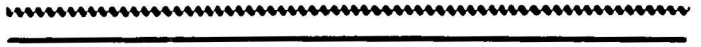


00322

22



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO



FACULTAD DE CIENCIAS

CORRELACIONES EN FORMA DE VIDA Y ECOLOGIA CON CARACTERISTICAS DE ELEMENTOS DE VASO EN *Pedilanthus* (Euphorbiaceae), CON COMENTARIOS SOBRE SU ESTADO DE CONSERVACION ACTUAL BASADOS EN TRABAJO DE CAMPO RECIENTE.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

NATALIA IVALU CACHO GONZALEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARK EARL OLSON



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM

2003

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

A



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la

Facultad de Ciencias

Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: *Correlaciones en forma de vida y ecología con características de elementos de vaso en Pedilanthus (Euphorbiaceae), con comentarios sobre su estado de conservación actual basados en trabajo de campo reciente.*

realizado por **Natalia Ivalú Cacho González**

con número de cuenta **9550389-1**, quien cubrió los créditos de la carrera de: **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de Tesis

Propietario Dr. Mark Earl Olson

Propietario M. en C. Gerardo Rivas Lechuga

Propietario Dra. Susana Aurora Magallón Puebla

Suplente M. en C. Aurora Zlotnik Espinosa

Suplente M. en C. Jaime Jimenez Ramírez

Mark Olson
Gerardo Rivas Lechuga
Susana Magallon
Aurora Zlotnik
Jaime Jimenez Ramirez

Consejo Departamental de Biología

Juan Manuel Rodríguez Chávez
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

B

Este trabajo va dedicado a todos quienes de alguna forma han hecho del proceso de nuestra altaración algo valioso. Gracias.

A todos los que en 1999-2000 lucharon por defender la UNAM, dando una parte o un todo en su vida por no entregar a los dueños del dinero lo que es del pueblo.

Al CGH y todos los que lo han hecho posible, a todas las organizaciones y los individuos que entonces formaron parte de ese gran movimiento social, ejemplo de entereza y convicción. Dimos todo, y habríamos dado más.

A mi familia: A Ofe, por tu amor y apoyo constantes. A Oscar, por tu sentido del humor y de la justicia, y por enseñarme el valor de la razón y del trabajo. A Raquel, por tu amistad, tu solidaridad y tu entrega, por tu amor a la vida y por enseñarme a trabajar. Hermo, sin ti la infancia no hubiera sido divertida, eres como un buen aderezo. Dany, gracias por enseñarme la niñez desde otra perspectiva, eres genial. A todos, por su tiempo, disposición a ayudar, comprensión y paciencia.

A aquellos que al hacer realidad el Comedor Estudiantil, el Café Ciencias y Eduktodos muestran que una Universidad pensada para todos es posible.

A mis amigos y compañeros de la lucha: Marco, Efraín, Arturo, Marco Patines, Genaro, Sergio Galletita, Melina, Gabriel, Chino, Leti, Pita, Martín, Toño, Javier, Salvador, Rosa, Mario, Ana, Fach, Bicho, David Mosca, Joel, Julia, Vini, Aline, Isra, Rodolfo, y toda la banda de los Talleres Estudiantiles y del movimiento.

A mis maestros: María de los Ángeles Aguilar y Margarita Ponce, Ana María López-Colomé, Saúl Cano, Guillermo Gómez y Gerardo Rivas, María Esther Martínez, Miguel Ángel Palomino, María Eugenia Gonsebat y Julio Ríos, Virgilio Arenas y Jena Rosado, Daniel León, Jorge González, Michele Gold y Javier Fernández.

A mis amigos de la carrera: Luisa, Laura, Julieta, Saúl Cano, Enrique Quiquirrín, Pawis, Edmundo y Ofe, Gabriel del Angel, Kicho, Bárbara, Germán, Bernardo, Coquis y Pablo. A Raymundo, Don Enrique, Don José, Víctor y todos los laboratoristas de la Facultad de Ciencias por su ayuda en mi paso por sus aulas.

A mis amigos Julieta, Monse, Gaby, Chuckry, Genaro, Rosalinda Medina, Enrique González, Edmundo, Ofelia, César, Lidia, Leo, Rocío, por hacer agradables esos días en el Instituto de Biología. A José Luis Olguín por su gran trabajo, disposición y buen humor, todos constantes. A los chicos de la biblioteca, Gume, Andrés y Miguel por su gran disposición a ayudar y por lograr una atmósfera amigable a la biblioteca del Instituto. A Aurelia y Raúl por las pláticas en la entrada.

Muy especialmente: Marco, por todo lo compartido, por tu gran nobleza, generosidad, tu entrega y tu amor... Fach por tu gran amistad, Mark por tu entusiasmo, por creer en mi y por todo lo demás, Gerardo Rivas por tus pláticas y orientaciones, Julieta por los buenos momentos, Antonio Bolívar por enseñarme un mundo maravilloso que los libros llevan escondido, Javier Fernández por resistir y por develar continuamente la esencia de la matemática. A Marcela, Coquis y la Chata, a Rorrito, y a Nelly, Maricela, Ari, Sonia y Juan Arturo, por abrir un espacio en sus familias para mi.

Agradecimientos

En la elaboración de este trabajo, en primerísimo lugar, agradezco a Mark Olson, por sugerir el tema, por toda la confianza y libertad para llevarlo a cabo, y por toda la paciencia, ayuda y el entusiasmo siempre presente. Julieta Rosell ayudó con la parte estadística del trabajo, Gabriel del Ángel y Gaby Sánchez con el mapa, y a Monse, gracias por esas tardes de "formación editorial".

A Gerardo Rivas, Susana Magallón, Aurora Zlotnik y Jaime Jiménez agradezco su cuidadosa revisión del manuscrito y sus valiosos comentarios en el espíritu de mejorarlo.

A todos los campesinos cuya ayuda fue fundamental en el trabajo de campo, en especial a Trinidad, Marta y José del Ejido El Desmoronado, a Don Chema del Rancho La Parota, y a Don Raymundo, Doña Viki y Noe de la Finca La Concordia.

Al Instituto de Biología de la UNAM por las facilidades prestadas. El proyecto *Un enfoque con base en caracteres múltiples para el estudio de la evolución estructural en Angiospermas*, del que este trabajo forma parte, es financiado por el programa PAPIIT.

Correlaciones en forma de vida y ecología con
características de elementos de vaso en
Pedilanthus (Euphorbiaceae), con comentarios
sobre su estado de conservación actual basados
en trabajo de campo reciente

RESUMEN

Este trabajo consta de dos partes. La primera es un estudio anatómico que busca probar hipótesis previamente formuladas en estudios de anatomía comparada con respecto a posibles correlaciones de caracteres de elemento de vaso con condiciones ecológicas en *Pedilanthus* (Euphorbiaceae), un grupo que si bien es pequeño (15 especies), presenta una gran variación en formas de vida. La segunda parte es una evaluación del estado de conservación actual de *Pedilanthus* a la luz de un trabajo de campo extensivo en busca de muestras para el estudio anatómico.

Correlaciones de características anatómicas de elementos de vaso con condiciones ecológicas. Se examinaron el diámetro de los vasos, su agrupamiento, longitud, forma y densidad, la forma y tamaño de las punteaduras intervasculares y vaso-parénquima, la morfología de su placa de perforación, variaciones en el área conductiva, anillos de crecimiento, diámetro del tallo y porcentaje de xilema en el mismo. Se analizaron las diferencias entre las especies leñosas y las suculentas para cada una de las características señaladas y correlaciones entre las variables estudiadas, y se hizo un análisis de componentes principales (PCA).

El porcentaje de xilema se muestra como un parámetro cuantitativo útil en la distinción entre especies leñosas y suculentas. Los otros caracteres que mostraron diferencias significativas entre ambos grupos fueron el agrupamiento de vasos y la longitud de los elementos de vaso. En otros casos, las diferencias esperadas se observaron aunque no fueron estadísticamente significativas, o bien, no fueron observadas, lo cual se atribuye a un enmascaramiento por factores alométricos.

El análisis de PCA muestra que los tres primeros factores explican 74.6% de la variación observada. *Pedilanthus* se muestra como un complejo de especies con distintos grados de suculencia en el que si bien pueden distinguirse extremos de especies más bien leñosas y suculentas, hay especies en las que las diferencias en las formas de vida no son claras, pues a pesar de presentar un hábito arbóreo, un tronco masivo con apariencia leñosa y un alto porcentaje de xilema, también presentan características propias de especies suculentas, como elementos de vaso cortos con diámetros grandes, paredes delgadas y punteaduras grandes. En estas especies, la anatomía de la madera no es del todo

congruente con el hábito. Se hace necesario ampliar el muestreo para lograr mayor resolución en varios aspectos del estudio, entre ellos, observar e incorporar la variación intraespecífica.

Si bien se observaron correlaciones en las características anatómicas de los elementos de vaso con condiciones ecológicas, también se observaron correlaciones alométricas que pueden confundir y en el mejor de los casos restar contundencia a los patrones observados, como la covariación en el diámetro de los elementos de vaso y el diámetro del tallo. Sin embargo, serían necesarios estudios alométricos y fisiológicos para aclarar la cuestión. Así, se hacen evidentes la falta y necesidad de estudios interdisciplinarios de anatomía comparada con alometría los cuales permitan distinguir correlaciones alométricas de correlaciones anatómico-ecológicas. Asimismo, estudios que relacionen aspectos de biomecánica, fisiología, ecología y sistemática se hacen necesarios para poner a prueba varias de las preguntas que los estudios de anatomía comparada sugieren.

El estado de conservación de Pedilanthus. En esta parte del trabajo se da cuenta del redescubrimiento de *Pedilanthus pulchellus* y se presenta una evaluación formal de su estado de conservación siguiendo el Método de Evaluación de Riesgo (MER) de extinción para especies silvestres de México (SEMARNAT, 2002). *Pedilanthus pulchellus* se muestra como una especie en peligro de extinción debido a que su área de distribución es extremadamente pequeña, su vulnerabilidad biológica intrínseca es alta, los impactos actuales en su hábitat son considerables, y la facilidad con la que éste puede ser alterado negativamente. También se presentan notas y comentarios sobre el posible estado de conservación de otras especies de *Pedilanthus* para las cuales la información para una evaluación formal no es suficiente. Finalmente, se hacen comentarios sobre las implicaciones del estado de conservación de este grupo.

Contenido

Resumen	4
Presentación.....	10
I. CORRELACIONES EN FORMA DE VIDA Y ECOLOGÍA CON CARACTERÍSTICAS DE ELEMENTOS DE VASO EN <i>PEDILANTHUS</i> (EUPHORBIACEAE)	
INTRODUCCIÓN	11
Diversidad de anatomía y formas de vida en el trópico seco	11
El "género" <i>Pedilanthus</i>	13
Relaciones filogenéticas de Euphorbiaceae y <i>Pedilanthus</i>	13
La madera como modelo y los caracteres de los elementos de vaso	15
Caracteres estudiados e hipótesis específicas	17
Agrupamiento	17
Diámetro	19
Punteaduras	19
Longitud de los elementos de vaso	20
Grosor de pared	21
Densidad de vasos (número de vasos por mm ² de sección transversal)	21
Área conductiva (densidad de vasos por área promedio de vasos)	21
Anillos de crecimiento	22
Morfología de la placa de perforación	22
Forma de vasos en corte transversal	23
Parénquima axial	23
Implicaciones sistemáticas	24
MATERIALES Y MÉTODOS	25
Campo	25
Laboratorio	25
Maceraciones	25
Cortes	25
Mediciones	26
Observaciones anatómicas cualitativas	29
Análisis estadísticos	30
RESULTADOS	31
Generalidades	31
Descripciones de las especies	33
<i>Pedilanthus finkii</i> Boissier	34
<i>Pedilanthus palmeri</i> Millspaugh	35
<i>Pedilanthus calcaratus</i> Schlechtendal	36
<i>Pedilanthus calcaratus</i> Schlechtendal	37
<i>Pedilanthus coalcomanensis</i> Croizat	38

<i>Pedilanthus connatus</i> Dressler y Sacamano.....	39
<i>Pedilanthus cymbiferus</i> Schlechtendal.....	40
<i>Pedilanthus pulchellus</i> Dressler.....	41
<i>Pedilanthus bracteatus</i> (Jacq.) Boiss.....	42
<i>Pedilanthus diazlananus</i> Lomelí y Sahagún.....	43
<i>Pedilanthus macrocarpus</i> Bentham.....	44
<i>Pedilanthus tehuacanus</i> Brandegees.....	45
<i>Pedilanthus tomentellus</i> Robins. y Greenm.....	46
<i>Pedilanthus nodiflorus</i> Millspaugh.....	47
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit.....	48
Análisis estadísticos.....	65
Diferencias entre hábitos.....	65
Correlaciones entre variables.....	65
Análisis de componentes principales (PCA).....	66
DISCUSIÓN.....	68
Diferencias entre grupos y correlación entre variables.....	68
Porcentaje de xilema.....	68
Agrupamiento de vasos.....	68
Longitud de los elementos de vaso.....	69
Diámetro de los elementos de vaso.....	70
Área conductiva.....	71
Densidad de vasos.....	72
Punteaduras.....	72
Grosor de pared de los elementos de vaso.....	74
Diámetro de los elementos de vaso y el grosor de su pared.....	74
Área conductiva y diámetro y longitud de elementos de vaso.....	75
Análisis de componentes principales (PCA).....	75
Propuestas filogenéticas.....	77
Estudios futuros.....	78
REFERENCIAS.....	80

II. ESTADO DE CONSERVACIÓN ACTUAL DE *PEDILANTHUS* NECKER

INTRODUCCIÓN	82
MATERIALES Y MÉTODOS.....	85
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	87
Estimación del MER para <i>Pedilanthus pulchellus</i> Dressler	87
Distribución geográfica de <i>Pedilanthus pulchellus</i>	87
Condición del hábitat.....	88
Vulnerabilidad biológica intrínseca.....	88
Impacto por actividad humana.....	89
Resultado global del MER para <i>Pedilanthus pulchellus</i>	90
Implicaciones taxonómicas, culturales y económicas.....	90
Especies de <i>Pedilanthus</i> sujetos potenciales de conservación	91
<i>Pedilanthus gracilis</i>	91
<i>Pedilanthus tomentellus</i>	92
<i>Pedilanthus bracteatus</i>	93
<i>Pedilanthus tehuacanus</i>	93
<i>Pedilanthus connatus</i>	93
Especies endémicas a México cuyo riesgo es menor	94
<i>Pedilanthus cymbiferus</i>	94
<i>Pedilanthus palmeri</i>	94
<i>Pedilanthus macrocarpus</i>	94
<i>Pedilanthus diazlunanus</i>	94
<i>Pedilanthus finkii</i>	95
Especies cuyo rango de distribución se extiende más allá de México	95
<i>Pedilanthus calcaratus</i>	95
<i>Pedilanthus nodiflorus</i>	95
<i>Pedilanthus tithymaloides</i>	95
REFERENCIAS	97
APÉNDICES	
I.....	98
II.....	101
III.....	102
IV.....	103

PRESENTACIÓN

Este trabajo es parte de un proyecto que busca comprender la evolución de la gran diversidad en formas y tamaños que se observa en las dicotiledóneas. Dicho enfoque se centra en las plantas de zonas tropicales secas y utiliza el método comparativo como herramienta de aproximación para tal fin.

Las relaciones forma-función similares en taxa filogenéticamente distantes son evidencia fuerte para la inferencia de que tales relaciones confieren ventajas en la supervivencia y el éxito evolutivo de los taxa involucrados y de los individuos que pertenecen a ellos, y que son el producto de la selección natural. Así, la convergencia constituye la línea de evidencia más robusta de la adaptación como un proceso (Niklas, 1994).

Los tallos y raíces son relativamente pobres en caracteres con importancia filogenética, pero ricos en características que reflejan procesos adaptativos. Por su parte, el método comparativo descansa en la idea de que las poblaciones o especies pueden ser concebidas como replicados cuya comparación es útil para poner a prueba hipótesis de adaptación. Si bien el método comparativo no permite una manipulación completa de las variables y condiciones evaluadas, hace posible poner a prueba hipótesis que involucran una gama de taxa mucho mayor de lo que sería posible con un enfoque experimental.

La disponibilidad de hipótesis filogenéticas moleculares ha hecho posible poner a prueba ciertas ideas fundamentales para la biología comparada, en particular, la evaluación de la congruencia de los caracteres morfológicos con los moleculares.

Así, son parte de esta línea general, estudios de morfología comparada a distintas escalas diseñados para inferir la acción de la selección natural en la evolución de las plantas estudios de ontogenia vegetal en un contexto filogenético para inferir mecanismos de cambios evolutivos en ontogenia que hayan conducido a la diversidad morfológica actual, y la construcción de hipótesis filogenéticas útiles como marco de referencia para estudios de evolución morfológica y ontogenética, y para buscar sinapomorfias morfológicas.

Las zonas secas ocupan una porción importante de los trópicos. Debido a su buena calidad de suelo y a que albergan poblaciones humanas considerables, la destrucción de

estos hábitats es mucho más grave de lo que suele pensarse, y por lo mismo, avanza silenciosamente.

El estudio de la diversidad biológica no puede ser independiente del estudio y preocupación por su consevación. En este trabajo se hace evidente que un sistema sumamente útil para el estudio de las adaptaciones de plantas a ambientes estacionalmente secos como lo es *Pedilanthus* está en peligro inminente de desaparición o de una afección tal que le reste utilidad como sistema de estudio. En esta lógica, se busca, como línea general, promover la conservación de los grupos que están siendo estudiados, pues en este proceso nos familiarizamos con el estado en que se encuentran y podemos llamar la atención en casos que bien pudieran pasar inadvertidos. Esperamos que esto incida en lograr que estos sistemas vivos permanezcan, no sólo por su valor biológico intrínseco, sino por su valor como sistemas de estudio para diversas áreas del conocimiento y como fuentes potenciales de usos para beneficio de la humanidad.

I. Correlaciones en forma de vida y ecología con características de elementos de vaso en *Pedilanthus* (Euphorbiaceae)

INTRODUCCIÓN

Diversidad de anatomía y formas de vida en el trópico seco

Es un hecho bien conocido que los bosques tropicales perennifolios albergan la más alta diversidad de los ecosistemas terrestres en términos de número de especies por unidad de área. Sin embargo, se ha observado que las plantas leñosas en estos bosques muestran una tendencia hacia una diversidad de formas de vida limitada, probablemente como resultado de la homogeneidad en las condiciones ecológicas a lo largo del año. En contraste, en los bosques tropicales secos la heterogeneidad de hábitats y sustratos causados por la marcada estacionalidad de las lluvias es mucho más drástica, y la diversidad de formas de vida parece ser significativamente mayor (Medina, 1995). Esta alta diversidad en formas de vida es responsable de un gran número de estructuras posibles para las comunidades del trópico seco a lo largo de los gradientes de lluvia, las cuales cambian en términos de su altura, densidad de cobertura de suelo, proporción de árboles y arbustos, y la presencia de lianas, epífitas y hemiparásitas. También cambian los atributos funcionales de los componentes estructurales de tales comunidades (Medina, 1995).

El estudio de esta alta diversidad de formas de vida en el trópico seco y su correlación con anatomía es esencial para comprender la evolución estructural en las plantas de estas

zonas. A pesar de su enorme importancia, tales correlaciones aún no están bien entendidas (Olson y Carlquist, 2000; Olson, en prensa). Su estudio puede ser abordado de dos formas, principalmente. Una es el estudio de la flora de una región, observando los patrones de variación anatómica en función de la diversidad de forma de vida y las condiciones ecológicas. Otra posibilidad es el estudio de la variación anatómica dentro de uno o varios grupos lo suficientemente diversos como para representar la gran diversidad de formas de vida que caracteriza al trópico seco. Entre los pocos estudios realizados en zonas secas o con plantas de zonas secas pueden mencionarse el análisis de la flora de California del sur, realizado por Carlquist y Hoekman (1985) y el estudio sobre el género *Moringa* realizado por Olson y Carlquist (2001).

