares F. (2008). Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology*, 29:87-98.

Gómez A, Schnabel S, Lavado F. (2011). Procesos, factores y consecuencias de la erosión por cárcavas; trabajos desarrollados en la península ibérica. *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles*, 55:59-80.

Gómez-Vasconcelos M. (2018). El volcán Parícutín en el campo volcánico Michoacán-Guanajuato: una revisión. *Ciencia Nicolaitia*, 74:15-30.

Gutiérrez E. (2009). La dendrocronología: métodos y aplicaciones. *Arqueología Nautica Mediterrània*. Generalitat de Catalunya, Barcelona. pp. 309-322.

Gutiérrez-García, Beramendi-Orosco, Johnson K. (2020). Climate-growth relationships of *Pinus pseudostrobus* from a tropical mountain cloud forest in northeast Mexico. *Dendrochronologia*, 64:1-9

Huante P, Rincon E, Swetnam T. (1991) Dendrochronology of *Abies religiosa* in Michoacan, Mexico. *Tree-Ring Bulletin*, 51:15-28.

Jablonka E, Lamb M, Avital E. (1998). "Lamarckian" mechanisms in darwinian evolution. *TREE*, 13(5):206-210. [En línea]

Jablonka E, Raz G. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 84(2):131-176.

Jiménez-Noriega P, Terrazas T, López-Mata L, Sánchez-González A, Vibrans H. (2017). Anatomical variation of five plant species along an elevation gradient in Mexico City basin within the Trans-Mexican Volcanic Belt, Mexico. *Journal of Mountain Science*, 14:2182-2199. 10.1007/s11629-017-4442-8.

Jiménez-Noriega P, López-Mata L, Terrazas T. (2021). Cambial activity and phenology in three understory species along an altitude gradient in Mexico. *Forests*, 12(4):506. <https://doi.org/10.3390/f12040506>

Johansen DA. (1940). *Plant Microtechnique*. McGraw-Hill Book C. Londres.

Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J. (2015). The extended evolutionary synthesis: its structure, assumptions and predictions. *The Royal Society publishing* [En línea] <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>

Larrea P, Widom E, Siebe C, Salinas S, Kuentzb D. (2019). A reinterpretation of the petrogenesis of Parícutin Volcano: Distinguishing crustal contamination from mantle heterogeneity. *Chemical Geology*, 504:66-82. [En línea]

Love C. (2003). Evolutionary morphology, innovation, and the synthesis of evolutionary and developmental biology. *Biology and Philosophy*, 18(2):309-345.

Łuszczzyńska K, Malik I, Wistuba M, Krapiec M. (2019). Assessment of landslide hazard from tree-ring eccentricity and from compression wood – a comparison. *Geological Quarterly*, 63(2):296-301, doi: 10.7306/gq.1472

Mallníková E, Kukla J, Kuklová M, Balázová M (2013). Altitudinal variation of plant traits: morphological characteristics in *Fragaria vesca* L. (Rosaceae). *Annals of Forest Research*, 56(1):79-89.

Marlès M., J., T. Valor I., B. C. López, D. R. Pérez S., R. Maneja Z., S. Sánchez M, M. Boada J. (2015). Análisis dendroclimático de *Pinus pseudostrobus* y *Pinus devoniana* en los municipios de Áporo y Zitácuaro (Michoacán), Reserva de la Biósfera de la Mariposa Monarca. *Investigaciones Geográficas, Boletín, Instituto de Geografía, UNAM, México*, 88:19-32, dx.doi.org/10.14350/rig.47378.

Márquez A, Mendizábal-Hernández L. (2004). Variación en el tamaño de conos de *Pinus pseudostrobus* lindl. del esquilón, municipio de Coacoatzintla, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana*, 6(1):33-36.

Márquez-Guzmán J, Collazo M, Martínez M, Orozco A, Vázquez S. (2013). *Biología de angiospermas*. Facultad de Ciencias: UNAM. México, D.F.