La flora del sur de California puede ser caracterizada como predominantemente de zonas secas con pequeños manchones méxicos, de modo que uno de los logros del análisis de esta flora (Carlquist y Hoekman, 1985) es una comparación que muestra varias de las adaptaciones de las plantas a la vida en zonas secas, sobre todo al comparar los chaparrales malacófilo y esclerófilo. Entre ellas se pueden mencionar una mayor densidad de vasos (número de vasos por mm² en sección transversal), vasos delgados, elementos de vaso cortos, presencia de traqueidas vasculares o vasicéntricas, presencia de estructuras helicoidales internas en las paredes de los vasos y la presencia de anillos de crecimiento bien marcados (Carlquist y Hoekman, 1985).

El estudio sobre el género *Moringa* realizado por Olson y Carlquist sugiere que la diversidad en forma de vida se refleja en una diversidad parecida a nivel anatómico. En este estudio fueron identificadas cuatro formas de vida en dicho taxón, que consta de 13 especies. Sus resultados sugieren que las similitudes encontradas en los estudios anatómicos de las distintas formas de vida son el resultado de respuestas similares a presiones selectivas similares. También, el hecho de que la filogenia de *Moringa* esté disponible (Olson, 2002) hace posible evaluar si estas similitudes se deben a un origen común. Así, se ha observado que especies muy cercanamente relacionadas pueden tener formas y arreglos tisulares similares, pero también es posible que especies muy cercanamente relacionadas presenten características anatómicas muy distintas, como el caso concreto de *M. longituba* (arbusto tuberoso) y *M. ruspoliana* (árbol sarcorrífico), de

modo que ambas opciones pueden presentarse en un mismo grupo, incluso si éste es pequeño (Olson, 2002).

El “género” *Pedilanthus*

Este pequeño grupo cuya distribución es casi exclusivamente mexicana, está conformado por 15 especies (ver tabla 1). *Pedilanthus* se caracteriza por su gran diversidad en formas de vida en un grupo pequeño. Podemos encontrar desde pequeños arbustos desérticos hasta verdaderos árboles pequeños de 6-7 m de altura. Asimismo, las condiciones ecológicas en las que crecen las distintas especies de *Pedilanthus* son muy diferentes. Se pueden encontrar desde especies que habitan en el desierto hasta especies asociadas a vegetación mesofítica. Esta alta diversidad en forma de vida en un grupo pequeño hace de *Pedilanthus* un sistema perfecto para poner a prueba una serie de hipótesis sobre patrones de variación anatómica en relación con formas de vida y condiciones ecológicas.

Tabla 1. Las especies de *Pedilanthus* según su hábito. Los números corresponden al número de colecta de los especímenes incluidos en este estudio. *Pedilanthus gracilis* no fue incluida en el estudio.

LEÑOSAS	SUCULENTAS
<i>P. finkii</i> 917	<i>P. tithymaloides</i> 947
<i>P. calcaratus</i> 806	<i>P. nodiflorus</i> 955
<i>P. pulchellus</i> 971	<i>P. diazlananus</i> 898
<i>P. palmeri</i> 840	<i>P. tomentellus</i> 973
<i>P. connatus</i> 867	<i>P. bracteatus</i> 845
<i>P. coalcomanensis</i> 883	<i>P. tehuacanus</i> 981
<i>P. calcaratus</i> 892	<i>P. cymbiferus</i> 979
<i>P. gracilis</i>	<i>P. macrocarpus</i> 854

Relaciones filogenéticas de Euphorbiaceae y *Pedilanthus*

El grupo *Pedilanthus* ha sido tradicionalmente reconocido como uno de los siete géneros dentro de la subtribu Euphorbiinae (~ 2000 especies), que se caracteriza por la ausencia de perianto en sus flores estaminadas y pistiladas. Sin embargo, recientemente se cuenta con información molecular que ubica a *Pedilanthus* y los otros seis grupos como clados anidados dentro de *Euphorbia* (Steinmann y Porter, 2002). *Pedilanthus* comparte con el

resto de la tribu Euphorbieae el tipo de inflorescencia que presenta. Ésta, llamada ciatio, consiste de una flor pistilada central y terminal rodeada por agregados de flores estaminadas, que a su vez están contenidas en un involucre que presenta glándulas y que está formado por la fusión de brácteas y las flores y bracteolas asociadas a ellas.

Pedilanthus se caracteriza a su vez por la morfología tan peculiar de su ciatio, que además de ser zigomórfico, presenta una extensión adaxial del involucre en forma de espolón que alberga las glándulas y que lo distingue del resto de *Euphorbia* (Dressler, 1957; Steinmann y Porter, 2002). Otra característica relevante del grupo es la gran cantidad de látex que presenta. La presencia de laticíferos no articulados es una característica de la subfamilia Euphorbioideae.

Euphorbiaceae está dentro de Malpighiales en las eudicotiledóneas, con buen apoyo. Sin embargo, las relaciones entre las familias dentro de Malpighiales no están tan claras. Esto guarda relación con el hecho de que es un orden grande. Basta decir que se piensa que este orden contiene alrededor de 7.8% de la diversidad de las angiospermas actuales (Stevens, 2001).

Por su parte, las relaciones filogenéticas al interior de *Pedilanthus* han sido poco estudiadas. La única propuesta filogenética que existe hasta la fecha es la propuesta por Dressler (1957), y se muestra en la figura 1. Cabe señalar que la propuesta de Dressler es más bien fenética basada en las características morfológicas y la distribución de las especies, y dando una importancia especial a las características de la inflorescencia.

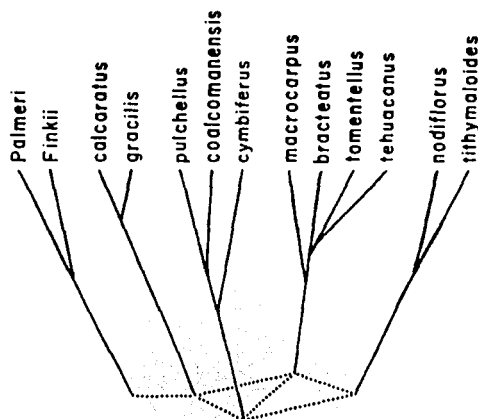


Figura 1. Relaciones filogenéticas de las especies de *Pedilanthus* propuestas por Dressler (1957: 73, fig. 26).

La madera como modelo y los caracteres de los elementos de vaso

El xilema es un tejido cuya función es fundamental para la supervivencia de la planta, pues está sujeto a presiones selectivas fuertes y constantes. Cambios pequeños pueden tener consecuencias de gran importancia, como en el caso de cambios pequeños en el diámetro de las células conductoras con grandes repercusiones en la capacidad conductiva de las mismas (Zimmermann, 1983). Esto hace de la madera un tejido muy sensible a cambios en las condiciones ecológicas, y por lo tanto, un sistema ideal para el estudio de adaptaciones a condiciones ecológicas particulares. Por otro lado, cada grupo de plantas vasculares aporta evidencia de la forma en que los factores ecológicos influyen en la evolución del xilema. Además, las plantas pueden utilizar el ambiente en formas distintas, incluso si se encuentran creciendo juntas. Así, las correlaciones presentes en algunos grupos pueden no serlo en otros (Carlquist, 1975).

A diferencia de las traqueidas, los elementos de vaso son células con dos placas de perforación por las que el agua puede fluir con una libertad mayor que a través de las punteaduras. Los elementos de vaso fueron una innovación que cambió por completo las posibilidades de las plantas para habitar la Tierra. Una vez que pudieron invadir el medio

terrestre, el reto era poder colonizar ambientes con fluctuaciones en las condiciones ecológicas, en particular, en la disponibilidad de agua. En términos de conducción, era un doble reto: había que poder aprovechar al máximo el agua cuando ésta estuviera disponible y sobrevivir cuando no lo estuviera. Una alta eficiencia conductiva en términos de volumen conducido por unidad de tiempo, era imperativa para un buen aprovechamiento de los recursos que sólo se encuentran por tiempo limitado y que son indispensables para crecer y reproducirse. Una conducción segura, en el sentido de evitar lo más posible embolismos e implosiones de los elementos de vaso, era necesaria para sobrevivir durante los períodos secos. Y lo interesante es que ambas condiciones están en conflicto mutuo: una alta eficiencia conductiva implica un sacrificio en la seguridad, y viceversa. Por ejemplo, un vaso delgado representa una conducción segura en el sentido de que las probabilidades de que ocurra un embolismo son bajas, pero no tiene una alta capacidad de conducir grandes volúmenes de agua. Así, con el surgimiento de los elementos de vaso el proceso por lograr soluciones en ese espacio de tensión permanente entre la seguridad y la eficiencia en la conducción se acentuó notablemente. La función de sostén, realizada previamente sólo por traqueidas, pasó a ser compartida con o desempeñada por fibras y fibras-traqueidas en aquellas maderas en las que estos tipos celulares están presentes.

Los datos cuantitativos sobre características de elementos de vaso son muy importantes cuando el análisis de la madera se está haciendo con un enfoque ecológico. Las características más importantes son el número de barras por placa de perforación, el diámetro de los vasos, el número de vasos por mm^2 de sección transversal, la longitud de los elementos de vaso y el número de vasos por grupo (Carlquist, 2001). El objetivo general de este trabajo es poner a prueba hipótesis previamente formuladas y que han sido postuladas con base en la observación de la madera de distintos grupos de dicotiledóneas acerca del papel adaptativo de ciertas características de los elementos de vaso, que se expondrán a continuación. Asimismo, la combinación de formas de vida suculentas y leñosas en *Pedilanthus* es ideal para poner a prueba ciertas hipótesis que hasta ahora no han sido examinadas. En las plantas suculentas, la conducción (y por lo tanto la transpiración) sólo ocurre cuando las condiciones son propicias para ello. El resto

del tiempo, el ambiente interno está prácticamente aislado del exterior, y contiene reservas hídricas abundantes. Tanto la conducción exclusiva en épocas con abundancia de agua como el ambiente interno méxico contribuyen a que el riesgo de embolismos sea bajo en estas plantas, y por lo tanto a que el valor selectivo de la seguridad en la conducción se relaje. En general, es de esperarse que las plantas suculentas tengan características más bien mesomórficas en cuanto a su madera, debido a este ambiente interno méxico (Carlquist 2001, Carlquist y Hoekman, 1985).

La distribución de elementos de vaso es muy amplia en las angiospermas. Está ampliamente documentada la presencia de este tipo de células conductoras en muchas monocotiledóneas y todas las eudicotiledóneas, y están ausentes sólo en algunos miembros del grupo basal de angiospermas. Además, la presencia de elementos de vaso está bien documentada en Gnetales, y recientemente en Psilotaceae (*Psilotum*) y muchos grupos de pteridofitas, entre ellos Pteridaceae (*Pteridium*, *Astrolepis*, *Platyxina*), Polypodiaceae (*Phlebodium*, *Marsilea*, *Microgramma*), Ophioglossaceae (*Ophioglossum*), Marattiaceae (*Angiopteris*, *Danaea*, *Macroglossum*), Aspidiaceae (*Polystichum*), Woodsiaceae (*Woodsia*), Gleicheniaceae (*Dicranopeteris*), Osmundaceae (*Todea*) y Schizaeaceae (*Anemia*, *Lygodium*) (Carlquist y Schneider, 2001). Esta amplísima distribución de los elementos de vaso no sólo en angiospermas, sino en grupos con historias evolutivas claramente independientes se ha usado como evidencia de que el origen de los elementos de vaso es polifilético (Carlquist, 1975 y 2001).

Caracteres estudiados e hipótesis específicas

A continuación, se presentan los caracteres de los elementos de vaso que fueron estudiados en este trabajo, con una explicación introductoria y las hipótesis específicas concernientes a *Pedilanthus* para cada caso.

Agrupamiento

Se piensa que hay selección para agrupamiento de vasos en casos en los que los elementos traqueales no perforados de la madera no son capaces de conducir, y por lo tanto de funcionar como un posible sistema de conducción subsidiario en caso de que los vasos llegasen a fallar debido a embolismos (Carlquist, 1984). Así, si un vaso fallara, los

vasos adyacentes pueden desempeñar la función conductiva con una alteración mínima en cuanto a las rutas tridimensionales de flujo. Este es el caso de plantas cuyos elementos no perforados son fibras, como en *Pedilanthus*. En las especies de *Pedilanthus*, se espera encontrar un mayor agrupamiento de vasos en especies leñosas que en las suculentas, pues debido al ambiente interno méxico en las plantas suculentas, el valor selectivo del agrupamiento de vasos se relaja.

Diámetro

El flujo en un capilar es proporcional a la cuarta potencia del radio del mismo, de modo que un cambio pequeño en el diámetro de una célula conductora tiene repercusiones importantes en la conductividad. La ecuación de Hagen-Poiseuille establece que la conductividad hidráulica (L_p) depende del radio de la célula conductora (r) y de la viscosidad del líquido (η), de la siguiente manera: $L_p = r^4 \pi / 8 \eta$ (Zimmermann, 1983).

Esto muestra la gran importancia del aumento de diámetro en los vasos, en términos de capacidad conductiva. Conforme el diámetro es mayor, la columna de agua que puede ser transportada es mayor, pero entre más grande sea, es más fácil que se rompa, y que ocurra un embolismo (Carlquist, 1975). En contraparte, los vasos delgados son menos susceptibles de desarrollar embolismos que los más anchos, y se recuperan de ellos con mayor facilidad.

Como se mencionó ya, en las plantas suculentas se piensa que el ambiente interno méxico es responsable de que el valor selectivo para una una conducción altamente segura se relaje. Sin embargo, no sucede lo mismo con la necesidad de una conducción eficiente, cuyo valor selectivo se mantiene alto debido a que los períodos de disponibilidad de agua son cortos. Así, esperamos encontrar los vasos con diámetros más grandes en plantas suculentas. En el caso de los *Pedilanthus* leñosos, al ser la madera un medio muy importante para hacer llegar el agua hasta las hojas, el diámetro de los vasos refleja la solución a un problema de tensión entre la eficiencia y la seguridad en la conducción. En estas plantas, se espera que la seguridad en la conducción cobre una importancia mayor que en las suculentas, y por lo tanto, esperamos que los diámetros de los vasos sean menores en las especies leñosas de *Pedilanthus* que en las especies suculentas.

Las fluctuaciones en el diámetro de los vasos revelan la forma en que las plantas se ajustan a las condiciones ecológicas a lo largo del tiempo. Por ejemplo, al comparar los diámetros al inicio de una estación de lluvias y al final de una de secas es posible observar que hay una variación que sigue la disponibilidad de agua, que es responsable de que sea posible observar ciertos tipos de anillos de crecimiento en la madera de algunas plantas. En el caso de las especies de *Pedilanthus*, es de esperarse una mayor fluctuación en el diámetro de vasos en especies leñosas de lugares con una estacionalidad más marcada. En el caso de las plantas suculentas, hay un manejo mucho más activo de los recursos hídricos que en las plantas leñosas, pues son almacenados cuando abundantes y después movilizados a distintas zonas de la planta cuando hay escasez de agua. Este movimiento de recursos probablemente enmascara la fluctuación en la disponibilidad real de agua. Con base en lo anterior, no se espera variación en el diámetro de los vasos en las especies suculentas de *Pedilanthus*.

Punteaduras

El manejo de recursos antes mencionado en las suculentas, en el que la traslocación de recursos es importante, podría explicar un mayor tamaño en las punteaduras de las plantas suculentas que en las leñosas. También, se piensa que las punteaduras implican un sacrificio de seguridad mecánica de los vasos, pues son interrupciones en las paredes de los elementos de vaso, de modo que en las especies donde la tensión conductiva es mayor, como las especies leñosas de *Pedilanthus*, se espera que las punteaduras sean pequeñas (Hacke y Sperry, 2001).

También, con respecto a la disposición y tipo de punteaduras, se ha observado una transición evolutiva de un patrón escalariforme a uno alterno. La explicación que ha sido sugerida para esta tendencia es un aumento en la fuerza mecánica de las paredes laterales de los vasos (Carlquist, 2001). La conducción a través de las punteaduras es tan poca que hace difícil pensar en la eficiencia conductiva como el factor responsable de esta tendencia observada. Una mayor fuerza mecánica en las paredes de los vasos daría a éstos una mayor resistencia a la deformación cuando las tensiones conductivas son muy fuertes, como en el caso de los arbustos desérticos, lo cual sugiere que en *Pedilanthus*, las especies leñosas presentarían un patrón alterno más que escalariforme.

Longitud de los elementos de vaso

En las dicotiledóneas cuya madera presenta vasos se ha observado un amplio intervalo de variación en la longitud de los elementos de vaso, y que los más cortos se presentan en grupos con el mayor número de características florales especializadas. Tradicionalmente, de esto se deduce como una tendencia evolutiva el acortamiento en las iniciales cambiales fusiformes en las dicotiledóneas leñosas.

Por otro lado, los datos disponibles muestran que la longitud de los elementos de vaso es menor en las dicotiledóneas de hábitats más secos, cuando se les compara con sus parientes de hábitats más húmedos (Carlquist 2001; Carlquist y Hoekman, 1985). También, en estudios extensivos de anatomía comparada ha sido observada una disminución en el diámetro de los elementos de vaso conforme aumenta la aridez (Carlquist, 1975). En particular, se ha observado que los elementos de vaso de dicotiledóneas de desierto y de chaparral son considerablemente más cortos que los de las dicotiledóneas en general (Carlquist, 1975). Es posible observar esta relación al interior de una familia grande o bien en la flora de una región (Carlquist 2001; Carlquist y Hoekman, 1985).

A pesar de que es una cuestión aún poco entendida, es menester reconocer que los patrones observados de la distribución de la longitud de los elementos de vaso en relación a factores ecológicos distan de poder ser atribuidos al azar (Carlquist 2001). Varias explicaciones posibles han sido postuladas para explicar esta aparente relación entre el largo de vasos y la xeromorfia. Se ha planteado que los elementos de vaso cortos pueden ser más fuertes que los largos gracias a la constricción formada en las paredes terminales. Dichas constricciones podrían desempeñar un papel central en la resistencia que un vaso opone a las deformaciones impuestas por las tensiones negativas ejercidas por la columna de agua sobre la pared. También se ha planteado que los elementos de vaso son importantes para localizar embolismos e impedir que se esparzan, y se asume que esto es más eficiente cuando los elementos de vaso son cortos (Carlquist 2001). En *Pedilanthus* se esperan elementos de vaso más cortos en aquellas especies que habitan en hábitats más secos que en las especies mesofíticas.

Grosor de pared

El grosor de la pared de los elementos de vaso en las dicotiledóneas varía considerablemente y el significado de esto aún no ha sido clarificado del todo. En general, la pared de los vasos suele ser más gruesa en especies con elementos traqueales no perforados con paredes gruesas. Esto no excluye la posibilidad de encontrar especies con elementos no perforados con paredes muy gruesas y elementos de vaso con paredes muy delgadas (Carlquist, 2001).

Los elementos de vaso con paredes gruesas pueden contribuir a la resistencia mecánica de la madera (Carlquist, 2001). Se ha propuesto la hipótesis de que el grosor de pared es importante para soportar las fuertes presiones negativas que resultan de la conducción, de una manera proporcional, y que el tipo de células adyacentes también es importante (Hacke y Sperry, 2001). Además, es importante mencionar que los elementos de vaso con paredes más gruesas pueden ser encontrados en plantas de zonas secas (Carlquist, 2001). Con base en lo anterior, se espera que en *Pedilanthus* se presenten paredes más gruesas en las especies leñosas que habitan en lugares más secos, y menos gruesas en las especies suculentas.

Densidad de vasos (número de vasos por mm² de sección transversal)

El número de vasos por mm² podría ser fácilmente interpretado como el inverso del diámetro de vasos, pero la relación no es exactamente inversa. Una mayor densidad confiere la ventaja potencial de una mayor redundancia (Carlquist, 2001). Sin embargo, si la densidad de vasos tiene que ver con un aumento en el área conductiva de una planta, es de esperarse una mayor densidad en las especies de *Pedilanthus* con mayores necesidades conductivas, es decir, en las leñosas mesofíticas.

Área conductiva (densidad de vasos por área promedio de vasos)

Los datos comparativos para área conductiva muestran que las lianas y las anuales designan una alta proporción de sus tallos a vasos. Áreas conductivas relativamente bajas caracterizan a las suculentas, matorrales desérticos y arbustos rosetófilos, los cuales muy probablemente presentan tasas conductivas bajas. Así, el área conductiva parece estar

relacionada a la eficiencia conductiva (Carlquist, 2001), y en general se esperan áreas conductivas bajas para las especies de *Pedilanthus*, menores aún en el caso de las suculentas que en las leñosas.