- Matesanz S, Valladares F. (2013). Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany*, 103:53-67.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.09.004>
- Matesanz S, Valladares F. (2014). El papel de la plasticidad fenotípica en la respuesta de la vegetación mediterránea al cambio climático. *Impactos y vulnerabilidad*, cap. 2: 377-384
- Morgan, R.P.C. (1997). *Erosión y Conservación del Suelo*. Ediciones Mundi-Prensa. 343 pp.
- Morrone J. (2003). ¿Quién le teme al Darwinismo? *Ciencia*, enero-marzo: 78-88. [En línea]
- Noshiro S, Ikeda H, Joshi L (2010) Distinct altitudinal trends in the wood structure of *Rhododendron arboreum* (Ericaceae) in Nepal. *IAWA Journal*, 31(4):443-456. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000034>
- Paz A, Vidal E. (2004). Erosión y escorrentía. Universidad de La Coruña. España. [En línea]. https://www.researchgate.net/publication/314658817_EROSION_Y_ESCORRENTIA
- Pigliucci M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. The Johns Hopkins University Press. E.U.A.
- Pigliucci M. (2005). Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20(9):481-486.
- Pigliucci M, Murren C. J, Schlichting D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209(12):2362-2367.
- Pigliucci M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*, 61:2743-2749.
- Pigliucci M. (2009). An extended synthesis for evolutionary biology. *Annals of the New York Academic of Sciences*, 1168:218-228
- Pigliucci M, Müller G. (2010). *Phenotypic plasticity*. Pp. 355-378. Cambridge, MA: The MIT Press. [En línea]
- Poesen J, Nachtergaele J, Verstraeten G, Valentin C. (2003). Gully erosion and environmental change: importance and research needs. *Catena*, 50(2-4):91-133. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(02\)00143-1](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(02)00143-1)

Quero JL, Villar R, Maranon T, Murillo A, Zamora R. (2008) Plastic response to light and water in four Mediterranean *Quercus* species (*Fagaceae*). *Revista Chilena de Historia Natural*, 81:373-385

Reyes J, Martínez D. (2001). La plasticidad de las plantas. *Elementos*, 41:39-43. [En línea]

Rivera J, Sinisterra J, Calle Z. (S/F). Restauración ecológica de suelos degradados por erosión en cárcavas en el enclave xerofítico de Dagua, valle del Cauca, Colombia. Recuperado el 20 de Julio de 2020, de <http://cipav.org.co/pdf/noticias/RESTAURACION-CARCAVA-Dagua.pdf>

Rosado A. (2019). La plasticidad fenotípica como una agencia en la evolución. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 185 p.

Rubiales JM, Bodoque JA, Ballesteros, Diez-Herrero A. (2008). *Response of Pinus sylvestris roots to sheet-erosion exposure: an anatomical approach*. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 8:223-231.

Ruelle J. (2014). Morphology, anatomy and ultrastructure of reaction wood. En: B Gardiner et al. (eds.), *The Biology of Reaction Wood*, Springer Series in Wood Science, Chapter 2: DOI 10.1007/978-3-642-10814-3_2, +

Sánchez-González A. (2008). Una visión actual de la diversidad y distribución de los pinos de México. *Madera y Bosques*, 14(1):107-120.

Santos C. (2015). Conrad Hal Waddington e a assimilação genética. *Filosofia e História da Biologia*, 10(2):155-173. [En línea]

Santos del Blanco L, Bonser SP, Valladares F, Chambel MR, Climent J. (2013). Plasticity in reproduction and growth among 52 range-wide populations of a Mediterranean conifer: adaptive responses to environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(9):1912-24.

Saucedo L.A. Acosta B. (1987). Modelo de organización para el aprovechamiento forestal de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro. Tesis Profesional. FAUMSNH. Uruapan. Michoacán.

Segerstrom K. Gutierrez C. (1947). Activity of Paricutin Volcano from May 4 to September 8, 1946. *Eos, Trans American Geophysical Union*, 28:559-566.

Sheppard P, Ort M, Anderson K, Elson M, Vazquez-Selem L, Clemens A, Little N, Speakman R. (2008). Multiple dendrochronological signals indicate the eruption of Paricutin volcano, Michoacán, México. *Tree-Ring Research*, 64(2):97-108.

Scholz A, Stein A, Choat B, Jansen S. (2014). How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal*, 35(4):337-355.

Siebe C, Bocco G, Sánchez J, Velázquez A. (2003). Suelos: Distribución, características y potencial de uso. En: Velázquez A, Torres A, Bocco G. (Ed.) *Las enseñanzas de San Juan*. Ciudad de México: Instituto Nacional de Ecología, Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, pp. 127-164.

Schlichting D, Pigliucci M. (1998). *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, MA: Sinauer.

Stahle D, Villanueva J, Cleaveland M, Therrell D, Paull G, Burns T, Salinas W, Suzan H, Fulé P. (2000). Recent tree-ring research in Mexico in Roig, F. A. (comp.), *Dendrocronología en América Latina*. Editorial de la Universidad Nacional del Cuyo (EDIUNC), Mendoza, Argentina, pp. 285-306.

Stoffel M, Bollschweiler M, Vázquez-Selem L, Franco-Ramos O, Palacios D. (2011). Dendrogeomorphic dating of rockfall on low-latitude, high-elevation slopes: Rodadero, Iztaccíhuatl volcano, México. *Earth Surface Processes and Landforms*, 36:1209-1217. DOI:10.1002/esp.2146.

Stoffel M, Corona C. (2014). Dendroecological dating of geomorphic disturbance in trees. *Tree-Ring Research*, 70(1):3-20. DOI:10.3959/1536-1098-70.1.3.

Sultan SE, Barton K, Wilczek AM. (2009). Contrasting patterns of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners. *Ecology*, 90:1831-1839. (doi:10.1890/08-1064.1)

Tarbuck E, Lutgens F. (2005). *Ciencias de la tierra: una introducción a la geología física*. (8ª Ed). Madrid: Pearson prentice hall.

Valladares F, Arrieta S, Aranda I, Lorenzo D, Sanchez-Gomez D, Tena D, Suárez F, Alberto Pardos J. (2005) Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental Mediterranean sites. *Tree Physiology*, 25:1041-1052.

Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala M. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94:1103-1116.

Velázquez A, Torres A, Bocco G. (2003). *Las enseñanzas de San Juan. Investigación participativa para el manejo integral de recursos naturales*. INE-SEMARNAT, México.

Villanueva J, Cerano J, Vazquez L, Stahle D, Fulé P, Yocom L, Franco O, Ruiz J. (2015). Red dendrocronológica del pino de altura (*Pinus hartwegii* Lindl.) para estudios dendroclimáticos en el noreste y centro de México. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 86:5-14.

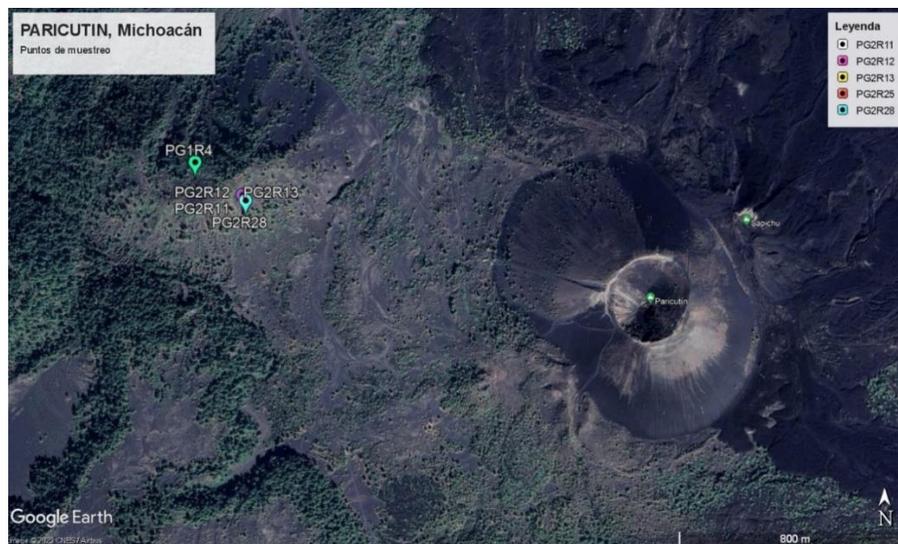
Waddington C.H. (1975). *The Evolution of an Evolutionist*. Edimburgo: Edinburgh University Press.

West-Eberhard M. (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford, Oxford University Press.

Zavala MA, Espelta JM, Caspersen J, Retana J. (2011) Interspecific differences in sapling performance with respect to light and aridity gradients in Mediterranean pine-oak forest: implications for species coexistence. *Canadian Journal of Forest Research*, - 41:1432-1444.

Apéndices

Apéndice 1. Fotografías del Paricutín y las cárcavas estudiadas.