Anillos de crecimiento

En las plantas en las que se encuentran presentes, los anillos de crecimiento muestran la gran plasticidad del diámetro y de la densidad de vasos, en una sola estación. La madera temprana tiene características que resaltan la importancia de la eficiencia conductiva mientras que la madera tardía parece reflejar más bien la relevancia de la seguridad de la conducción. La variación en las características de la madera que da lugar a los anillos de crecimiento ha sido propuesta como una adaptación a los climas estacionales por diversos autores (Carlquist, 2001). Así, se espera ver anillos de crecimiento en las especies leñosas de *Pedilanthus* de ambientes con una estacionalidad más marcada mientras que para las especies suculentas, debido a su ambiente interno méxico, se espera no encontrar anillos de crecimiento.

Morfología de la placa de perforación

La transición de la placa de perforación escalariforme a simple en vasos mediante la formación de menos barras es una tendencia común en la evolución de los elementos de vaso (Carlquist, 1975). Una ventaja de una placa de perforación simple es una mayor capacidad de conducir mayores volúmenes de agua por unidad de tiempo, pues un menor número de barras en la placa de perforación implica una impedancia menor al flujo de agua (Carlquist, 1975). La desaparición de las barras se piensa relacionada con las exigencias de conducción máxima, y no con las tasas de conducción promedio. Sin embargo, el confinamiento de burbujas a elementos de vaso separados por placas de perforación escalariformes también ha sido demostrado. Es posible que la eliminación de las barras de las placas de perforación no signifique una pérdida importante de seguridad; se considera que la mayor pérdida de seguridad ocurrió cuando el umbral traqueida-vaso fue cruzado (Carlquist, 2001).

En su estudio de la flora de California, Carlquist y Hoekman (1985) observaron que las placas de perforación escalariformes se presentan sólo en 3.9% de las especies

estudiadas, todas de ambientes riparios o de regiones alpinas húmedas. En contraste, las traqueidas verdaderas (sin contar traqueidas vasculares o vasicéntricas) se presentan en 15.3% de las especies. Esto sugiere que las traqueidas son retenidas como un sistema de seguridad, pero para el caso de las placas de perforación escalariformes las cosas no son tan claras. La evidencia disponible llevó a esos autores a concluir que si bien las modificaciones en las placas de perforación podrían tener significado ecológico, la persistencia de este tipo de placa de perforación era más bien la retención de una condición primitiva. Esto implica que cuando retenida, una placa de perforación escalariforme no representa un valor selectivo negativo, debido a las tasas de transpiración bajas y constantes características de bosques húmedos (Carlquist, 2001). Debido a la ubicación filogenética de Euphorbiaceae y al tipo de ambientes en donde habita (en ambientes xéricos, donde hay una presión constante hacia una conducción lo más eficiente y segura posible), se espera encontrar placas de perforación simples en *Pedilanthus*.

Forma de vasos en corte transversal

El cambio hacia una forma redonda y de mayor diámetro sugiere un cambio hacia la capacidad de manejar un mayor volumen de agua por vaso por unidad de tiempo. Sin embargo, la forma de los vasos en transección es un artefacto del diámetro de los mismos, pues al ser más grande, la apariencia de los vasos pasa de ser poligonal a circular (Carlquist, 2001). Así, se esperan vasos con apariencia poligonal en aquellas especies de *Pedilanthus* con vasos de diámetro menor, es decir, en las especies leñosas, y vasos con apariencia circular en las que son suculentas.

Parénquima axial

Además de la transferencia de azúcares a los vasos, el parénquima axial, junto con el parénquima radial, representa un sitio de almacenamiento para los productos de la fotosíntesis. La función de estos productos va más allá de la regulación de la conducción: sirven como sustento para el crecimiento y la floración. El parénquima axial suele ser rico en almidón almacenado (Carlquist, 2001). Se espera mayor cantidad de parénquima en las especies suculentas de *Pedilanthus*, las cuales habitan en ambientes con una fuerte

estacionalidad y requieren almacenar recursos durante períodos cortos para sobrevivir el resto del año.

Implicaciones sistemáticas

Finalmente, se examina la hipótesis filogenética de Dressler (1957) con base en las observaciones de las características morfológicas realizadas a lo largo del estudio. En los grupos conformados por especies ecológicamente similares, es de esperarse que la anatomía vaya de la mano con la sistemática y refleje tales relaciones. En el caso de los grupos conformados por especies que son ecológicamente distintas se esperan diferencias con los grupos ecológicos aquí obtenidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Campo

Se examinaron muestras de 14 de las 15 especies reportadas para el género (ver tabla 1). *Pedilanthus gracilis* Dressler no se incluyó en este estudio debido a que no fue posible localizarla en el campo.

Se trabajó con muestras de tallo de la base de los individuos con el mayor cilindro de xilema posible, es decir, con el tallo más ancho que se pudo encontrar. En todos los casos se procuró sacrificar el menor número de individuos posible, y en algunos casos solamente se extrajo una cuña del tallo. Todo el material fue recolectado y almacenado en alcohol etílico 70%. Se cuenta con ejemplares de respaldo en el Herbario Nacional (MEXU) custodiado por el Instituto de Biología de la UNAM, y próximos a enviar a otros herbarios. Las colectas realizadas como respaldos y las localidades de las mismas se presentan en el Apéndice I y se ilustran en el mapa del Apéndice II.

Laboratorio

Se hicieron las preparaciones necesarias para la observación del material, que consistieron en maceraciones y cortes transeversales, radiales y tangenciales de la porción más externa del xilema (a unos cuantos mm del cámbium vascular). Se separó también material para observación en el microscopio electrónico de barrido.

Maceraciones

Se pusieron a macerar muestras cercanas al cámbium en solución de Jeffrey (ácido crómico y ácido nítrico) 5% por dos días o hasta que fuera necesario. Una vez ablandadas, se introdujeron en safranina para su tinción (ver tren de tinción, Fig. 2).

Cortes

Los cortes se realizaron en micrómetro de deslizamiento (20 y 30 μm) en los casos en los que fue posible; cuando los cortes se obtenían dañados debido a que la madera no era lo suficientemente dura, se utilizó un micrómetro de rotación (13 μm). En este último caso, se

prepararon e infiltraron las muestras con el siguiente protocolo, el cual se basa en los métodos de Johansen (1940) y Carlquist (1982).

ABLANDAMIENTO DE LA MADERA

Los bloquitos de madera fueron sometidos a un tratamiento de etilendiamina 10% por un período de tres a cinco días, durante el cual se mantuvieron a 45 °C. Posteriormente, se realizaron tres enjuagues con agua. Finalmente, se realizaron cambios con alcohol etílico 70% hasta que éste dejara de teñirse de amarillo.

DESHIDRATACIÓN

Se hicieron cambios sucesivos de alcoholes en el siguiente orden y duración:

Alcohol etílico 95%	24 h
Alcohol etílico 100%	24 h (tres veces)
Alcohol terbutílico (a 60 °C)	24 h (tres veces)

INFILTRACIÓN

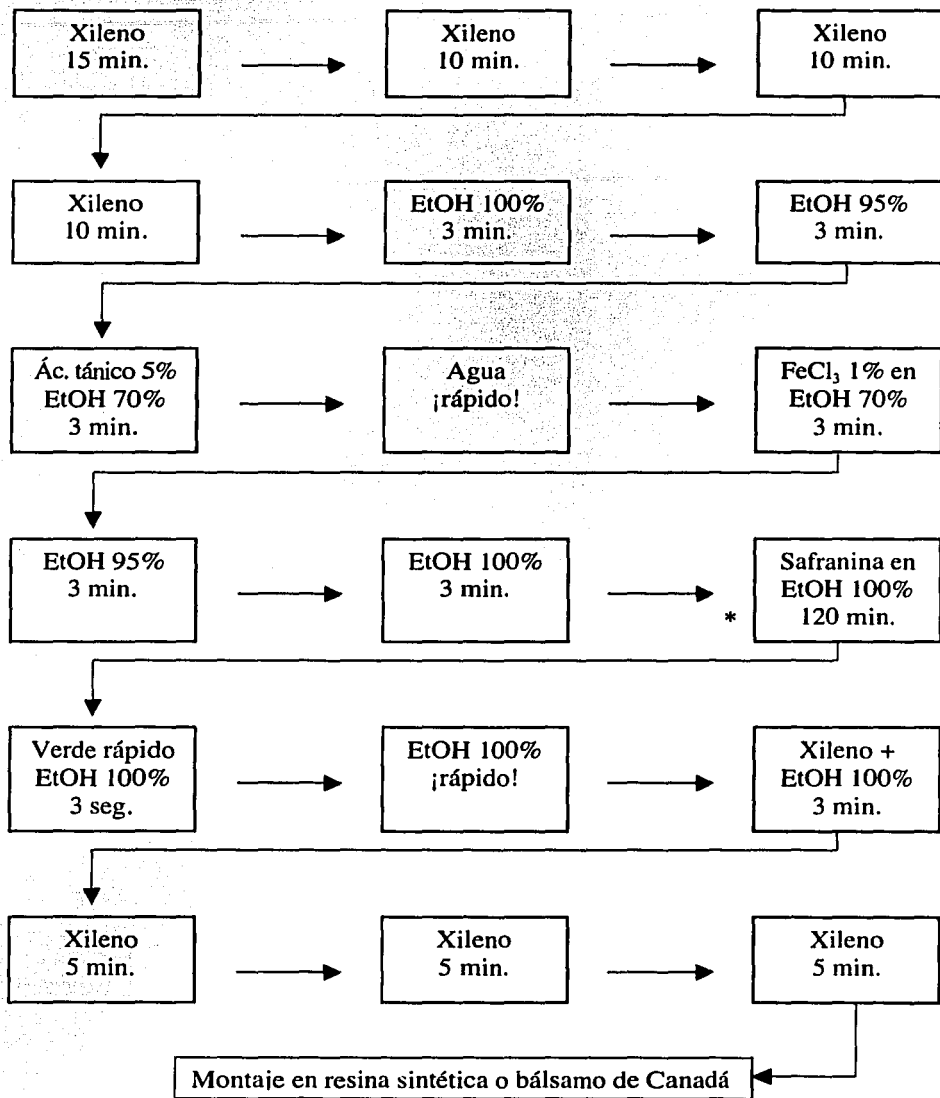
Se realizó un cambio en aceite mineral y un poco de parafina seguido de tres cambios de parafina, tan pronto como la parafina se había derretido.

TREN DE TINCIÓN Y MONTAJE

El tren de tinción utilizado, con sus tiempos respectivos, se ilustra con el diagrama de flujo de la figura 2.

Mediciones

Dado que entre las características cuantitativas más importantes con respecto a la ecología se encuentran el diámetro de los vasos, el número de vasos por mm², la longitud de los elementos de vaso y el número de vasos por agrupamiento (Carlquist 2001), estas características fueron contempladas en el presente estudio. Se tomaron 40 medidas en cada caso, utilizando un microscopio de luz Bausch & Lomb MO-33. Los datos que se presentan son promedios de las 40 medidas y debajo, la desviación standard correspondiente. A continuación se comentan aspectos particulares sobre los mismos.



*Aquí empieza para maceraciones y cortes de micrótno de deslizamiento.

Figura 2. Diagrama de flujo que muestra el tren de tinción utilizado.

DIÁMETRO

Se midieron, en cortes transversales, los diámetros tangencial y radial del lumen de los vasos. Se consideró el diámetro del lumen de los vasos y no el diámetro exterior por su valor funcional. A diferencia del diámetro total que contempla la pared, el lumen de los vasos está relacionado con el área que está disponible para la conducción.

LONGITUD DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Medida en maceraciones, la longitud de los elementos de vaso se contempló de punta a punta del elemento, incluidas las lígulas.

GROSOR DE PARED

En cortes transversales, se midió en un punto intermedio entre los ángulos y el punto donde la pared del vaso era más delgada.

PUNTEADURAS VASO-VASO Y VASO-PARÉNQUIMA AXIAL

En ambos tipos de punteaduras se midieron, en vista tangencial, los diámetros mayor y menor de la apertura y la cavidad para estimar el diámetro medio de ambas, y éste es el que se reporta.

AGRUPAMIENTO

Se contabilizó el número de vasos por agrupamiento. A los vasos solitarios, se les asignó el valor de 1. Es importante mencionar que por agrupamiento se entiende vasos cuyas paredes se encuentran en contacto; dos vasos aunque muy cercanos, si no están propiamente adyacentes, fueron contabilizados como dos grupos de un solo vaso.

DENSIDAD DE VASOS (NÚMERO DE VASOS POR MM^2)

Se estimó contando el número de vasos que aparecían una sección transversal en 40 campos a 40x tomados al azar. Se contabilizó como cero cuando no había vasos en el campo, y cuando estaban incompletos, se estimaba el porcentaje presente, por ejemplo, 2.5 para un campo con dos vasos completos y uno aproximadamente a la mitad.

ÁREA CONDUCTIVA

El área conductiva se estimó multiplicando el área de los vasos (calculada a su vez con base en el diámetro promedio) por la densidad de los mismos.

ÁREA Y PROPORCIONES DE REGIONES ANATÓMICAS

Por último, se estimaron el área total de xilema y la proporción que representaba del tallo de cada muestra.

Observaciones anatómicas cualitativas

Se realizaron observaciones cualitativas relacionadas con la presencia de anillos de crecimiento y el tipo de los mismos en caso de presentarse. También se observó la forma de los vasos en corte transversal, la de los elementos de vaso en las maceraciones y las características de los agrupamientos de vasos.

El tipo y forma de las punteaduras y el tipo de radios presentes también fueron registrados. Los términos para definir el tipo de punteaduras se usan como definidos por Carlquist (2001). Por punteaduras escalariformes se entiende aperturas cuya longitud lateral iguala una de las caras del vaso (ver fig. 3A). Las punteaduras opuestas se caracterizan por formar series horizontales bien definidas en las paredes de los vasos, como se muestra en la figura 3B. Este tipo de punteaduras son circulares, aunque pueden ser elípticas. Las punteaduras alternas adoptan una disposición que recuerda espirales más que hileras, como en la figura 3C. Las punteaduras alternas son las más ampliamente distribuidas en las dicotiledóneas. Finalmente, por punteaduras pseudoescalariformes se hace referencia a un patrón que pareciera resultar del alargamiento horizontal de punteaduras alternas. Así, las punteaduras pueden no ocupar toda la cara del vaso y su apariencia es de rajadas o cuñas horizontales intercaladas (fig. 3D).

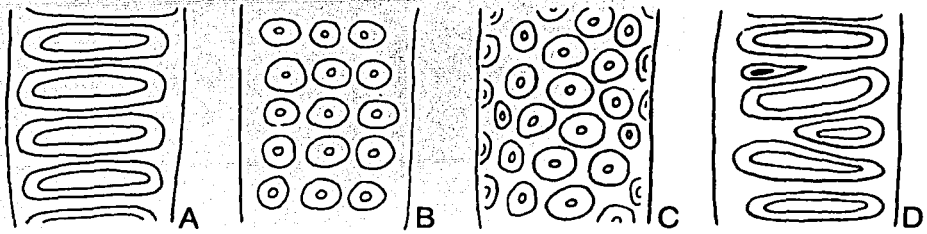


Figura 3. Tipos de punteaduras. A. escalariforme, B. opuesta, C. alterna, D. pseudoescalariforme (con base en Carlquist 2001: 75)

Análisis estadísticos

Como parte del análisis estadístico de datos, se realizaron una prueba de U Mann-Whitney para analizar las diferencias significativas entre los dos grandes hábitos observados, es decir, leñosas y suculentas, matrices de correlaciones (paramétrica y no paramétrica) entre todos los caracteres estudiados y un análisis de componentes principales (PCA). Todas las pruebas fueron realizadas con el paquete estadístico Statistica v. 6.

Los datos de aperturas y cavidades de las punteaduras se consideran equivalentes en el sentido que el área total de los microporos de la pared primaria es equivalente al área de las aperturas. Los datos para las cavidades de las punteaduras fueron excluidos de los análisis puesto que la inclusión de ambas es redundante. Así, sólo fueron analizados los datos de las aperturas, tanto para las punteaduras intervasculares como para las vaso-parénquima axial.

RESULTADOS

A continuación se presentan las observaciones de hábito y forma de vida, y las descripciones anatómicas correspondientes a los caracteres de elementos de vaso en *Pedilanthus*, con notas sobre otras características cuando se consideró pertinente. Las colectas y los datos precisos sobre las localidades se presentan en el Apéndice I y se ilustran en el Apéndice II, y los promedios de las 40 mediciones realizadas para las distintas características evaluadas se muestran en la tabla 1.

El orden en que se presentan las descripciones está basado en los grupos propuestos por Dressler (1957, ver figura 1), debido a que es la única propuesta filogenética para el grupo hasta la fecha. *Pedilanthus connatus* fue incorporado al grupo de *P. coalcomanensis* y *P. diazlananus* al de *P. bracteatus*, siguiendo lo indicado en las descripciones de tales especies (Dressler y Sacamano, 1992; Lomelí y Sahagún, 1993). Al interior de cada grupo, se siguió un orden alfabético.

Las descripciones anatómicas se hacen siguiendo el esquema propuesto por Carlquist (1984), los datos que se presentan son promedios de 40 medidas. Los datos de diámetro medio de las punteaduras se reportan para punteaduras vaso-vaso (v-v) y vaso-parénquima axial (v-PA), y en ambos casos, para cavidad (cav) y apertura (aper).

Generalidades

La madera de *Pedilanthus* presenta vasos como elementos conductores y fibras libriformes como elementos traqueales no perforados.

Los anillos de crecimiento en *Pedilanthus* se distinguen principalmente por presentar fibras más delgadas y con paredes más gruesas en la madera tardía. En algunos casos la presencia y distribución de fibras gelatinosas puede variar. Sin embargo, no se observó variación en tamaño o distribución de vasos, por lo que los anillos de crecimiento no fueron considerados en este trabajo. En general, los anillos de crecimiento son menos

notorios en las especies suculentas de *Pedilanthus* que en las leñosas, excepto para el caso de *P. cymbiferus*.

Los elementos de vaso son normales, y en algunas especies se encuentran algunos fibriformes. Sus placas de perforación son siempre simples y por lo general son oblicuas. Su grado de inclinación es sumamente variable, aunque también se observan elementos de vaso con placas de perforación laterales o terminales. No se observaron elementos de vaso no perforados. En corte transversal parece que las paredes de los vasos son más gruesas cuando se encuentran en contacto con fibras que cuando están en contacto con radios. La disposición de las punteaduras corresponde por lo general a un estado entre alterno y pseudoescalariforme. Lo más común es encontrar punteaduras con un arreglo alterno en la parte central de los elementos de vaso que es desdibuja hacia los extremos, adoptando un patrón pseudoescalariforme. Los tipos de arreglos de punteaduras observados se muestran en el esquema de la figura 4.

Los radios son por lo general homogéneos y uniseriados, conformados por células erectas, en lo que corresponde a los radios paedomórficos tipo III definidos por Carlquist (2001). Sin embargo, en algunas especies los hay heterogéneos, con células cuadradas o procumbentes en su parte central, o bien biseriados o multiseriados.

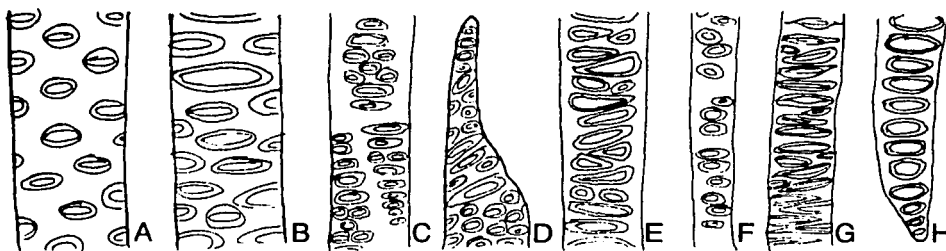


Figura 4. Arreglos de punteaduras observados. A. Punteaduras alternas dispersas en *P. finkii*. B. El patrón alterno se mantiene a pesar de los tamaños tan variables en las punteaduras en *P. connatus*. C. Se observan las punteaduras V-PA dispuestas siguiendo las células del parénquima. D. El patrón alterno desdibujado en las lígulas de los elementos de vaso en *P. bracteatus*. E. Punteaduras pseudoescalariformes en *P. pulchellus*. F. Punteaduras V-PA en *P. macrocarpus*. G. Punteaduras pseudoescalariformes en *P. tehuacanus*. H. Punteaduras escalariformes en *P. macrocarpus*.