Mapa A1. Fotografía aérea obtenida de *Google Earth* de la zona de estudio, donde se muestra la distancia entre el volcán y los puntos de muestreo.



Mapa A2. Fotografía aérea obtenida de *Google Earth* de la zona de estudio, se observa con mayor acercamiento la distancia entre las áreas de muestreo.



Fotografía 1. Imagen tomada en la zona de colecta, se presentan las secciones de muestreo de una raíz expuestas a erosión en una cárcava, perteneciente a un individuo de *Pinus pseudostrobus*. Obtenida del registro fotográfico de campo del Dr. Osvaldo Franco-Ramos.

Apéndice II. Cuadros que sintetizan la estadística descriptiva para las raíces estudiadas.

Cuadro A1. Valores de la media, desviación estándar (D.E.) y mínimo-máximo para la raíz número 4.

Muestra	REGIÓN CENTRAL				CAMBIUM			
	INFERIOR		SUPERIOR		INFERIOR		SUPERIOR	
	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.
A, temprana	66.68±6.33	(51.63-73.45)	45.47±5.33	(37.79-54.43)	39.74±4.75	(23.20-37.28)	36.19±5.27	(27.09-43.26)
A, tardía	14.65±3.33	(9.39-2085)	16.59±4.16	(8.33-23.49)	18.21±4.62	(9.38-27.13)	17.22±4.29	(9.39-23.64)
B, temprana	72.52±14.70	(50.28-101.42)	79.31±11.29	(60.28-96.67)	58.36±10.08	(39.07-70.84)	52.25±6.56	(45.85-66.25)
B, tardía	12.67±4.81	(6.77-21.36)	19.25±2.20	(14.07-23.96)	13.27±3.07	(8.35-17.06)	11.28±2.72	(7.29-15.33)
C, temprana	Sin información	Sin información	62.63±9.63	(47.22-81.77)	64.07±6.93	(47.54-73.14)	34.56±9.09	(21.58-47.88)
C, tardía	Sin información	Sin información	Sin información	Sin información	12.63±2.97	(8.33-16.67)	17.1±5.05	(10.62-25.86)
D, temprana	65.93±7.33	(48.20-74.14)	70.07±9.34	(58.00-87.21)	71.34±5.88	(50.04-79.14)	37.79±12.53	(21.88-60.99)
D, tardía	22.51±5.14	(14.06-32-80)	16.37±3.19	(10.23-20.83)	25.90±6.38	(13.79-32.40)	17.35±3.50	(13.55-23.13)
E, temprana	69.26±11.97	(43.86-82.92)	76.92±22.92	(42.30-103.41)	81.36±13.19	(57.53-96.13)	53.52±7.22	(46.71-72.48)
E, tardía	14.95±2.47	(11.88-20.32)	15.00±3.60	(7.88-22.18)	23.05±5.68	(14.62-32.82)	16.35±5.49	(9.39-31.77)
Ga, temprana	67.33±13.00	(47.88-85.89)	67.76±12.63	(46.11-83.00)	Sin información	Sin información	70.03±6.30	(63.04-80.24)
Ga, tardía	10.72±2.80	(5.75-14.58)	14.41±2.68	(10.94-18.88)	19.10±3.57	(15.54-25.26)	18.91±5.62	(11.99-29.80)
Gb, temprana	71.57±12.85	(50.78-94.80)	56.29±8.15	(45.80-68.96)	61.48±16.05	(35.48-81.98)	58.07±13.35	(41.93-81.29)
Gb, tardía	15.59±3.58	(10.94-23.44)	12.52±2.48	(9.73-16.87)	Sin información	Sin información	20.63±4.30	(14.82-25.02)
H, temprana	59.56±16.16	(38.04-88.55)	68.70±18.19	(20.64-85.87)	78.03±5.45	(67.99-83.67)	43.52±8.67	(36.49-61.72)
H, tardía	17.30±4.14	(11.13-24.57)	16.03±2.98	(13.19-20.76)	23.23±5.45	(16.96-33.66)	18.70±4.22	(14.17-25.26)