Descripciones de las especies

Las siguientes descripciones combinan la información sobre hábito y hábitat de la especie con las características anatómicas de los elementos de vaso de la planta estudiada. Los números se refieren al número de colecta. En todos los casos, excepto Olson 806, los números corresponden a colectas de Olson y Cacho.

Pedilanthus finkii Boissier (917; Fig. 5)

HÁBITO Y HÁBITAT

Planta arbustiva siempreverde y leñosa de tallos delgados que ramifica desde la base y en la que no se distingue un tronco principal (Fig. 5A). Su altura oscila alrededor de 2.5 m, y presenta hojas grandes y no deciduas. Crece en lugares sombreados con sustrato de roca calcárea y vegetación mesofítica. El tallo muestreado tenía un diámetro de 1.8 cm y se encontró en una selva subcaducifolia densa.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: mucha variabilidad en tamaño y forma, los hay desde largos y delgados hasta anchos y cortos. La mayoría presenta lígulas, las cuales son de longitud variable.

Dimensiones: 31.38 μm de diámetro, 405.90 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 2.27, agrupamientos radiales (figura 5B)

Densidad (vasos/ mm^2): 22.62

Placa de perforación: simple y oblicua (Fig. 5C), las hay laterales y terminales (menos común). Se observaron algunos elementos de vaso con tres placas de perforación.

Punteaduras

Arreglo: alterno, a veces subopuesto

Forma: poligonal a elíptica, con aperturas delgadas, como rajadas. La situación de varias aperturas (2-3) para una misma cavidad es más o menos común.

Diámetro: V-V: 6.66 μm cav, 2.59 μm aper; V-PA: 6.66 μm cav, 2.59 μm aper

Diferencias entre V-V y V-PA: las punteaduras intervasculares (Fig. 5D) son mucho más densas que las V-PA (Fig. 5C)

Forma de vasos (en sección transversal): más bien poligonales, algunas de sus caras son redondeadas

Notas: Radios muy largos, pocos vasos. Los radios son uniseriados, de células erectas (Fig. 5D), y en algunas zonas contienen mucho almidón (Fig. 5B). Parénquima vasicéntrico escaso y muchas fibras gelatinosas (Fig. 5B).

Pedilanthus palmeri Millspaugh (840; Fig. 6)

HÁBITO Y HÁBITAT

Planta siempreverde que puede ramificar desde la base o bien, formar un árbol pequeño, de no más de 3 m de altura (Fig. 6A). Los tallos son leñosos en la base y succulentos hacia el ápice, las hojas son carnosas, y ambos son glabros, color verde intenso. Las inflorescencias son color salmón o fucsia, y las brácteas son deciduas. Presenta látex blanco. *P. palmeri* fue visto creciendo en lugares sombreados, desde el sotobosque de una cañada húmeda, hasta en zonas perturbadas. En varias ocasiones se le encontró en cafetales y zonas utilizadas para ganado, y en zonas con vegetación mesofítica perturbada, como orillas de caminos. El tallo colectado tenía 2 m de altura y un diámetro aproximado de 2.2 cm, y se encontró creciendo con *Enterolobium*, *Ficus*, *Adiantum*, *Guazuma*, *Hura*, *Bursera* y helechos trepadores. En las localidades más húmedas, tenía las hojas cubiertas de líquenes y musgos.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: largos y fusiformes, algunos (raros) con una placa de perforación terminal y una lígula en el otro extremo.

Dimensiones: 38.63 μm de diámetro, 429 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.8; más bien radiales (Fig. 6B), algunos conglomerados de muy pocas células

Densidad (vasos/mm²): 30.32

Placa de perforación: simple y oblicua, con inclinaciones variables

Punteaduras

Arreglo: alterno (Fig. 6D), que se desdibuja un poco en los extremos, adoptando un patrón pseudoescalariforme (Fig. 6C); en otros casos es enteramente escalariforme

Forma: variable, desde circulares cuando alternas hasta muy alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: v-v: 7.69 μm cav, 3.47 μm aper; v-PA: 9.01 μm cav, 4.83 μm aper

Diferencias entre v-v y v-PA: las punteaduras v-PA recuerdan más un patrón pseudoescalariforme que alterno, y son más grandes que las intervasculares.

Forma (en sección transversal): poligonales

Notas: Los radios son principalmente uniseriados, pudiendo encontrarse algunos biseriados; están formados por células erectas, algunas cuadradas, y contienen mucho almidón. En sección transversal se observan radios muy largos separados por 2-3 filas de fibras gelatinosas (Fig. 6B).

Pedilanthus calcaratus Schlechtendal (806; Fig. 7)

HÁBITO Y HÁBITAT

Árbol deciduo (en las zonas más secas) o semideciduo, de hasta 6 m de altura, típico de zonas iluminadas de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio (Fig. 7A). Presenta raíces delgadas por medio de las cuales se propaga vegetativamente, formando colonias más bien laxas. Las raíces se engruesan ocasionalmente, formando pequeños tubérculos. Se le ve creciendo en pequeños claros o en orillas de parches de los bosques y también en zonas más bien protegidas. Los individuos pequeños se encuentran creciendo en lugares parcialmente expuestos. Sus hojas son delgadas y más bien pequeñas, y sus inflorescencias rojas, también pequeñas. Presenta látex blanco. El individuo muestreado proviene de un bosque tropical subcaducifolio, presentaba líquenes creciendo en su tronco, medía 2 m de altura y el diámetro de su tallo era de 2 cm.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: forma variable, desde pequeños y anchos hasta largos y más o menos delgados, con lígulas de forma variable, pero más bien cortas.

Dimensiones: 56.39 μm de diámetro, 566.74 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 2.25; conglomerados radiales pequeños (Fig. 7B)

Densidad (vasos/mm²): 26.97

Placa de perforación: simple, la mayoría de las veces oblicuas y algunas veces terminales (Fig. 7C,D)

Punteaduras

Arreglo: alterno (Fig. 7D), hacia los extremos recuerda un patrón más bien pseudoescalariforme

Forma: elípticas anchas a circulares cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 8.48 μm cav, 4.41 μm aper; V-PA: 8.86 μm cav, 5.37 μm aper

Diferencias entre V-V y V-PA: las punteaduras V-PA son ligeramente mayores que las intervasculares, sobre todo en sus aperturas, pero lo más conspicuo es que están más esparcidas y arregladas en un patrón que sigue las células del parénquima

Forma (en sección transversal): poligonales

Notas: Los radios son uniseriados, de células erectas. Se observan parénquima vasicéntrico y fibras gelatinosas (Fig. 7A,D).

Pedilanthus calcaratus Schlechtendal (892, rama*)

HÁBITO Y HÁBITAT

Árbol decíduo de 3 m de altura, creciendo en un bosque tropical caducifolio cerrado de 6 m de altura, aproximadamente. Presenta raíces tuberosas y rizomatosas por medio de las cuales se propaga vegetativamente, formado colonias más bien laxas. Los individuos pequeños se encuentran creciendo en lugares parcialmente expuestos. Los tallos son leñosos, y sólo hacia las puntas de las ramas son de color verde intenso, igual que las hojas presentes. La rama muestreada era de 1.5 m de longitud y de 2.5 cm de diámetro, aproximadamente.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: los elementos de vaso son largos y más o menos anchos, con lígulas de forma y longitud variables. Se observan algunos elementos de vaso de forma cuboidal.

Dimensiones: 51.55 μm de diámetro, 601.67 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 3; radiales, en ocasiones se puede observar un grupo de vasos en contacto con dos radios.

Densidad (vasos/mm²): 21.21

Placa de perforación: simple y de posición variable; por lo general es oblicua, rara vez terminal o lateral

Punteaduras

Arreglo: alterno, en los extremos se vuelve más bien pseudoescalariforme

Forma: poligonales cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 8.33 μm cav, 4.11 μm aper; V-PA: 8.81 μm cav, 5.58 μm aper

Diferencias entre V-V y V-PA: las punteaduras V-PA tienen un arreglo mucho menos definido, en algunos casos sólo se les ve esparcidas, sin poder distinguir un arreglo.

Forma (en sección transversal): cuadrados, poligonales y algunos circulares o radialmente elípticos

Notas: Radios uniseriados de células erectas, algunas más cortas que otras.

*En este caso se tomaron muestras de rama por no dañar seriamente el único individuo creciendo en la zona.

Pedilanthus coalcomanensis Croizat (883; Fig. 8)

HÁBITO Y HÁBITAT

Árbol pequeño decíduo de hasta 6 m de altura, con un diámetro en la base de 8-9 cm (Fig. 8A). Los tallos y troncos jóvenes son algo succulentos y están cubiertos de lenticelas muy conspicuas, de 1-2 mm de diámetro. Sus hojas son pubescentes, y presenta raíces tuberosas y látex blanco. Las inflorescencias y las brácteas perduran, adoptando tonalidades fucsia y anaranjadas. Se le observó creciendo asociado a sustratos de piedra calcárea, tanto en las laderas de colinas con vegetación xerofítica, como al pie de las mismas, donde la vegetación es más densa y mesofítica y el tronco de *P. coalcomanensis* está cubierto de líquenes y musgos. La planta muestreada tenía 3 m de altura y 5 cm de diámetro, aproximadamente, y crecía en una colina con vegetación xerófila baja y abierta, con *Ceiba*, *Thevetia*, *Martynia*, *Bursera*, *Pittocaulon* y *Selaginella*.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: normales, anchos y cortos; los elementos de vaso cuboidales son comunes

Dimensiones: 74.16 μm de diámetro, 375.22 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.6; agrupamientos escasos, radiales cuando presentes. En madera de tallo grueso, es claro que los vasos siguen un patrón como de filas diagonales en grupos más bien pequeños, de uno o dos vasos (Fig. 8B). Parece que los agrupamientos son de mayor número de vasos en ramas pequeñas que en tallos gruesos (ver foto en Dressler, 1957: 19).

Densidad (vasos/mm²): 8.91

Placa de perforación: simple, principalmente terminales, aunque hay algunas a 60° aproximadamente y otras totalmente laterales

Punteaduras

Arreglo: alterno, transicional (Fig. 8D) y pseudoescalariforme

Forma: poligonales cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 9.05 μm cav, 6.05 μm aper; V-PA: 11.52 μm cav, 7.7 μm aper

Diferencias entre V-V y V-PA: las punteaduras intervasculares son notablemente más chicas y circulares, las V-PA son más bien pseudoescalariformes. En la figura 8C se observan punteaduras vaso-radio.

Forma (en sección transversal): poligonales, un poco redondeados, tendiendo a elípticos

Notas: Los radios son uniseriados, formados por células erectas, cuadradas y procumbentes (Fig. 8D).

Hay zonas con muchas fibras gelatinosas y otras con pocas (Fig. 8B).

Pedilanthus connatus Dressler y Sacamano (867; Fig. 9)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto o árbol pequeño leñoso (Fig. 9A) de hasta 2 m de altura, con pequeños tubérculos y raíces delgadas por medio de las cuales se propaga vegetativamente, formando colonias densas en lugares sombreados. No ramifica desde la base, pudiendo distinguirse un tallo principal. Presenta corteza gruesa y dura en la base, y los tallos jóvenes son más bien suculentos aunque delgados, hacia el ápice de las ramas. Sus hojas son grandes y suculentas, y su látex blanco y muy abundante. Se le observó creciendo en lugares sombreados en la transición entre un bosque de encinos y un bosque tropical subdeciduo de una ladera empinada, donde las laderas adyacentes son cafetales y también más arriba, en el sotobosque de un bosque de pino-encino con Melastomataceae, *Clethra* y *Brosimum*. El suelo era pedregoso y estaba cubierto de hojarasca. El tallo muestreado tenía una altura y diámetro aproximados de 1.7 m y 3 cm, respectivamente. Proviene de una ladera riparia sombreada con *Ficus*, *Annona*, palmas, *Cecropia* y *Heliconia*.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: normales y otros (pocos) muy pequeños, casi cuboidales

Dimensiones: 58.02 μm de diámetro, 477.62 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 3.52; radiales, cuando conglomerados, también con orientación radial (Fig. 9B)

Densidad (vasos/mm²): 13.09

Placa de perforación: simple y oblicuas en su mayoría (Fig. 9C)

Punteaduras

Arreglo: alterno, de patrón regular (Fig. 9D) hasta pseudoescalariforme (Fig. 9C)

Forma: circular y elíptica cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 8.35 μm cav, 4.81 μm aper; V-PA: 8.65 μm cav, 5.4 μm aper

Forma (en sección transversal): variable, hay poligonales, elípticos y casi redondos

Notas: Radios uniseriados (Fig. 9D), de células erectas y algunas cuadradas. Hay muchas fibras gelatinosas (Fig. 9B).

Pedilanthus cymbiferus Schlechtendal (979; Fig. 10)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto desértico suculento de no más de 50 cm de altura que ramifica desde la base, formando matas densas, conectadas por estolones (Fig. 10A). Tallos muy delgados (~5 mm de diámetro) y rígidos, cubiertos de cera abundante que les confiere una apariencia blanca. Las hojas son muy pequeñas y caducifolias, y las inflorescencias rojo intenso. El diámetro del tallo muestreado es de 0.5 cm aproximadamente, y proviene de una planta que crecía en vegetación desértica del valle de Tehuacán, con *Morkillia*, *Bursera schlechtendalii*, *Calliandra*, *Opuntia*, numerosas leguminosas y compuestas.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: por lo general, los elementos de vaso son más bien fibriformes, largos y delgados, con lígulas cortas (Fig. 10C,D)

Dimensiones: 16.62 μm de diámetro, 369.62 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.25; interrumpidos por células de parénquima. Se ven tres o cuatro vasos en disposición radial, alternando con células de parénquima (Fig. 10B)

Densidad (vasos/mm²): 80.69

Placa de perforación: simple y oblicuas (Fig. 10C)

Punteaduras

Arreglo: alterno a pseudoescalariforme (Fig. 10C,D)

Forma: cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 5.54 μm cav, 3.17 μm aper; V-PA: 7.16 μm cav, 4.98 μm aper

Forma (en sección transversal): irregulares, pero tendiendo a forma circular o poligonal

Notas: Hay áreas grandes de las caras tangenciales de los vasos sin punteaduras.

Las células de parénquima están llenas de almidón. Los radios suelen estar formados de células erectas y muy delgadas (Fig. 10C) aunque también las hay cuadradas.

Pedilanthus pulchellus Dressler (971; Fig. 11)

HÁBITO Y HÁBITAT

Árbol pequeño siempreverde leñoso de hasta 2.5 m de altura (Fig. 11A). Sus tallos son leñosos en la base y verde intenso en las puntas de las ramas; presenta hojas carnosas, raíces semituberosas y látex blanco. *P. pulchellus* fue observada creciendo en un sotobosque cuyo dosel no excede los 9 m, y su estrato medio está en 4-5 m, en lugares sombreados de la cresta de Cerro Espina, Oaxaca, donde el sustrato es de roca calcárea y está cubierto de hojarasca. Entre las especies allí presentes se pueden mencionar *Euphorbia pulcherrima*, *Randia*, *Croton*, palmas arecoides y rubiáceas, entre otras. El lugar parece húmedo en estación de lluvias, pues hay muchos helechos, bromeliáceas epifíticas, orquídeas y *Anthurium*. El individuo muestreado medía poco más de 2 m de altura y tenía 3 cm de diámetro, aproximadamente. Su tronco leñoso y las hojas estaban cubiertos de líquenes y musgos.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: muy variable, la mayoría normales, largos y angostos

Dimensiones: 25.41 μm de diámetro, 380.06 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 3.12; radiales, muchas veces tocando dos radios (Fig. 11B)

Densidad (vasos/mm²): 18.19

Placa de perforación: simple, laterales y oblicuas (Fig. 11C), no terminales.

Punteaduras

Arreglo: alterno y pseudoescalariforme, incluyendo la forma transicional (Fig. 11C)

Forma: redondeadas y algunas veces poligonales cuando alternas, y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: v-v: 7.95 μm cav, 4.46 μm aper; v-PA: 7.47 μm cav, 4.83 μm aper

Forma (en sección transversal): varía entre poligonal y elíptica, pero predomina la primera. Sus paredes son muy gruesas en los ángulos y se adelgazan mucho en las caras

Notas: Hay parénquima vasicéntrico. Los radios son uniseriados, los biseriados son comunes (Fig. 11D), y hay algunos multiseriados. Las células de los radios tienen mucho almidón (Fig. 11B,C). Fibras gelatinosas abundantes, sobre todo en la madera más externa.

Pedilanthus bracteatus (Jacq.) Boiss. (845; Fig. 12)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto suculento que ramifica desde la base y forma matas obcónicas densas de hasta 3 m de altura con tallos de 3 cm de diámetro en la base (Fig. 12A). Los tallos son verdes y están cubiertos por una delgada capa de cera. Sus hojas son carnosas y deciduas, y sus brácteas perduran y adquieren un color rojizo. Las inflorescencias son verde-amarillento, y su látex es amarillo, con textura cremosa y muy abundante. El individuo muestreado estaba creciendo en lugar más o menos expuesto de un matorral espinoso más o menos abierto, con *Ipomoea*, *Opuntia*, *Pithecellobium*, *Agave*, *Bursera*, *Stenocereus*, *Hechtia*, *Acanthocereus*, *Guazuma*, y sus dimensiones de diámetro y altura eran de 2.5 cm y 2.5 m, respectivamente.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: muy variable, los más comunes presentan lígulas pequeñas, y hay unos pocos fibriformes. También hay algunos elementos de vaso cuboidales.

Dimensiones: 41.14 μm de diámetro, 254.06 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.52; escasos, en filas radiales

Densidad (vasos/ mm^2): 15.75

Placa de perforación: simple (Fig. 12C), rara vez terminal

Punteaduras

Arreglo: alterno, pseudoescalariforme y transicional entre ambos (Fig. 12C,D)

Forma: elípticas cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 7.15 μm cav, 3.35 μm aper; V-PA: 8.82 μm cav, 4.22 μm aper

Forma (en sección transversal): variable, los hay desde poligonales hasta elípticos y circulares. Es común observar vasos con un lumen elíptico pero con paredes engrosadas de tal forma que su contorno externo es poligonal (Fig. 12B).

Notas: Radios uniseriados (Fig. 12D) de células erectas principalmente, aunque también hay células cuadradas (Fig. 12C). Se observan muchas punteaduras en las caras tangenciales de las células de los radios y pocas en las caras tangenciales de las fibras.

Pedilanthus diazlananus Lomelí y Sahagún (898; Fig. 13)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto de hasta 1 m de altura, de tallos suculentos delgados cubiertos de cera que forman matas de aspecto enredado (Fig. 13A). Presenta hojas muy pequeñas y las inflorescencias son verdes, a veces con tonos amarillentos; el látex es amarillo.

Pedilanthus diazlananus crece en los bordes de laderas y barrancas, en las zonas más bien expuestas de un bosque tropical caducifolio. El tallo muestreado medía 80 cm de altura y 1.7 cm de diámetro, y proviene de una ladera viendo al N, muy empinada, con vegetación xerofítica más bien abierta constituida por abundantes leguminosas, bromeliáceas, *Opuntia* spp. arborescentes, *Spondias purpurea*, *Plumeria*, *Ipomoea*, *Brosimum alicastrum* y *Bursera*, entre otros.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: muy largos y delgados junto a otros no tan largos y sí anchos

Dimensiones: 31.46 μm de diámetro, 334.85 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.55; no hay agrupamientos numerosos de vasos, éstos son más bien solitarios o en parejas (Fig. 13B). Los pocos agrupamientos son básicamente radiales, aunque se llegan a ver pequeños conglomerados

Densidad (vasos/ mm^2): 20.01

Placa de perforación: simples y oblicuas por lo general, también laterales (Fig. 13C)

Punteaduras

Arreglo: alterno en la porción media de los elementos de vaso; hacia los extremos, las punteaduras se dispersan y el patrón se desdibuja, formando un patrón pseudoescalariforme

Forma: redondeadas cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes (Fig. 13C)

Diámetro: V-V: 7.83 μm cav, 3.47 μm aper; V-PA: 7.49 μm cav, 3.04 μm aper

Forma (en sección transversal): por lo general son radialmente elípticos, aunque también los hay circulares

Notas: La madera está generalmente constituida por fibras y radios muy largos. Los radios son principalmente uniseriados, los biseriados son comunes (Fig. 13D), y se observaron pocos multiseriados. Están formados por células cuadradas e incluso procumbentes. Se observó también parénquima vasicéntrico, aunque no siempre.

Pedilanthus macrocarpus Bentham (854; Fig.14)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto desértico de tallos suculentos que forma matas densas en las que no se distingue un tallo principal (Fig. 14A). Los tallos son verdes, pero están cubiertos por cera de tal forma que su apariencia es blanquecina. Las flores y las brácteas son rojo intenso, y caen pronto. El látex es blanco y muy abundante. *P. macrocarpus* parece ser la especie más suculenta de *Pedilanthus*, suele crecer en lugares con vegetación desértica o matorral xerófilo chaparro asociados a un suelo desértico pedregoso, bajo un efecto nodriza marcado, y varía en altura de unos 60 a 80 cm, y sus tallos oscilan entre 1-1.5 cm de diámetro. El tallo muestreado tenía 70 cm de altura y 1.2 cm de diámetro, y la vegetación asociada está conformada por *Bursera microphylla*, *Opuntia* spp. *Jatropha*, *Stenocereus thurberi*, *Pachycereus pringlei*, *Fouquieria*, *Prosopis*, y *Cercidium*, en un suelo arenoso muy fino.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: son vasos normales, con las lígulas cortas y achatadas cuando presentes.

Dimensiones: 26.51 μm de diámetro, 378.08 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.82; principalmente solitarios, casi siempre separados por parénquima vasicéntrico. Son comunes las secuencias de un vaso y una célula de parénquima alternando varias veces (Fig. 14B). Los grupos grandes (pocos) son de cuatro y hasta seis vasos, los cuales son principalmente radiales, y cuando hay pequeños conglomerados, éstos presentan también una orientación radial.

Densidad (vasos/mm²): 34.21

Placa de perforación: simple y oblicuas (Fig. 14C, D), rara vez terminales

Punteaduras

Arreglo: pseudoscalariforme (Fig. 14C)

Forma: elíptica sumamente excéntrica

Diámetro: V-V: 9.44 μm cav, 6.68 μm aper; V-PA: 9.12 μm cav, 6.86 μm aper

Diferencias entre V-V y V-PA: en este caso, las punteaduras V-PA son más pequeñas que las intervasculares, pues están limitadas por el tamaño de las células de parénquima; también presentan un patrón de agrupamiento según el parénquima.

Forma (en sección transversal): poligonales, algunos auténticamente rectangulares, en las caras la pared se adelgaza mucho (Fig. 14B)

Notas: Los radios son uniseriados (Fig. 14D), compuestos de células erectas pero anchas (Fig. 14C).

Pedilanthus tehuacanus Brandegee (981; Fig. 15)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto decíduo de tallos suculentos que llegan a medir hasta 2.5 m de altura (Fig. 15A). *P. tehuacanus* ramifica desde la base y forma matas en las que no se distingue un tallo principal. Presenta látex amarillo abundante. Sus tallos están cubiertos de una capa delgada de cera que les confiere un tono grisáceo. El tallo muestreado medía 2 m de altura y 2.5 cm de diámetro, aproximadamente, y se le encontró creciendo en un matorral xerófilo bastante espinoso, con *Yucca*, leguminosas, *Fouquieria*, *Agave* y *P. cymbiferus*, entre otros.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: la forma es muy variable, pero tienden a ser más bien fusiformes, algunos largos, anchos y con lúgulas. Hay algunos pocos pequeños y cuboidales.

Dimensiones: 27.4 μm de diámetro, 280 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 2.9; son radiales, casi siempre adyacentes a un radio, y varias veces uniendo dos radios, pero ayudados por parénquima vasicéntrico (Fig. 15B)

Densidad (vasos/ mm^2): 15.8

Placa de perforación: simple y oblicuas, no terminales (Fig. 15C)

Punteaduras

Arreglo: pseudoescalariforme y subopuesta (Fig. 15C, D)

Forma: poligonales cuando subopuestas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: V-V: 7.16 μm cav, 4.73 μm aper; V-PA: 8.54 μm cav, 5.77 μm aper

Forma (en sección transversal): los hay poligonales, aunque no tan angulosos, son más bien redondeados y de forma variable, pudiendo encontrarse cuadrados, triangulares y pentagonales

Notas: En sección transversal es difícil distinguir entre vasos y parénquima vasicéntrico, pues no hay gran diferencia en el tamaño de las células y el grosor de sus paredes (Fig. 15B). Los radios son uniseriados y hay también algunos biseriados (Fig. 15D), formados por muchas células cuadradas y en algunos casos se observan también células procumbentes.

Pedilanthus tomentellus Robins. y Greenm. (973; Fig. 16)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto suculento que ramifica desde la base, formando matas densas que llegan a medir hasta 3 m de altura (Fig. 16A). Sus tallos son gruesos y están cubiertos de cera, con hojas suculentas y tomentosas, y látex amarillo abundante. El tallo muestreado tenía una altura aproximada de 3 m, y un diámetro de alrededor de 3 cm. Fue encontrado creciendo en zonas cultivadas donde la vegetación natural estaba totalmente alterada. No se han podido localizar poblaciones silvestres.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: normales, fusiformes y cuboidales, con lígulas variables pero más bien cortas, los elementos de vaso son más bien cortos

Dimensiones: 27.92 μm de diámetro, 349.19 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.87; grupos radiales (Fig. 16B)

Densidad (vasos/ mm^2): 27.07

Placa de perforación: simple y oblicuas en su mayoría (Fig. 16D)

Punteaduras

Arreglo: alterno a pseudoescalariforme, comúnmente con un arreglo básicamente alterno de hendiduras o aperturas con forma de rajadas que es intermedio entre un arreglo escalariforme y uno alterno, en lo que corresponde a un arreglo pseudoescalariforme (Fig. 16C, D)

Forma: elípticas cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes (Fig. 16D, a la izquierda)

Diámetro: v-v: 12.31 μm cav, 8.2 μm aper; v-PA: 11.86 μm cav, 7.62 μm aper

Diferencias entre v-v y v-PA: las punteaduras intervasculares son más bien alternas y subopuestas (Fig. 16D, a la derecha), y las v-PA son más bien pseudoescalariformes

Forma (en sección transversal): muy variable, los hay poligonales, incluyendo algunos cuadrados, elípticos y circulares

Notas: Hay elementos de vaso sin punteaduras en las caras tangenciales, pero sí en las radiales. Radios heterogéneos, de células erectas, cuadradas y procumbentes (Fig. 16C), uniseriados en su mayoría (Fig. 16D), algunos muy pocos biseriados. Se ven algunas células de los radios con divisiones. Hay un poco de parénquima vasicéntrico.

Pedilanthus nodiflorus Millspaugh (955; Fig. 17)

HÁBITO Y HÁBITAT

Arbusto de tallos suculentos verdes que forman matas de hasta 2 m de altura (Fig. 17A), creciendo en claros de bosque tropical caducifolio de 4 m de altura, más o menos denso, con un sustrato de piedra calcárea, con leguminosas abundantes, cactáceas columnares, orquídeas terrestres, *Agave*, *Turnera*, *Thevetia*, *Cnidoscolus*, *Bursera*, *Opuntia* y *Croton*.. Los tallos son suculentos y las inflorescencias fucsia intenso a rojo, con unas glándulas muy conspicuas que asemejan ojos. El individuo muestreado tenía 1.8 m de altura y 1.4 cm de diámetro, aproximadamente.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: variable, los normales son comunes, hay también algunos fibriformes, y la mayoría presenta lígulas pequeñas (Fig. 17C)

Dimensiones: 34.61 μm de diámetro, 487.36 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.1; escasos, cuando presentes, presentan orientación radial (Fig. 17B)

Densidad (vasos/mm²): 19.11

Placa de perforación: simple y oblicua, no terminal (Fig. 17C)

Punteaduras

Arreglo: alterno a pseudoescalariforme, predominando esta última (Fig. 17C)

Forma: redondeadas cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: v-v: 6.56 μm cav, 4.29 μm aper; v-PA: 6.78 μm cav, 4.65 μm aper

Forma (en sección transversal): poligonales, siempre orientados con su eje mayor en dirección radial

Notas: Es difícil distinguir los vasos de los radios porque no son muy distintos en tamaño y porque su pared tampoco es muy gruesa. Los radios son uniseriados (Fig. 17D) y están formados de células erectas (Fig. 17C). El parénquima vasicéntrico no es conspicuo, pero sí está presente; en la figura 17D se observa parénquima vasicéntrico rodeando un vaso. No hay fibras gelatinosas (Fig. 17B).

Pedilanthus tithymaloides (L.) Poit. (947; Fig. 18)

HÁBITO Y HÁBITAT

Matas obcónicas de hasta 1.6 m de altura, fomadas por tallos suculentos delgados color verde intenso (Fig. 18A). Presenta látex blanco. En general, crece en lugares sombreados o en claros en bosque tropical caducifolio más bien abierto con un dosel de hasta 15 m de altura. *P. tithymaloides* es deciduo en lugares con estacionalidad marcada, pero cuando asociado a vegetación riparia, las plantas pueden ser más bien siempreverdes. La planta muestreada tenía 1.6 m de altura y un diámetro de 1.5 cm en la base. Se encontraba creciendo junto a otras plantas más grandes en un bosque tropical caducifolio de 5-6 m de altura, cerrado y sombreado con *Bursera*, *Euphorbia*, cactáceas columnares, Commelinaceae, *Plumeria*, numerosas leguminosas, *Erythrina*, rutáceas, *Croton*, *Opuntia*, *Gyrocarpus*, *Manihot*, *Pereskia*, *Cnidoscolus* y *Jacaratia*.

CARACTERES DE LOS ELEMENTOS DE VASO

Tipo: normales a fusiformes con lígulas de longitud y forma variables (Fig. 18C, D)

Dimensiones: 39.67 μm de diámetro, 474.56 μm de longitud

Agrupamiento (vasos/grupo): 1.62; la mayoría son vasos solitarios, y los pocos agrupamientos son radiales, los conglomerados son raros (Fig. 18B)

Densidad (vasos/mm²): 19.2

Placa de perforación: simple y oblicuas (Fig. 18C, D)

Punteaduras

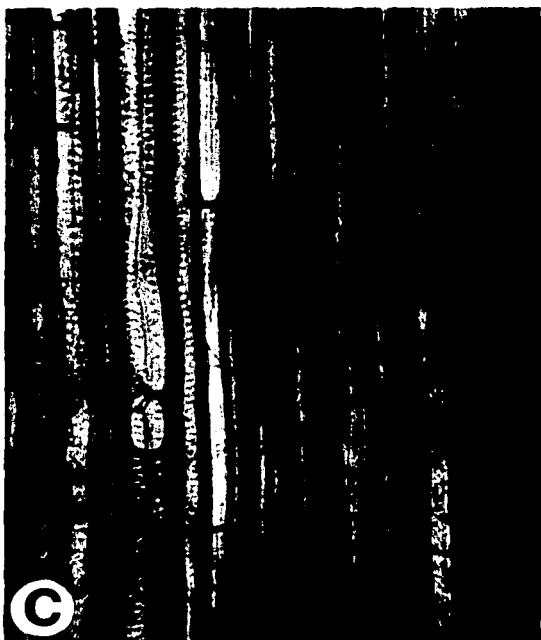
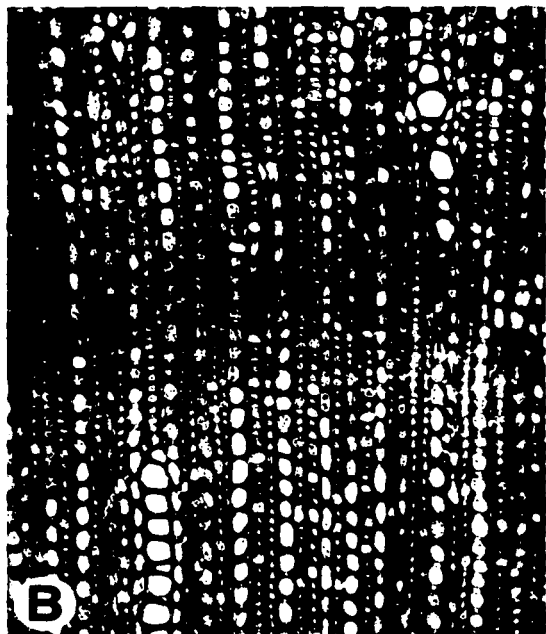
Arreglo: alterno en la porción media de los elementos de vaso y pseudoescalariforme en los extremos (Fig. 18D). La situación de una apertura y dos cavidades es común.

Forma: elípticas o ligeramente poligonales cuando alternas y alargadas cuando pseudoescalariformes

Diámetro: v-v: 8.43 μm cav, 4.26 μm aper; v-PA: 11.83 μm cav, 7.34 μm aper

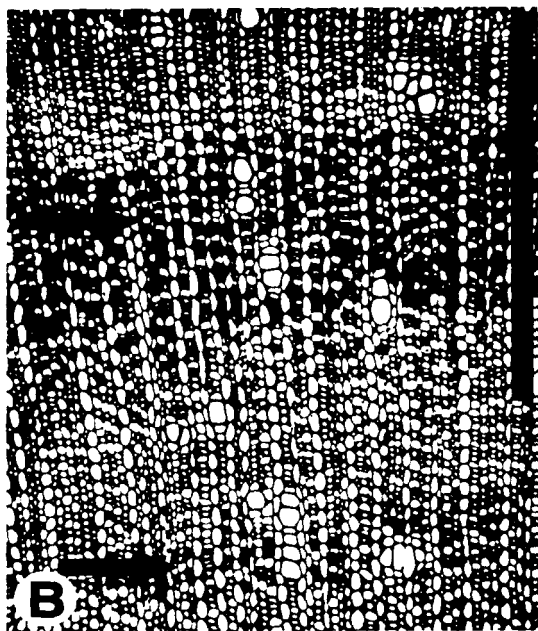
Forma (en sección transversal): poligonales

Notas: Radios uniseriados (Fig. 18D) formados por células erectas en su mayoría (Fig. 18C), aunque hay algunas cuadradas. Hay parénquima vasicéntrico conspicuo y fibras gelatinosas abundantes (Fig. 18B).



FALLA DE ORIGEN

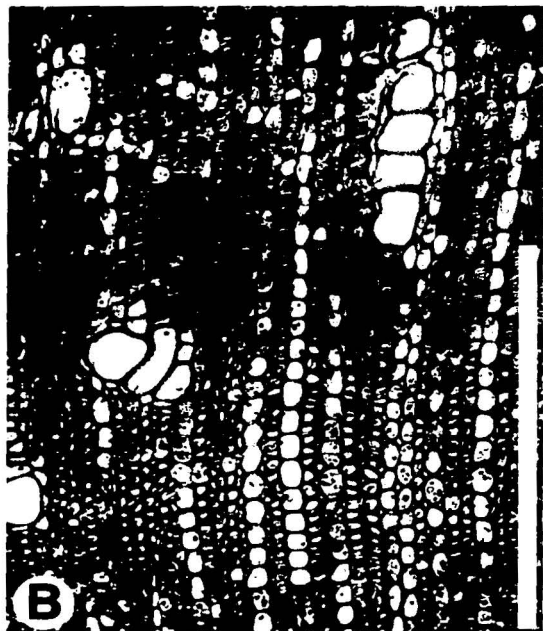
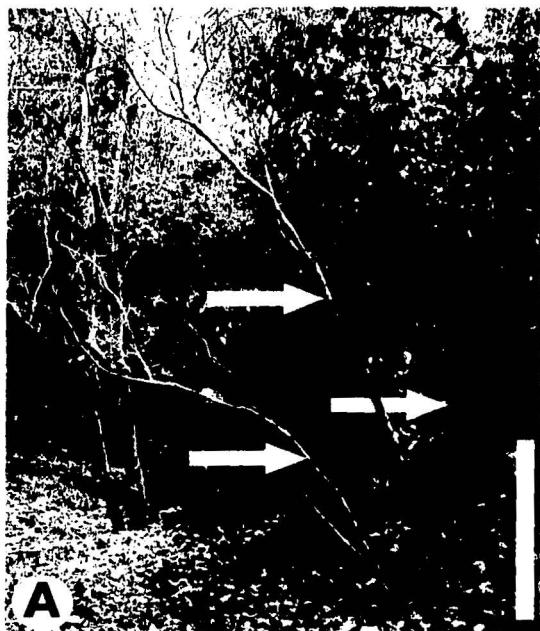
Figuras 6A-D. *Pedilanthus palmeri* Millspaugh. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 974 creciendo entre piedras en una cañada sombreada. Escala = 30 cm. Figuras B-D, Olson y Cacho 841. B. Sección transversal mostrando escasos grupos de vasos, la mayor parte en filas radiales. Las flechas indican anillos de fibras gelatinosas en la madera tardía. Escala = 1 mm. C. Sección radial de la parte periférica del tallo mostrando células de radio erectas (arriba) con punteaduras vaso-radio y partes de fibras librifformes abajo. La flecha indica paredes transversales entre dos células de parénquima vasicéntrico. Escala = 300 μ m. D. Sección tangencial mostrando radios uniseriados abundantes, punteaduras vaso-parénquima vasicéntrico en el vaso en la porción central derecha de la imagen. Escala = 300 μ m.



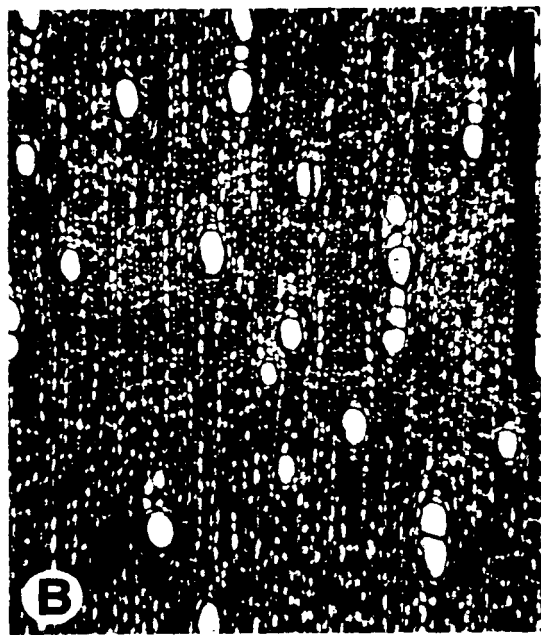
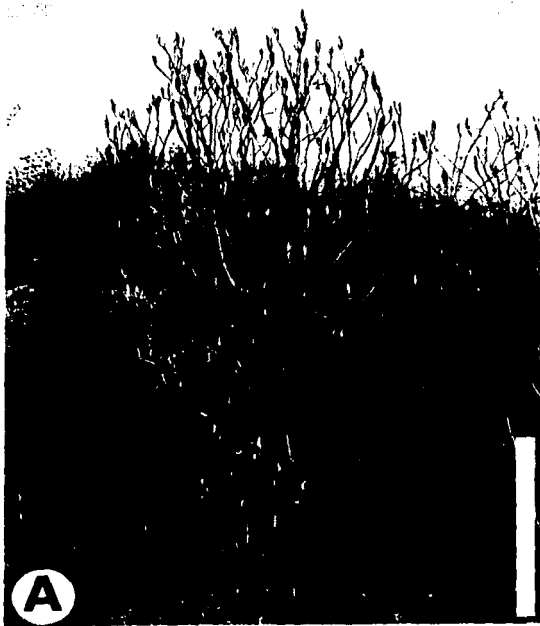
TEJES C N
FALLA DE ORIGEN

Figuras 7A-D. *Pedilanthus calcaratus* Schlechtendal. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 900 creciendo en una cañada sombreada. Las flechas indican unos tallos de *P. calcaratus*. Escala = 1 m. B. Sección transversal mostrando ejemplos de la diversidad de agrupamientos de vasos en esta especie, parénquima vasicéntrico a la izquierda del grupo de vasos arriba a la derecha y anillos de fibras libriformes con (franja oscura atravesando el centro de la imagen) y sin fibras gelatinosas (células más claras) Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando almidón abundante en células de los radios, punteaduras vaso-radio y células de parénquima vasicéntrico a la izquierda de la parte superior del vaso. Escala = 250 μm . D. Sección tangencial mostrando almidón en células de radios uniseriados relativamente anchas y punteaduras vaso-vaso. Escala = 250 μm .