Cuadro A1.1. Comparación para la raíz R4

COMPARACIÓN RAÍZ 4								
Muestra	RCI vs RCS		RCI vs CamI		RCS VS CamS		CamI vs CamS	
	Diferencia significativa	Cambios						
A, temprana	*	21.2	*	27		9.3		3.5
A, tardía		2.1		3.6		0.63		0.99
B, temprana		6.8	*	14	*	27		6
B, tardía		6.5		0.7		8		1.99
C, temprana		-		-	*	28	*	29.5
C, tardía		-		-		-		4.5
D, temprana		4.1		5.4	*	32	*	33.5
D, tardía		6.1		3.4		1		8.5
E, temprana		8	**	12.1	*	23.4	*	27.8
E, tardía		0.05		8.1		1.35		6.7
Ga, temprana		0.3		-		2.2		-
Ga, tardía		3.7		8.4		4.5		0.2
Gb, temprana	*	15.2	*	10.1		1.8		3.4
Gb, tardía		3		-		8.1		-
H, temprana		9.2	**	18.4	*	25.2	*	34.5
H, tardía		1		5.9		2.7		4.5

Nomenclatura: RCI=Región central inferior, RCS=Región central superior, CamI=cambium inferior, CamS=cambium superior

*

Cuadro A2. Valores de la media y desviación estándar (D.E.), valor mínimo y máximo para la raíz número 11.

Muestra	REGIÓN CENTRAL				CAMBIUM			
	INFERIOR		SUPERIOR		INFERIOR		SUPERIOR	
	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.
A, temprana	58.77±2.13	(56.20–61.40)	77.98±8.36	(59.46–87.82)	57.79±14.54	(33.90–75.80)	36.19±5.27	(27.09–43.26)
A, tardía	Sin información	Sin información	25.76 ±7.27	(17.15 –45.65)	31.40±5.95	(22.20–40.42)	17.22±4.29	(9.39–23.64)
B, temprana	62.59±13.65	(27.66–79.31)	76.60±7.31	(59.46–87–82)	57.40±12.91	(33.90–75.80)	56.96±9.63	(37.54–78.77)
B, tardía	25.57±5.53	(15.70–36.60)	32.26±10.15	(16.95–48.38)	31.40±5.95	(22.20–4.42)	23.65±5.97	(15.65–45.54)
C, temprana	Sin información	Sin información	62.63±9.63	(47.22–81.77)	64.07±6.93	(47.54–73.14)	34.56 ± 9.09	(21.58–47.88)
C, tardía	Sin información	Sin información	Sin información	Sin información	12.63±2.97	(8.33–16.67)	17.1±5.05	(10.62–25.86)

Cuadro A2.1. Comparación para la raíz R11

COMPARACIÓN RAÍZ 11								
Muestra	RCI vs RCS		RCI vs CamI		RCS VS CamS		CamI vs CamS	
	Diferencia significativa	Cambios						
	A, temprana	**	19.2		1	*	41.7	*
A, tardía	-	-		-		8.5	*	14.2
B, temprana	**	14		5.2	*	19.7		0.5
B, tardía		6.7		6		8.6		7.8
C, temprana	-	-		-	*	28	*	29.5
C, tardía	-	-		-		-		4.5

Cuadro A3. Raíz. Valores de la media y desviación estándar (D.E.), valor mínimo y máximo para la raíz 12

Muestra	REGIÓN CENTRAL				CAMBIUM			
	INFERIOR		SUPERIOR		INFERIOR		SUPERIOR	
	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.
A, temprana	48.15±23.50	(12.02-91.27)	42.79 ±8.35	(27.87-57.87)	61.22 ±9.09	(46.94-77.46)	53.67±11.57	(35.42-76.17)
A, tardía	23.62±5.76	(10.44-40.00)	20.29±4.59	(13.04-30.41)	34.79±8.52	(19.56-53.71)	18.79±6.93	(10.43-31.40)

Cuadro A3.1 Comparación para la raíz R12

COMPARACIÓN RAÍZ 12								
Muestra	RCI vs RCS		RCI vs CamI		RCS VS CamS		CamI vs CamS	
	Diferencia significativa	Cambios						
A, temprana		5.3	**	13.05	**	10.8		7.6
A, tardía		3.3	*	11.2		1.5	*	16

Cuadro A4. Raíz. Valores de la media y desviación estándar (D.E.), valor mínimo y máximo para la raíz 13