50-A



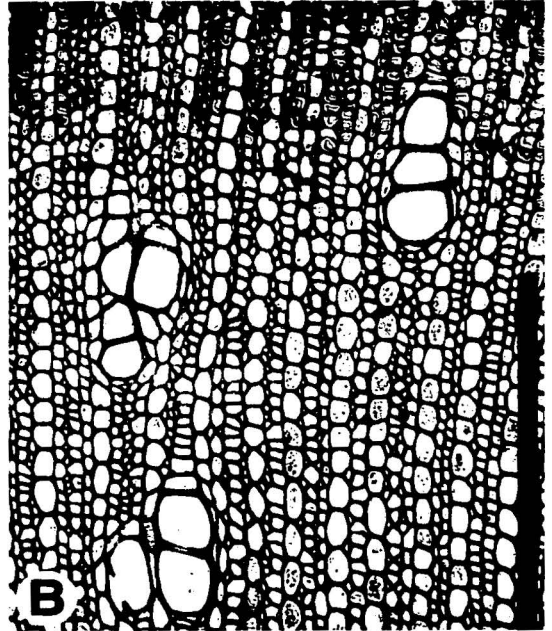
Figuras 8A-D. *Pedilanthus coalcomanensis* Croizat. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 883 creciendo en bosque tropical caducifolio perturbado sobre piedra calcarea erosionada. Escala = 1 m. B. Sección transversal mostrando grupos de vasos dispuestos en arreglos vagamente diagonales (por ejemplo, el conjunto de vasos que va desde la parte inferior derecha a la parte superior izquierda de la imagen). Las fibras gelatinosas son más densas en la parte inferior de la imagen que en medio. Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando almidón abundante en las células de los radios, algunas de las cuales son casi cuadradas, y punteaduras vaso-radio. Escala = 300 μm . D. Sección tangencial mostrando punteaduras vaso-vaso, almidón en los radios y fibras libriiformes. Escala = 300 μm .



TEMIS CON
FALLA DE ORIGEN

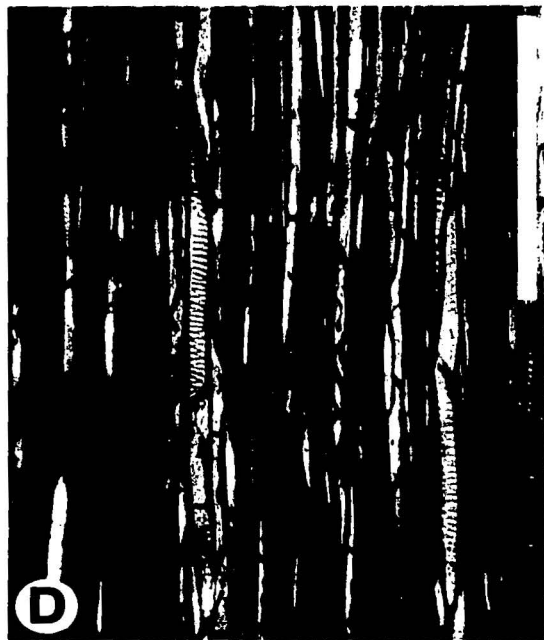
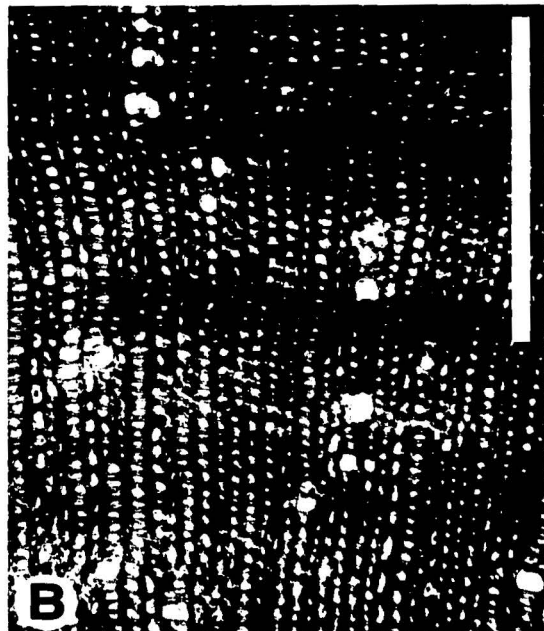
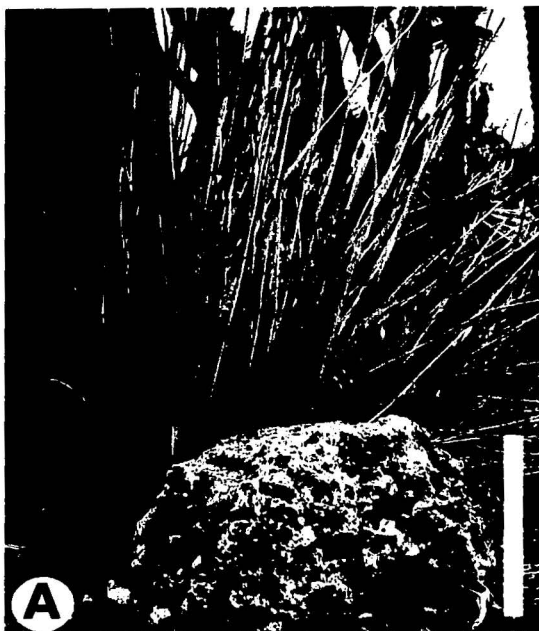
Figuras 9A-D. *Pedilanthus connatus* Dressler y Sacamano. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 867 mostrando ramificación intrincada. Escala = 30 cm. B. Sección transversal mostrando vasos agrupados, almidón abundante en las células de radio y una franja de fibras gelatinosas arriba. Escala = 500 μ m. C. Sección radial mostrando almidón en las células de radio arriba a la derecha, una placa de perforación y punteaduras vaso-radio. Escala = 250 μ m. D. Sección tangencial mostrando radios relativamente bajos y punteaduras vaso-vaso. Escala = 250 μ m.

52-A



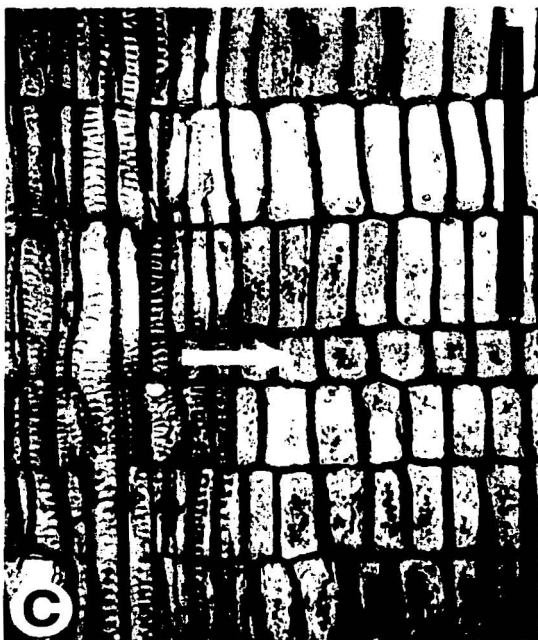
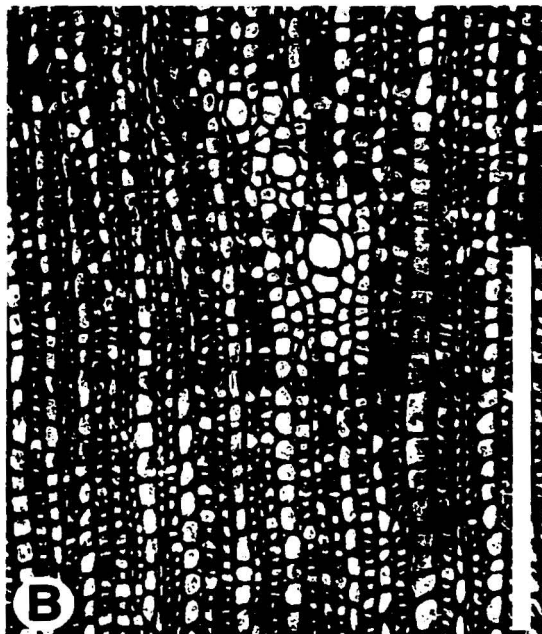
TEJIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figuras 10A-D. *Pedilanthus cymbiferus* Schlechtendal. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho s.n. mostrando tallos con el diametro basal menor del género. Escala = 30 cm. B. Sección transversal mostrando partes de cuatro anillos de crecimiento. Escala = 250 μm . C. Sección radial con el cambium a la derecha mostrando células de radio erectas y elementos de vaso largos con punteaduras vaso-radio pseudoescalariformes. Escala = 250 μm . D. Sección tangencial mostrando una densidad relativamente baja de radios y punteaduras vaso-parénquima axial. Escala = 250 μm .



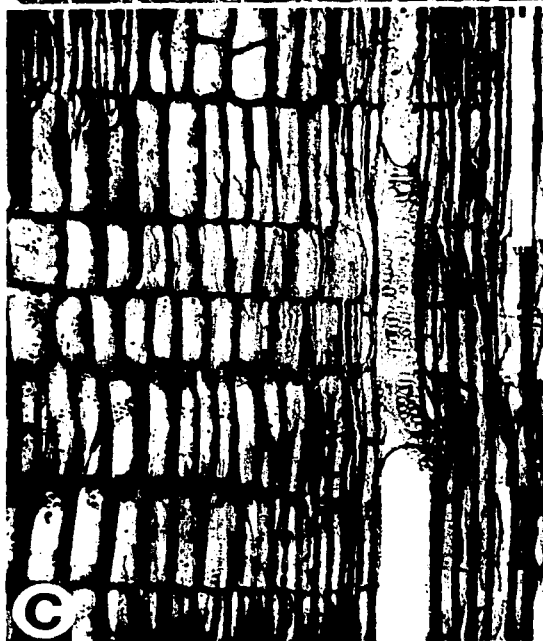
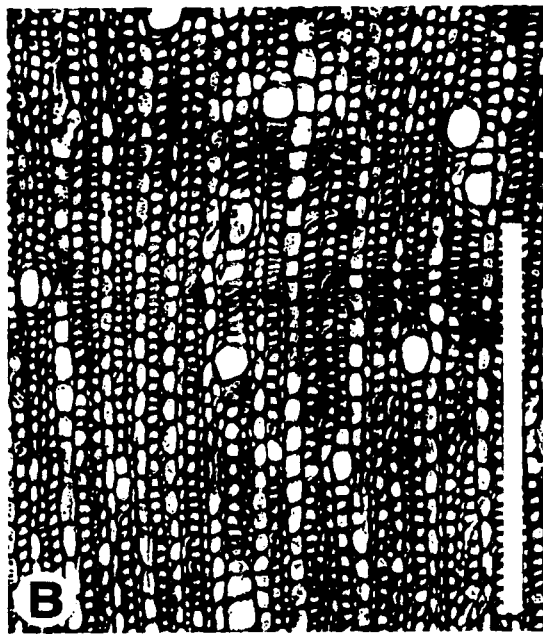
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figuras 11A-D. *Pedilanthus pulchellus* Dressler. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 971, mostrando ramificación intrincada desde un tallo principal. Escala = 20 cm. B. Sección transversal mostrando radios abundantes y vasos escasos. Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando células cuadradas ubicadas en los centros de radios de tamaños mayores (flecha; las demás células son erectas); punteaduras vaso-radio. Escala = 250. D. Sección tangencial mostrando radios abundantes, algunas de los cuales son biseriados (se presentan dos a la derecha) y una célula cuadrada en medio de un radio uniseriado alto (flecha). Escala = 250 μm .



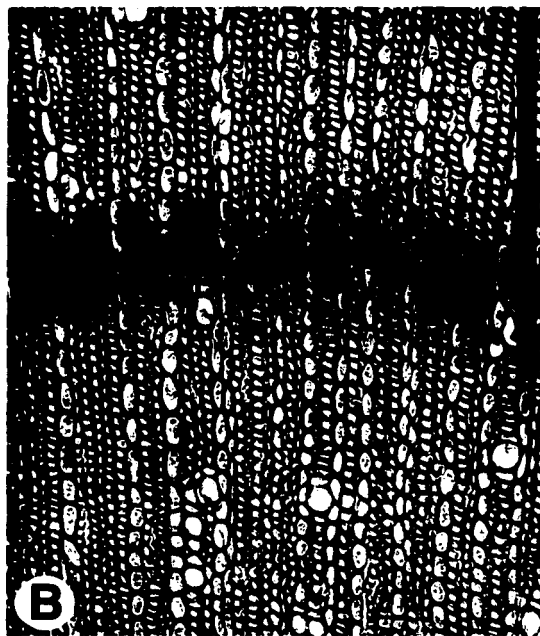
TEJES CON
FALLA DE ORIGEN

Figuras 12A-D. *Pedilanthus bracteatus* (Jacq.) Boiss. Hábito y madera. Olson y Cacho 845. A. Hábito, mostrando tallos suculentos sin hojas en bosque espinoso cerca de la costa del Pacífico. Escala = 60 cm. B. Sección transversal de la madera del tallo mostrando escaso agrupamiento de vasos y la parte terminal de un anillo de crecimiento atravesando el centro de la imagen. Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando granos de almidón en las células de radio y punteaduras vaso-radio irregulares. Escala = 250. D. Sección tangencial mostrando radios delgados, algunos unicelulares, y punteaduras vaso-parénquima vasicéntrico. Escala = 500 μm .



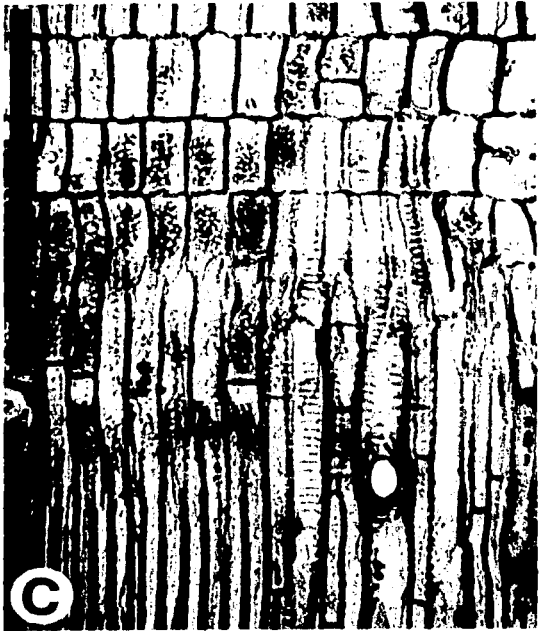
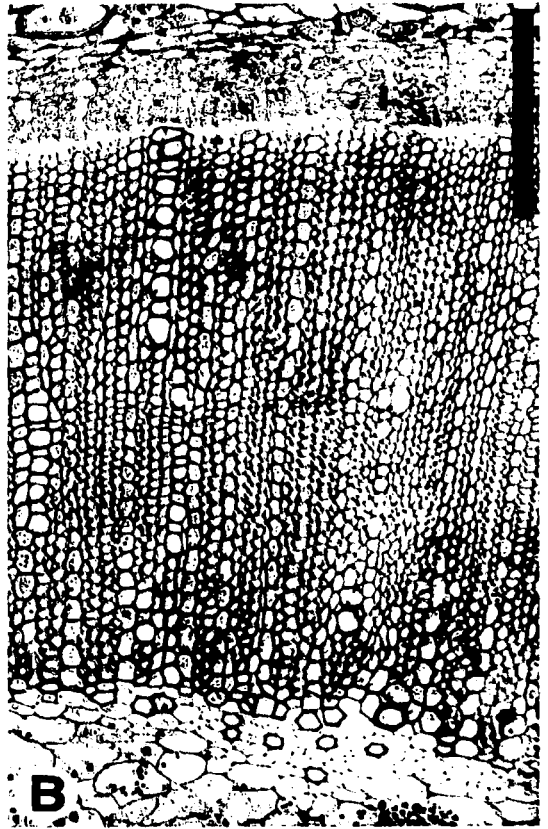
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figuras 13A-D. *Pedilanthus diazlunanus* Lomelí y Sahagún. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 898 mostrando matas grandes de tallos suculentos creciendo en bosque tropical caducifolio. Escala = 50 cm. B. Sección transversal mostrando un anillo de fibras gelatinosas (zona oscura arriba del centro) y vasos solitarios. Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando punteaduras vaso-radio y células de radio casi cuadradas con un fondo de fibras libriformes. Escala = 250 μm . D. Sección tangencial con radios uniseriados muy altos y algunos radios biseriados. Escala = 250 μm .



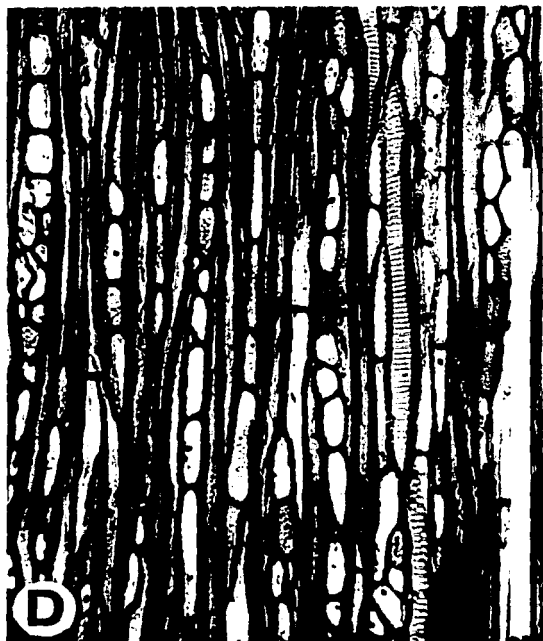
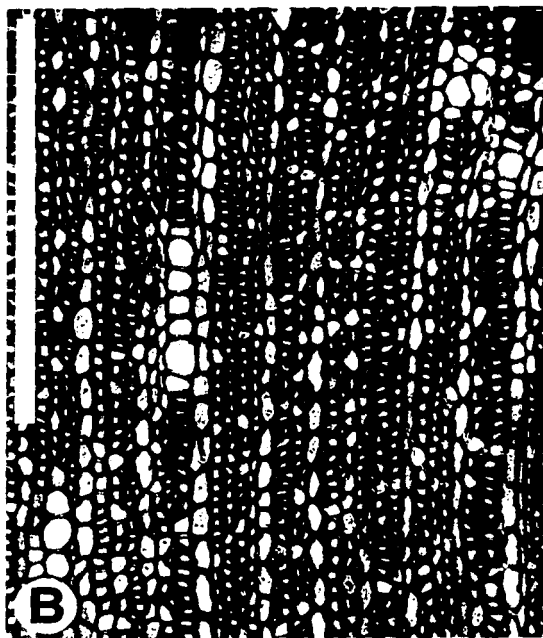
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figuras 14A-D. *Pedilanthus macrocarpus* Benth. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 852 mostrando tallos gruesos y suculentos. Escala = 20 cm. B. Sección transversal mostrando la médula abajo, con xilema primario intacto, floema secundario y parénquima cortical arriba. El cilindro delgado de xilema muestra numerosos radios repletos de almidón. Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando una placa de perforación y punteaduras vaso-radio grandes en las paredes del vaso al centro-izquierda, células de radio chaparras arriba y fibras libriformes abajo a la izquierda. Escala = 300 μm . D. Sección tangencial mostrando punteaduras vaso-parénquima vasicéntrico grandes en las paredes del vaso a la izquierda, partes de radios uniseriados y fibras libriformes. Escala = 250 μm .