Muestra	REGIÓN CENTRAL				CAMBIUM			
	INFERIOR		SUPERIOR		INFERIOR		SUPERIOR	
	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.
A, temprana	34.42±5.24	(27.90-43.34)	38.68±6.69	(26.21-54.84)	36.28±6.19	(28.62-49.56)	43.86±6.89	(31.83-56.24)
A, tardía	9.16±32.92	(9.39-20.85)	13.14±2.86	(8.35-19.25)	17.25±4.57	(7.02-25.04)	26±5.29	(15.70-39.80)
B, temprana	39.87±5.01	(31.53-50.85)	49.75±6.08	(36.32-60.10)	44.31±8.13	(32.83-61.40)	44.64±8.10	(27.87-59.38)
B, tardía	19.05±3.63	(14.34-24.81)	23.57±4.85	(14.40-35.11)	15.56±3.71	(10.43-23.50)	14.97±3.04	(9.93-19.60)
C, temprana	56.73±11.77	(31.53-50.85)	62.63±9.63	(47.22 81.77)	45.59±8.44	(30.02-73.58)	49.18±6.55	(27.38-64.22)
C, tardía	32.20±82.83	(8.75-40.44)	Sin información	Sin información	16.26±4.71	(782-28.80)	13.85±5.83	(5.83-33.90)
D, temprana	38.66±8.80	(23.79-56.80)	68.40±11.79	(49.56-96.25)	44.40±9.42	(50.04-79.14)	46.95±7.84	(34.52-59.83)

D, tardía	16.27±6.10	(7.82-28.59)	26.56±5.55	(15.86-35.42)	17.27±5.03	(9.22-27.41)	19.28±6.45	(5.22-29.15)
E, temprana	77.62±13.64	(455.15-103.32)	63.06±11.37	(40.44-85.95)	47.52±8.98	(26.88-65.48)	69.25±9.33	(46.65-92.72)
E, tardía	31.40±7.41	(14.34-47.39)	30.18±7.22	(15.70-44.81)	26.64±5.26	(15.65-34.52)	17.79±7.94	(8.25-35.87)
F, temprana	Sin información	Sin información	79.32±13.02	(17.49-48.50)	Sin información	Sin información	33.31±7.38	(22.28-43.18)
F, tardía	Sin información	Sin información	30.68±8.53	(61.29-10.83)	Sin información	Sin información	14.50±3.06	(7.60-22.28)
G, temprana	83.71±15.51	(58.67-115.79)	88.13±16.68	(64.20-12.39)	26.53±6.29	(14.40-43.04)	70.20±8.53	(56.06-86.68)
G, tardía	43.12±6.52	(29.15-55.59)	37.08±8.46	(19.60-53.47)	20.71±4.75	(11.81-31.32)	36.36±8.73	(24.77-53.50)
H, temprana	78.07±11.07	(48.24-93.87)	Sin información	Sin información	Sin información	Sin información	54.30±10.59	(31.72-73.13)
H, tardía	28.07±7.72	(14.34-44.81)	Sin información	Sin información	Sin información	Sin información	27.82±8.63	(11.81-47.22)
I, temprana	81.63±21.36	(43.34-125.84)	83.33±13.79	(56.92-11.25)	65.34±15.51	(33.92-11.18)	66.47±11.06	(43.04-93.92)
I, tardía	28.35±8.50	(9.13-56.08)	24.30±9.24	(12.02-49.65)	26.80±6.53	(15.65-45.26)	26.48±7.39	(10.75-43.02)
J, temprana	80.85±16.77	(55.15-111.75)	69.61±12.13	(45.71-99.37)	46.34±30.25	(13.02-99.94)	48.03±23.19	(17.73-104.34)
J, tardía	29.64±5.59	(16.95-43.73)	24.30±7.35	(9.40-39.31)	12.29±6.08	(4.12-36.32)	14.47±7.58	(5.52-39.20)
K, temprana	70.60±14.71	(40.44-99.16)	Sin información	Sin información	85.61±19.50	(56.10-15.55)	81.24±25.72	(31.83-133.90)
K, tardía	28.13±8.17	(11.81-52.15)	Sin información	Sin información	28.08±7.87	(14.58-49.61)	27.62±13.11	(5.83-59.03)
L, temprana	63.51±11.41	(40.16-88.74)	59.68±12.88	(27.66-91.39)	63.88±17.18	(35.61-10.70)	48.63±14.06	(28.80-82.15)
L, tardía	37.47±7.09	(21.86-55.33)	27.94±10.93	(6.52-52.22)	18.77±5.61	(7.60-35.42)	22.73±9.76	(9.13-49.97)
M, temprana	68.72±9.94	(43.83-91.72)	58.52±10.47	(35.80-83.87)	51.23±11.24	(28.68-77.00)	61.15±14.65	(32.62-90.79)
M, tardía	26.26±8.62	(10.43-50.31)	31.48±6.61	(17.49-44.12)	23.06±7.05	(8.25-35.11)	28.43±8.87	(13.10-47.83)