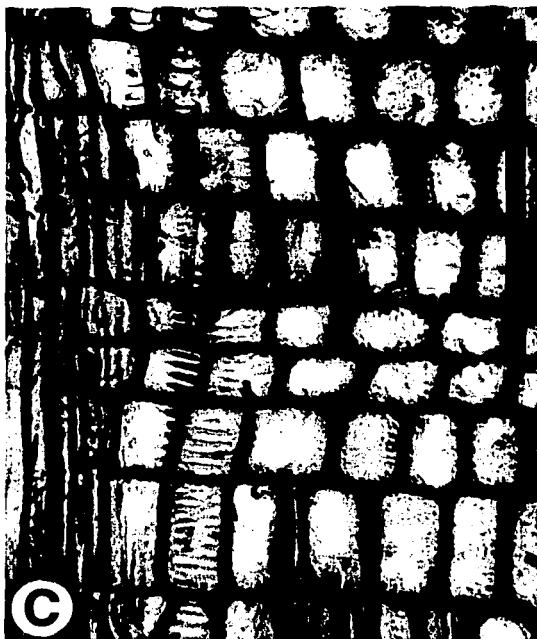
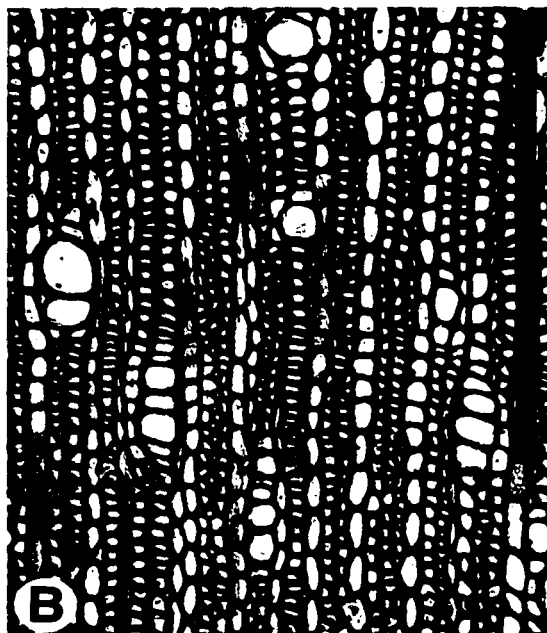
Figuras 15A-D. *Pedilanthus tehuacanus* Brandege. Hábito y madera. A. Hábito de un individuo joven en la localidad de Olson y Cacho 981 mostrando los tallos gruesos y suculentos; la planta muestreada era más grande. Escala = 40 cm. B. Sección transversal mostrando vasos agrupados y fibras libriformes con paredes relativamente gruesos. Escala = 500. C. Sección radial mostrando células cuadradas en las partes centrales de radios que están generalmente compuestos por células erectas y punteaduras vaso-radio a la izquierda. Escala = 250 μ m. D. Sección tangencial mostrando punteaduras vaso-parénquima axial y células bajas en las partes centrales de algunos radios. Escala = 400 μ m.

BB-A



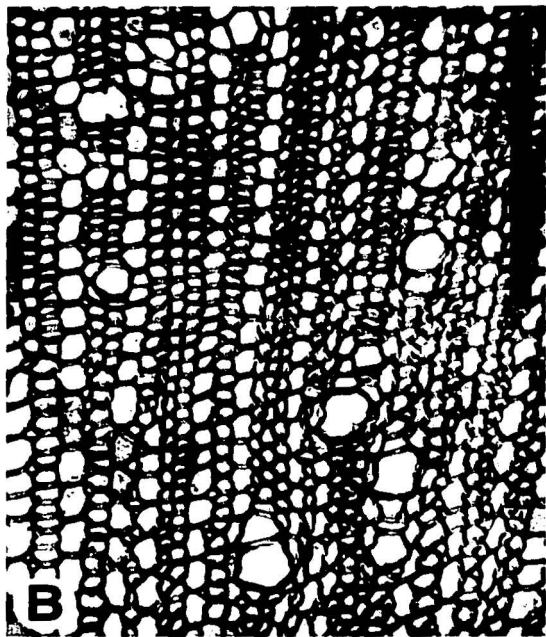
Figuras 16A-D. *Pedilanthus tomentellus* Robins. y Greenm. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 973, es posible observar hojas en los tallos jóvenes y el hábito suculento. Escala = 1 m. B. Sección transversal mostrando un anillo de crecimiento reconocible en medio y vasos tanto en agrupaciones como solitarios. Escala = 500 μm . C. Sección radial mostrando punteaduras vaso-radio pseudoescalariformes y células de radio erectas a cuadradas con poco almidón. Escala = 250 μm . D. Sección tangencial mostrando punteaduras vaso-parénquima axial pseudoescalariformes en las paredes del vaso a la izquierda, punteaduras vaso-vaso en las del vaso a la derecha. Escala = 250 μm .

39-A



Figuras 17A-D. *Pedilanthus nodiflorus* Millspaugh. Hábito y madera. A. Hábito de Olson y Cacho 955, con flecha indicando el centro de un individuo creciendo en un claro sobre piedra calcárea en bosque tropical caducifolio. Escala = 75 cm. B. Sección transversal mostrando vasos solitarios y fibras libriformes con paredes delgadas. Escala = 250 μm . C. Sección radial mostrando punteaduras vaso-radio y una placa de perforación en el vaso a la izquierda y punteaduras en la cola del elemento de vaso arriba de la placa de perforación. Células de radio erectas con cantidades moderadas de almidón a la derecha y fibras libriformes en medio arriba. Escala = 250 μm . D. Sección tangencial mostrando radios uniseriados, fibras libriformes y parénquima vasicéntrico rodeando el vaso en medio a la derecha. Escala = 250 μm .

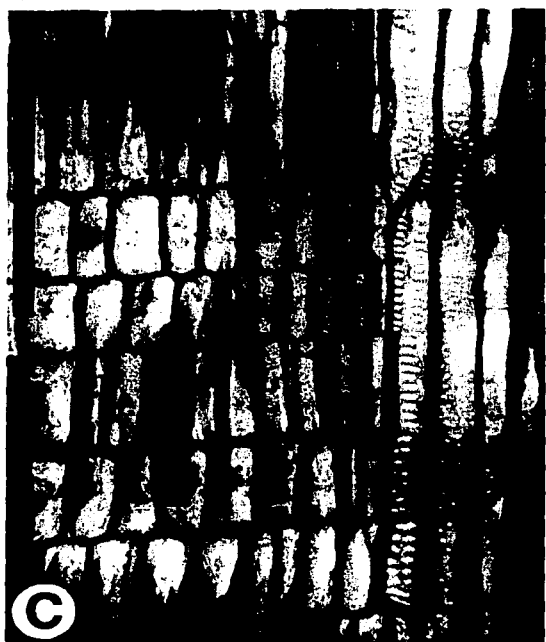
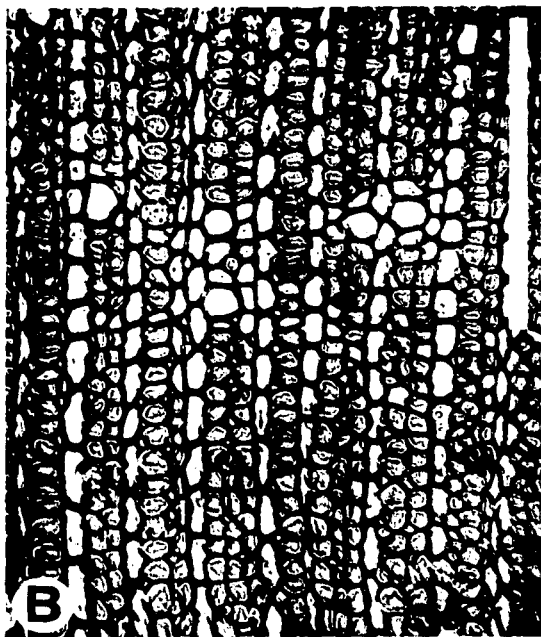
60-A



TESIS CON.
FALLA DE ORIGEN

Figuras 18A-D. *Pedilanthus tithymaloides*(L.) Poit. Hábito y madera. A. Hábito de un individuo pequeño creciendo a la localidad de Olson y Cacho 947 en el sotobosque de bosque tropical caducifolio alto. Escala = 30 cm; la planta muestreada era más grande. B. Sección transversal mostrando fibras gelatinosas abundantes y vasos solitarios, la mayor parte de los cuales son solitarios, rodeados por parénquima vasicéntrico. Escala = 250 μ m. C. Sección radial con punteaduras vaso-radio a la derecha, parénquima vasicéntrico a la extrema derecha, y células de radio erectas relativamente bajas a la izquierda. Escala = 250 μ m. D. Sección tangencial que muestra radios uniseriados relativamente bajos. Escala = 250 μ m.

61-A



TEJIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 2a. Promedios de las características de los elementos de vaso y otras variables estudiadas en especies suculentas de *Pedilanthus*.

	<i>P.</i> <i>bracteatus</i> 845	<i>P.</i> <i>cymbiferus</i> 979	<i>P.</i> <i>diazlunanus</i> 898	<i>P.</i> <i>macrocarpus</i> 854	<i>P.</i> <i>nodiflorus</i> 955	<i>P.</i> <i>tehuacanus</i> 981	<i>P.</i> <i>tithymaloides</i> 947	<i>P.</i> <i>tomentellus</i> 973	PROMEDIO
diámetro ev (µm)	41.145	16.625	31.463	26.506	34.613	27.400	39.668	37.923	31.918
	± 11.81	± 2.91	± 6.25	± 7.51	± 8.12	± 8.66	± 9.17	± 12.55	
longitud ev (µm)	254.063	369.625	334.854	378.086	487.364	280.595	474.563	349.188	366.042
	± 101.95	± 108.52	± 105.58	± 90.86	± 99.5	± 94.36	± 138.21	± 77.44	
agrupamiento	1.525	1.250	1.550	1.825	1.100	2.900	1.625	1.875	1.706
	± 0.99	± 0.59	± 0.71	± 1.17	± 0.30	± 2.49	± 0.93	± 1.38	
grosor de pared ev (µm)	2.363	2.038	2.344	2.213	1.588	2.125	2.175	2.638	2.185
	± 0.38	± 0.4	± 0.42	± 0.78	± 0.31	± 0.43	± 0.46	± 0.51	
punt V-V aper (µm)	3.353	3.166	3.469	6.678	4.294	4.731	4.263	8.206	4.770
	± 0.9	± 0.91	± 1.03	± 2	± 0.9	± 2.03	± 0.99	± 5.25	
punt V-PA aper (µm)	4.225	4.981	3.041	6.859	4.650	5.775	7.344	7.619	5.562
	± 1.48	± 1.56	± 1.04	± 1.42	± 1.24	± 1.83	± 2.14	± 2.23	
punt V-V cav (µm)	7.153	5.538	7.828	9.438	6.563	7.156	8.428	12.313	8.052
	± 1.21	± 1.21	± 1.4	± 2.02	± 1.05	± 1.75	± 1.32	± 5.46	
punt V-PA cav (µm)	8.819	7.156	7.488	9.125	6.788	8.541	11.828	11.856	8.950
	± 1.97	± 1.36	± 1.39	± 1.38	± 1.2	± 1.5	± 2.47	± 2.34	
v/mm ²	16.537	80.691	20.010	35.161	14.293	15.411	18.789	28.950	28.730
	± 3.38	± 26.08	± 18.52	± 27.51	± 19.22	± 16.69	± 13.72	± 22.54	
Área cond	2.199	2.238	1.556	1.940	1.345	0.909	2.322	3.270	1.972
Diam tallo (mm)	24.970	5.530	16.822	12.100	13.880	24.450	15.376	30.700	17.979
% xilema	44.098	34.016	52.951	18.512	32.222	58.843	30.422	55.746	40.851
altura aprox (m)	2.500	0.500	0.800	0.700	1.800	2.000	1.600	3.000	1.613
diám ev / diam tallo	0.002	0.003	0.002	0.002	0.002	0.001	0.003	0.001	0.002
longitud ev / diam tallo	0.010	0.067	0.020	0.031	0.035	0.011	0.031	0.011	0.027
v/b *	0.115	0.245	0.149	0.167	0.092	0.155	0.110	0.139	0.146
(v/b) ² *	0.013	0.060	0.022	0.028	0.008	0.024	0.012	0.019	0.023

ev=elementos de vaso, diám.=diámetro, long=longitud, agrup=agrupamiento, punt=punteaduras, V-V=vaso-vaso, V-PA=vaso-parénquima axial, área cond=área conductiva, % xilema=porcentaje de xilema. Los valores en gris corresponden a la desviación standard.a

Tabla 2b. Promedios de las características de los elementos de vaso y otras variables estudiadas en especies leñosas de *Pedilanthus*

	<i>P. calcaratus</i> 806	<i>P. calcaratus</i> 892	<i>P. coalcomanensis</i> 883	<i>P. connatus</i> 867	<i>P. finkii</i> 917	<i>P. palmeri</i> 840	<i>P. pulchellus</i> 971	PROMEDIO
diámetro ev (µm)	56.394 ± 17.43	51.553 ± 12.07	74.163 ± 19.89	58.017 ± 16.15	31.381 ± 6.65	38.633 ± 10.13	25.406 ± 7.88	47.935
longitud ev (µm)	566.738 ± 123.86	601.673 ± 135.4	375.219 ± 86.6	477.625 ± 161.51	405.902 ± 147.82	429.000 ± 190.83	380.063 ± 133.28	462.317
agrupamiento	2.250 ± 1.3	3.000 ± 2.61	1.600 ± 0.74	3.525 ± 2.81	2.275 ± 1.68	1.800 ± 1.16	3.125 ± 2.17	2.511
grosor de pared ev (µm)	1.875 ± 0.48	3.050 ± 0.58	2.863 ± 0.57	3.825 ± 0.92	2.238 ± 0.35	2.719 ± 0.38	2.131 ± 0.45	2.671
punt v-v aper (µm)	4.413 ± 1.02	4.116 ± 1.02	6.050 ± 1.75	4.813 ± 1.89	2.597 ± 0.74	3.469 ± 1.15	4.459 ± 1.59	4.274
punt v-PA aper (µm)	5.375 ± 1.68	5.578 ± 1.58	7.700 ± 4.1	5.400 ± 2.51	2.597 ± 0.74	4.831 ± 1.48	4.831 ± 0.94	5.188
punt v-v cav (µm)	8.484 ± 1.09	8.331 ± 1.39	9.050 ± 1.68	8.350 ± 2.17	6.663 ± 0.97	7.694 ± 1.59	7.950 ± 1.47	8.075
punt v-PA cav (µm)	8.863 ± 1.53	8.813 ± 1.47	11.525 ± 3.96	8.650 ± 2.42	6.663 ± 0.97	9.013 ± 1.54	7.475 ± 1.08	8.714
v/mm ²	27.105 ± 21.18	20.348 ± 19.98	8.777 ± 2.39	12.862 ± 2.6	22.921 ± 20.97	30.925 ± 24.58	18.191 ± 23.13	20.161
área cond	6.770	4.247	3.791	3.400	1.773	3.625	0.922	3.504
lám tallo (mm)	20.630	24.438	48.000	28.850	17.460	21.806	29.330	27.216
% xilema	58.396	65.400	74.449	70.003	81.095	63.533	69.863	68.963
altura aprox (m)	3.000	1.500	3.000	1.700	2.500	2.000	2.500	2.314
diám ev/diam tallo	0.003	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.001	0.002
longitud ev/diam tallo	0.027	0.025	0.008	0.017	0.023	0.020	0.013	0.019
v/b *	0.066	0.118	0.077	0.132	0.143	0.141	0.168	0.121
(v/b) ² *	0.004	0.014	0.006	0.017	0.020	0.020	0.028	0.016

ev=elementos de vaso, diám.=diámetro, long=longitud, agrup=agrupamiento, punt=punteaduras, v-v=vaso-vaso, v-PA=vaso-parénquima axial, área cond=área conductiva, % xilema=porcentaje de xilema.
Los valores en gris corresponden a la desviación standard.

Análisis estadísticos

Diferencias entre hábitos

Se observaron diferencias entre las especies leñosas y suculentas para el diámetro de los elementos de vaso, grosor de pared, área conductiva, diámetro del tallo y porcentaje de xilema. Sin embargo, aunque los datos sugieren diferencias y posibles direcciones para futuros estudios, no todas son significativas. Las diferencias resultaron significativas ($p < 0.05$) con la prueba de U de Mann-Whitney para la longitud de los elementos de vaso, agrupamiento y porcentaje de xilema, y son fuertes pero no significativas para el área conductiva. El resultado completo de la prueba se presenta en la tabla 3.

Tabla 3. Salida de la prueba de U de Mann-Whitney. Las diferencias significativas están marcadas con un asterisco (*).

Variable	Suma de intervalo Suculentas	Suma de intervalo Leñosas	U	Z	p
Diám. ev	50.00	70.00	14.00	-1.620	0.105
Largo ev	46.00	74.00	10.00	-2.080	*0.037
Agrupamiento	45.00	75.00	9.00	-2.199	*0.028
Grosor pared ev	41.00	69.00	15.00	-1.505	0.132
Punt V-PA	66.00	54.00	26.00	0.232	0.817
Punt v-v	64.50	55.50	27.50	0.058	0.954
v/mm ²	68.00	52.00	24.00	0.463	0.643
Área conductiva	48.00	72.00	12.00	-1.852	0.064
Diám. tallo	50.00	70.00	14.00	-1.620	0.105
% xilema	37.00	83.00	1.00	-3.125	*0.002

ev=elementos de vaso, diám.=diámetro, long=longitud, agrup=agrupamiento, punt=punteaduras, v-v=vaso-vaso, V-PA=vaso-parénquima axial, % xilema=porcentaje de xilema.

Correlaciones entre variables

Las correlaciones encontradas, tanto para las pruebas de Pearson (paramétrica), como para la de Spearman (no paramétrica) se muestran completas en los Apéndices III y IV.

Análisis de componentes principales (PCA)

En las tablas 4 y 5 se muestran los eigenvalores y el porcentaje de variación explicada para diez factores. Es importante notar que los tres primeros factores proporcionan una variación explicada acumulada de 74.66%.

Las variables importantes en la determinación del primer factor fueron el diámetro de los elementos de vaso, el diámetro del tallo y el grosor de la pared. El diámetro de las punteaduras, tanto intervasculares como vaso-parénquima axial, y el porcentaje de xilema contribuyeron al segundo factor. El tercer factor fue definido por la longitud de los elementos de vaso y el área conductiva. Las variables relevantes para los tres primeros factores están señaladas en la tabla, pero se muestra la tabla completa.

Tabla 4. Eigenvalores y porcentaje de variación explicada.

Factor	Eigenvalor	Porcentaje de varianza	Eigenvalor acumulado	Porcentaje de variación acumulado
1	3.85	38.48	3.85	38.48
2	1.98	19.84	5.83	58.32
3	1.63	16.35	7.47	74.67
4	0.91	9.08	8.37	83.75
5	0.72	7.20	9.09	90.95
6	0.46	4.59	9.55	95.35
7	0.20	1.97	9.75	97.50
8	0.18	1.78	9.93	99.28
9	0.05	0.47	9.98	99.76
10	0.02	0.24	10.00	100.00

Tabla 5. Tabla de cargas para los principales componentes.

Variable	F1	F2	F3	F4	F5	F6	F7	F8	F9	F10
Diám. ev	*-0.87	-0.10	0.23	-0.35	-0.09	0.15	0.03	-0.07	0.09	0.10
Largo ev	-0.34	0.06	*0.82	0.07	0.39	-0.00	0.10	0.21	0.03	-0.03
Agrupamiento	-0.55	0.44	-0.10	0.58	0.31	-0.13	-0.01	-0.20	0.05	0.01
Grosor pared ev	*-0.73	0.14	-0.05	0.38	-0.24	0.49	-0.05	0.08	-0.04	-0.02
Punt. v-PA	-0.40	*-0.85	-0.06	0.16	0.08	-0.02	-0.25	-0.08	-0.09	0.02
Punt v-v	-0.39	*-0.77	-0.29	0.21	0.10	-0.16	-0.24	0.17	0.30	0.02
v/mm ²	0.59	-0.19	0.36	0.44	-0.51	-0.12	0.10	0.03	0.80	0.02
Área conductiva	-0.57	-0.17	*0.70	-0.08	-0.23	-0.17	-0.19	-0.16	-0.06	-0.04
Diám. tallo	*-0.85	-0.06	-0.41	-0.19	-0.17	-0.13	0.12	0.01	0.09	-0.09
% xilema	-0.65	*0.61	-0.14	0.02	-0.23	-0.31	0.06	0.16	-0.08	0.05

F=factor, ev=elementos de vaso, diám.=diámetro, long=longitud, agrup=agrupamiento, punt=punteaduras, v-v=vaso-vaso, v-PA=vaso-parénquima axial, % xilema=porcentaje de xilema.