N, temprana								
N, tardía	Sin información	Sin información	35.43±13.70	(14.58-62.97)	23.69±8.53	(7.82-49.01)	28.48±8.23	(10.51-55.70)

COMPARACIÓN RAÍZ 13								
Muestra	RCI vs RCS		RCI vs CamI		RCS VS CamS		CamI vs CamS	
	Diferencia significativa	Cambios						
A, temprana		4.3		1.8		5.2		7.5
A, tardía		4		8	**	12.9		8.8
B, temprana	**	10		4.4		5.1		0.3
B, tardía		4.6		3.5		8.6		0.5
C, temprana		6	*	11.1	*	13.5		3.6
C, tardía		-	*	16		-		2.4
D, temprana	**	29.7		5.7	*	21.4		2.5
D, tardía	**	10.3		1		7.4		2
E, temprana	*	14.6	*	30.1		6.2	**	21.7
E, tardía		1.2		4.8	*	12.4		8.8
F, temprana		-		-	*	46		-
F, tardía		-		-	*	16.2		-
G, temprana		4.4	*	57.2	*	18	**	43.7
G, tardía		6.12	*	22.4		0.8		15.7
H, temprana		-		-		-		-
H, tardía								

		-		-		-		-
I, temprana		1.7	*	16.3	*	16.8		1.2
I, tardía		4		1.5		2.2		0.3
J, temprana	*	11.2	*	34.5	*	21.6		1.7
J, tardía		5.3	*	17.3		9.8		2.2
K, temprana		-	**	15		-		4.4
K, tardía		-		0.05		-		0.4
L, temprana		3.8		0.4	*	11.1	*	15.3
L, tardía		9.5	*	18.7		5.2		4
M, temprana	*	10.2	*	17.5		2.6	**	10
M, tardía		5.2		3.2		3.1		5.4
N, temprana								
N, tardía		-		-		7		4.8

Cuadro A4.1. Comparación para la raíz R13

Cuadro A5. Raíz. Valores de la media y desviación estándar (D.E.), valor mínimo y máximo para la raíz 25

Muestra	REGIÓN CENTRAL				CAMBIUM			
	INFERIOR		SUPERIOR		INFERIOR		SUPERIOR	
	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E.	Valor mínimo-valor máx.
A, temprana	48.15±23.50	12.02 - 91.27	63.60±10.87	45.63 - 89.61	69.69±9.93	47.10 - 91.27	59.30±8.35	44.41-72.00
A, tardía	20.70±6.15	10.05 - 36.60	19.28±5.69	10.05 36.53	20.64±5.99	12.02 - 41.80	21.56±10.35	7.02 - 54.23
B, temprana	43.56±9.81	24.70-69.15	44.29±13.24	26.93-74.73	35.61±13.25	21.00-73.12	54.92±9.72	31.40 78.50
B, tardía	12.39±4.48	5.00-25.71	16.11±4.67	6.65 26.88	13.21±5.52	6.00-25.08	17.82±5.26	9.22-26.11
C, temprana	48.47±9.70	27.50 - 67.52	54.25±15.34	37.90 - 92.80	40.54±16.79	14.10 - 78.02	59.70±14.20	30.10 - 90.56
C, tardía	12.27±4.75	5.22 - 24.04	18.44±5.87	6.52 - 34.12	18.44±5.87	6.52 - 34.12	17.30±7.07	6.25 - 36.53

Cuadro A5.1. Comparación para la raíz R25

COMPARACIÓN RAÍZ 25								
Muestra	RCI vs RCS		RCI vs CamI		RCS VS CamS		CamI vs CamS	
	Diferencia significativa	Cambios						
A, temprana	**	15.4	**	21.5		4.3	*	10.4
A, tardía		1.4		0.06		2.3		1
B, temprana		0.7		8	**	10.6		19.3
B, tardía		3.7		0.8		1.7		4.6
C, temprana		5.7		8.3		5.5	**	19.2
C, tardía		6.1		6.1		1.1		1.1

Cuadro A6. Raíz. Valores de la media y desviación estándar (D.E.), valor mínimo y máximo para la raíz 28.

Muestra	REGIÓN CENTRAL				CAMBIUM			
	INFERIOR		SUPERIOR		INFERIOR		SUPERIOR	
	Media/D.E	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E	Valor mínimo-valor máx.	Media/D.E	Valor mínimo-valor máx.
A, temprana	97.87±9.26	(80.84-12.15)	85.36±8.83	(69.11-99.51)	71.38±15.15	(43.04-93.95)	61.30±9.62	(46.13-82.10)
A, tardía	32.13±15.15	(17.73-61.44)	29.07±11.44	(17.15-56.61)	23.72±5.11	(13.30-34.12)	29.29±5.57	21.22-39.42)
B, temprana	75.84±7.86	(62.69-89.70)	66.08±13.31	(45.80-93.31)	54.41±10.22	(35.30-71.81)	51.29±8.14	(36.60-65.24)
B, tardía	19.73±8.58	(13.04-50.78)	22.55±6.46	(9.49-31.29)	18.10±3.76	(10.43-24.74)	17.04±4.52	(8.25-26.11)
C, temprana	77.29±7.69	(58.55-91.50)	59.85±8.84	(44.55-77.70)	32.52±6.14	(21.02-45.80)	41.73±6.97	(29.56-51.71)
C, tardía	14.15±7.85	(5.22-37.08)	13.08±4.18	(5.83-23.77)	15.13±3.58	(7.82-20.90)	24.84±5.87	(15.91-37.61)
D, temprana	66.94±13.48	(47.40-89.44)	79.41±13.16	(54.28-10.77)	40.38±8.05	(26.40-56.61)	43.27±9.18	(29.76-60.50)
D, tardía	18.30±5.74	(13.04-30.33)	13.76±3.13	(7.60-19.38)	18.76±4.41	(12.84-27.41)	15.69±4.35	(8.35-26.24)
E, temprana	74.60±15.16	(44.35-10.00)	84.50±12.55	(57.25-10.43)	45.29±9.12	(33.01-69.10)	45.96±7.93	(30.10-62.39)

E, tardía	22.09±7.11	(14.40-36.60)	18.97±5.20	(11.14-30.99)	19.91±5.28	(13.04-32.70)	16.90±4.55	(7.82-22.32)
F, temprana	55.38±9.73	(38.35-70.45)	72.88±9.65	(57.19-93.66)	58.48±11.87	(36.53-84.91)	33.31±7.38	(22.28-43.18)
F, tardía	16.33±3.95	(11,14-28.21)	14.74±4.14	(6.62-23.61)	22.61±3.96	(15.70-28.86)	21.17±4.91	(13.04-31.53)
G, temprana	67.79±9.78	(41.23-84.30)	66.33±15.22	(36.53-10.40)	45.98±23.98	(15.91-84.84)	24.89±5.68	(10.18-35.59)
G, tardía	17.51±4.21	(8.25-26.59)	18.25±7.76	(4.70-35.97)	16.96±6.33	(6.65-28.59)	13.50±3.48	(7.60-19.86)

Cuadro A6.1. Comparación para la raíz R28

COMPARACIÓN RAÍZ 28								
Muestra	RCI vs RCS		RCI vs CamI		RCS VS CamS		CamI vs CamS	
	Diferencia significativa	Cambios						
A, temprana	*	12.5	*	26.5	*	24.1	*	10.1
A, tardía		3.1		8.4		0.22		5.6
B, temprana		9.8	*	21.4	*	14.7		3.1
B, tardía		2.8		1.6		5.5		1.1
C, temprana	*	17.5	*	44.8		18.1		9.2
C, tardía		1		1		12		9.7
D, temprana	**	12.5	*	26.5	*	36.1		3
D, tardía		4.5		0.4		2		3
E, temprana	**	10	*	29.3	*	38.5		0.7
E, tardía		3		2		2		3
F, temprana		17.6		3.1		39.6		25.2

	**				*		*	
F, tardía		1.6		6.3		6.5		1.4
G, temprana		1.5	*	21.9	*	41.4	*	21
G, tardía		0.7		0.5		4.7		3.4