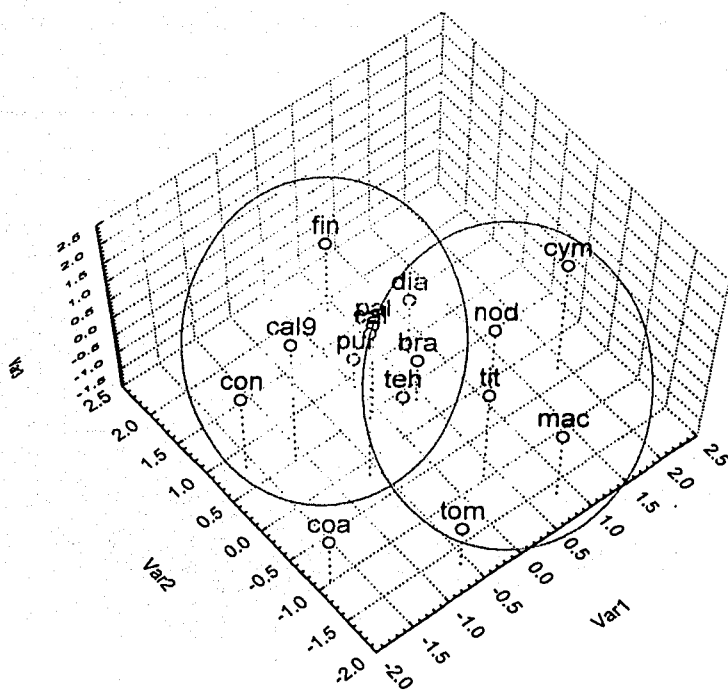


Figura 19. Gráfica tridimensional del PCA que muestra el agrupamiento de las especies

DISCUSIÓN

Diferencias entre grupos y correlación entre variables

Se pueden distinguir dos grandes categorías de hábitos: leñosas (L) y suculentas (S), de modo que los resultados son discutidos de acuerdo a esa distribución. Los grupos se diferenciaron como se muestra en la tabla 1.

Porcentaje de xilema

Se esperaba que las diferencias en el porcentaje de xilema fueran significativas entre las dos categorías debido a que éste refleja en cierta medida qué tan leñosa es una planta. Así, no es de sorprender que las especies leñosas de *Pedilanthus* tengan un porcentaje de xilema significativamente mayor en la prueba de U de Mann-Whitney ($L > S$, $p = 0.001$) que el grupo de las suculentas. Si el porcentaje de xilema que presenta una planta es indicador de lo leñosa o suculenta que es, *P. finkii* sería la especie más leñosa dentro del género, y *P. macrocarpus* sería la más suculenta, lo cual concuerda con lo observado. También, es importante señalar que se observó que el porcentaje de xilema que presenta un tallo guarda una relación positiva y estadísticamente significativa con el diámetro del mismo ($R_p = 0.6$; $R_{sp} = 0.65$). Esto, aunado a las relaciones alométricas conocidas entre diámetro y altura de una planta (p. ej. Niklas, 1994), fortalece la idea de que la proporción de xilema que presenta una planta puede estar correlacionada también con el tamaño que ésta pueda alcanzar. Así, no es de sorprender que como grupo, las plantas leñosas sean más grandes tanto en altura como en diámetro de su tallo, que las suculentas. En este caso, sería mucho más contundente comparar las alturas y diámetros máximos que las especies pueden alcanzar. Sin embargo, la correlación observada entre diámetro del tallo y el porcentaje de xilema que éste contiene no se observa cuando se analizan las especies leñosas entre sí, como cuando con las especies suculentas ($R_p = 0.73$, $R_{sp} = 0.71$) o con la totalidad de las especies. Para esclarecer esta cuestión es necesario realizar pruebas con un número mayor de individuos por especie, y los más grandes posibles.

Agrupamiento de vasos

En lo que respecta al agrupamiento de vasos observado, las diferencias entre ambos grupos con la prueba de U de Mann-Whitney fueron significativas ($L > S$, $p = 0.027$), siendo

éste mayor en los *Pedilanthus* leñosos que en los suculentos. La especie de *Pedilanthus* con el mayor agrupamiento fue *P. connatus*, una especie leñosa típica que habita en uno de los ambientes más secos, mientras que *P. nodiflorus*, una suculenta que habita en uno de los ambientes más húmedos, presentó el menor. El hecho de que en plantas suculentas sea común observar vasos principalmente solitarios, separados por parénquima vasicéntrico, como en *P. macrocarpus*, sugiere que el agrupamiento de vasos no tiene valor selectivo en este tipo de plantas. En especies suculentas el riesgo de embolismo probablemente es menor que la necesidad de translocación radial para manejar los recursos almacenados en el parénquima de la médula y el córtex. En cambio, en el caso de las especies leñosas, el agrupamiento de vasos constituye un sistema de conducción de respaldo que cobra importancia en caso de que ocurran embolismos. Así, la observación de un agrupamiento mayor en las plantas leñosas (2.51 vasos/grupo) que en las suculentas (1.71 vasos/grupo) confirma las expectativas.

Se observó que conforme aumenta el porcentaje de xilema en una planta también aumenta el agrupamiento ($R_p = 0.55$; $R_{sp} = 0.61$). Lo interesante es que esto podría ser otra forma de mostrar la relación esperada acerca de un mayor agrupamiento en las especies leñosas de *Pedilanthus* debido a un mayor valor selectivo del mismo que en las suculentas, y esto bien puede contribuir a las diferencias existentes entre el grupo de especies leñosas y suculentas observadas en el género.

Longitud de los elementos de vaso

También fueron observadas diferencias significativas ($L > S$, $p = 0.037$) con la prueba de U de Mann-Whitney entre ambos grupos en la longitud de los elementos de vaso. En otros estudios ha sido observada una disminución del tamaño en los elementos de vaso conforme aumenta la aridez (p. ej. Carlquist 2001; Carlquist y Hoekman, 1985), y en este caso se esperaban elementos de vaso más cortos en las especies de *Pedilanthus* que habitan en condiciones áridas, como las especies suculentas. Sin embargo, las plantas leñosas son mucho más altas que las suculentas, y poseen tallos más gruesos. Así, podría pensarse que la mayor longitud observada en los elementos de vaso de las especies leñosas de *Pedilanthus* podría ser un artefacto alométrico más que una correlación con las condiciones ecológicas en que crecen las plantas (p. ej. Gartner, 1995). Evidencia en contra de esta idea es el hecho de que *P. coalcomanensis*, que es el individuo de mayor

tamaño en general, y en particular en las especies leñosas, presenta los elementos de vaso más cortos dentro del grupo y no los más largos, como lo prediría la hipótesis anterior (ver tabla 1a). Esto lleva a pensar que efectivamente las plantas de ambientes más secos poseen los elementos de vaso más cortos.

Por otro lado, se observó que en el grupo de las especies suculentas de *Pedilanthus* la longitud de los elementos de vaso es mayor en las plantas que tienen un menor porcentaje de xilema ($R_{SP} = -0.74$). Es decir, la longitud de los elementos de vaso es mayor en las especies más suculentas dentro de las suculentas. Si pensamos en la suculencia como en un ambiente interno más cálido, estos resultados favorecen la hipótesis inicial en términos de que los elementos de vaso más cortos se esperan en plantas sujetas a una mayor aridez. En el caso de las plantas suculentas, éstas enmascaran por lo menos algunos efectos de la aridez, y no es sorprendente que un mayor grado de suculencia implique un mayor enmascaramiento de tales efectos. Así, en las plantas más suculentas, y por consiguiente con el menor cilindro de xilema, es de esperarse un mayor enmascaramiento de los efectos de la aridez.

Diámetro de los elementos de vaso

En cuanto al diámetro de los elementos de vaso, se observan diferencias entre los *Pedilanthus* leñosos y los suculentos con la prueba de U de Mann-Whitney, aunque éstas no son significativas ($L > S, p = 0.1$). Sin embargo, la relación entre los diámetros de ambos grupos, en la que los elementos de vaso de las especies leñosas tienen un diámetro mayor que los de las suculentas es contraria a lo esperado en términos de una conducción más segura y como consecuencia diámetros de vaso menores, en los *Pedilanthus* leñosos. Esto sugiere que en las especies leñosas la seguridad en la conducción está resuelta en gran medida con el agrupamiento de vasos o que el riesgo de embolismo es bajo, y que en las especies suculentas la necesidad para una alta eficiencia conductiva en los períodos con abundancia de agua no es mucho mayor que en las especies leñosas. Sin embargo, la idea de que el tamaño de las plantas puede incidir de forma que las plantas altas presenten elementos de vaso más largos, persiste. Así, resulta interesante comparar la relación diámetro de los elementos de vaso:diámetro del tallo. En *Pedilanthus*, estas razones son muy parecidas para ambos grupos (ver tabla 1b), lo que sugiere que las proporciones se mantienen, es decir, tomando en cuenta las dimensiones del tallo de las plantas, el

diámetro de los elementos de vaso es proporcionalmente similar en las especies suculentas que en las leñosas. Entonces, el hecho de que los elementos de vaso de las plantas suculentas presenten un diámetro absoluto menor que los de las leñosas, que son plantas más grandes, parece ser una cuestión alométrica más que el resultado de selección actuando en concordancia con las condiciones ecológicas en las que viven las plantas.

Esta idea se fortalece con el hecho de que los elementos de vaso tienen un diámetro significativamente mayor en los tallos más grandes ($R_p = 0.65$, $p < 0.05$), lo cual sugiere que en efecto, existe una covariación entre estos caracteres. La escasez de estudios combinados de alometría y anatomía es evidente, al igual que su relevancia para poder descartar las comparaciones alométricas cuando se busque interpretar datos de anatomía comparada en correlación con condiciones ecológicas.

Por otro lado, en las especies suculentas de *Pedilanthus* se observó que el diámetro de los elementos de vaso disminuye conforme aumenta su densidad ($R_{sp} = -0.78$). Es decir, que conforme mayores sean los elementos de vaso, hay un menor número de ellos por milímetro cuadrado. Esto puede mostrar que en las especies suculentas las necesidades conductivas se resuelven en términos del área conductiva, y no mediante la limitación del diámetro de los elementos de vaso o su densidad. Las relaciones diámetro-densidad pueden variar siempre y cuando se satisfagan las necesidades de conducción, pues hay mayor libertad en términos de selección para una conducción segura.

Área conductiva

Las diferencias entre especies leñosas y suculentas respecto al área conductiva no son significativas con la prueba de U de Mann-Whitney ($L > S$, $p = 0.064$), aunque son fuertes. En este caso, las especies leñosas de *Pedilanthus* tienen una mayor área conductiva que las suculentas como consecuencia del mayor diámetro de los elementos de vaso y no de la densidad de vasos observada, pues ésta es menor en leñosas que en suculentas. El hecho de que se observe una mayor área conductiva en las especies leñosas puede ser una consecuencia de su mayor tamaño o de su mayor cantidad de follaje. Una cuestión que es necesario considerar es el tipo de metabolismo que presentan las especies suculentas de *Pedilanthus*, pues de ser plantas con metabolismo CAM, el menor diámetro de vasos y

área conductiva cobrarían sentido en términos de que sus tasas fotosintéticas, y por lo tanto conductivas y de crecimiento, son limitadas.

Densidad de vasos

Según la prueba de U de Mann-Whitney, las diferencias observadas en la densidad de vasos no son estadísticamente significativas entre las especies leñosas y las suculentas. Sin embargo, en plantas leñosas se observó que en los tallos más gruesos la densidad de vasos es menor ($R_p = -0.82$, $R_{sp} = -0.82$). Una correlación de este tipo fue también observada en especies de *Moringa* (Olson y Carlquist, 2001). Con base en los resultados presentados, se puede decir que los elementos de vaso serán mayores en plantas con tallos más gruesos. Así, es posible pensar que al ser más anchos los elementos de vaso, las necesidades conductivas de la planta son satisfechas con un menor número de vasos por unidad de área, es decir, una menor densidad cuando los vasos son más anchos, algo similar a lo observado en las especies suculentas de *Pedilanthus*. Sin embargo, es necesario analizar estas relaciones con mayor detalle.

Punteaduras

Las diferencias observadas con la prueba de U de Mann-Whitney para los diámetros de las punteaduras entre las especies leñosas y las suculentas no son significativas estadísticamente ($S > L$). Se ha propuesto que las punteaduras podrían ser un lugar donde se originan cavitaciones (Hacke y Sperry, 2001). En particular, se supone que entre menores sean las punteaduras, menor es la superficie lábil a la introducción de aire y por lo tanto al origen de un embolismo. Si esto es así, habría menor presión de selección para punteaduras de menor tamaño en aquellas plantas que tuvieran menores probabilidades de embolismos, como las suculentas o en las que la cuestión mecánica estuviera resuelta, o bien no fuera un factor muy importante. Sería interesante ver si las diferencias esperadas en términos de una mayor eficiencia conductiva y una menor rigidez estructural en las paredes de los vasos de las plantas suculentas pueden ser observadas entre las especies más leñosas y las más suculentas, lo cual haría necesario ampliar el conjunto de los datos.

Se ha observado que el diámetro de las punteaduras en las paredes laterales de los vasos de las dicotiledóneas fluctúa entre 5 y 8 μm (Carlquist, 2001). El promedio de las aperturas intervasculares observado en *Pedilanthus* es de 4.54 μm , y es tan bajo debido a

que las punteaduras de *P. finkii* son muy pequeñas ($2.6 \mu\text{m}$). Los resultados obtenidos son consistentes con lo observado previamente en el sentido que las punteaduras de mayores diámetros corresponden a plantas suculentas (Carlquist, 2001). También, serían necesarios más datos para comparar estadísticamente las especies más leñosas y menos leñosas dentro de cada grupo, es decir, *P. finkii* y *P. coalcomanensis* en las leñosas, y *P. macrocarpus* y *P. tomentellus* en las suculentas.

El hecho de que en las especies leñosas de *Pedilanthus* el tamaño de las punteaduras, tanto intervascuales como vaso-parénquima, covaríe con el diámetro de los elementos de vaso (v-v: $R_p = 0.76$, $R_{sp} =$ no significativo; v-PA: $R_p = 0.82$, $R_{sp} = 0.828$) sugiere que el movimiento horizontal está relacionado de alguna manera al movimiento vertical. Así, conforme los volúmenes de agua transportados verticalmente son mayores (punteaduras v-v involucradas), es necesario que el sistema de transporte horizontal, en el que intervienen las punteaduras v-PA, se ajuste, y las punteaduras sean mayores. Por otro lado, las conexiones entre vasos son por medio de las punteaduras intervascuales, por lo que su tamaño refleja de alguna manera el transporte vertical.

Debido al sacrificio en fuerza mecánica en las paredes de los vasos al aumentar el tamaño de las punteaduras, se esperarían paredes más gruesas también o fibras como células adyacentes. En *Pedilanthus*, las células adyacentes son fibras, pero sus paredes no son más gruesas. Sin embargo, esto no se observa así. Además de un conjunto de datos más extenso para explorar estas posibles relaciones, sería necesario evaluar el grosor de las paredes de las células que componen el resto de la madera, pues como Hacke y Sperry (2001) mencionan, éstas pueden desempeñar una función de respaldo en lo que a resistencia a las presiones negativas se refiere.

La correlación positiva observada en plantas leñosas entre punteaduras y el diámetro del tallo (v-v: $R_p = 0.89$, $R_{sp} = 0.86$; v-PA: $R_p = 0.84$) puede estar igualmente relacionada a un mayor transporte en plantas de mayor tamaño, sin embargo, es necesario estudiar este tipo de relaciones con mayor detalle. También, en plantas leñosas fue observado que el tamaño de las punteaduras intervascuales decrece conforme la densidad de vasos aumenta ($R_{sp} = -0.821$).

Grosor de pared de los elementos de vaso

Las paredes de los elementos de vaso son más gruesas en las especies leñosas de *Pedilanthus* que en las suculentas, pero la diferencia no es estadísticamente significativa ($L > S$, $p=0.132$). La especie con las paredes más gruesas es *P. connatus*, que es una leñosa típica que crece en un lugar muy seco, y la especie que presenta los elementos de vaso con paredes más delgadas es *P. nodiflorus*, que habita en uno de los ambientes más húmedos y que además es suculenta. Los resultados sugieren, por un lado, que el valor selectivo de paredes gruesas, y por lo tanto de mayor seguridad, es mayor en las especies leñosas que en las suculentas. Esto es congruente con el mayor agrupamiento (que implica selección para una conducción segura) observado en las especies leñosas de *Pedilanthus*. En este grupo de plantas los riesgos de embolismo pueden ser mayores que en las especies suculentas, lo cual resalta el valor selectivo de paredes gruesas que disminuyan el riesgo de cavitación o implosión de un vaso (Hacke y Sperry, 2001), y de un mayor agrupamiento de vasos, que significa la existencia de un sistema de conducción subsidiario que en caso de embolismo mantenga las rutas tridimensionales de flujo (Carlquist, 1984).

El hecho de que el grosor de la pared parece aumentar conforma aumenta el diámetro del tallo ($R_p=0.5$; $R_{sp}=0.56$) podría sugerir que en los tallos más gruesos las paredes de los elementos de vaso tienen una función mecánica más importante debido a la gran masa que hay que soportar en el caso de especies leñosas y a que el porcentaje de xilema es reducido en el caso de especies suculentas masivas, como *P. tomentellus*. Es interesante que esta relación en la que las paredes de los elementos de vaso son más gruesas en las plantas con tallos más gruesos se observa al analizar las suculentas por separado ($R_{sp}=0.714$), pero no las leñosas. Posiblemente en el caso de la madera de las especies leñosas la cuestión mecánica está resuelta por la gran cantidad de xilema presente y no hay selección para un mayor grosor de pared por cuestiones mecánicas. También, es posible que las presiones tan negativas en las plantas leñosas y el mayor grosor de su pared, enmascaren esta correlación, cosa que no sucede en las suculentas.

Diámetro de los elementos de vaso y el grosor de su pared

Se observó una correlación positiva entre el diámetro de los elementos de vaso y el grosor de su pared tanto con una prueba estadística paramétrica como con una no

paramétrica ($R_p = 0.54$; $R_{sp}=0.55$; ver Apéndices III y IV). Un mayor grosor de pared conforme el diámetro de los elementos de vaso es mayor es congruente con la hipótesis de que es necesaria una mayor fuerza mecánica en las paredes de los elementos de vaso más anchos para soportar las presiones negativas que resultan de la conducción y de situaciones de embolismos, como lo sugieren Hacke y Sperry (2001). En términos de lo que discuten estos autores, el aumento en el grosor de pared conforme aumenta el diámetro de los vasos es equivalente a mantener el cociente t/b , donde t es el grosor total de la doble pared entre dos vasos y b es el diámetro del lumen de uno de ellos. Se ha observado que el cociente $(t/b)^2$ es directamente proporcional a la resistencia a la cavitación predicha analíticamente, y de hecho, se concluye que la resistencia a la cavitación necesariamente implica una mayor densidad en la madera, que significa paredes vasculares más gruesas, así como una matriz de células circundantes fuertes (Hacke y Sperry, 2001).

Área conductiva y diámetro y longitud de elementos de vaso

El área conductiva guarda una correlación positiva significativa con el diámetro de los elementos de vaso ($R_p = 0.73$; $R_{sp}=0.75$), pero no así con la densidad de vasos, lo que sugiere que el diámetro tiene una importancia mayor que la densidad en determinar el área conductiva en *Pedilanthus*. Es decir, *Pedilanthus* es un género que en general tiene pocos elementos de vaso de diámetro moderado.

También se observó una correlación positiva entre el área conductiva y la longitud de elementos de vaso, que fue estadísticamente significativa sólo para el caso de la prueba paramétrica ($R_p = 0.61$; $R_{sp}=0.47$). En este caso, que la longitud de los elementos de vaso aumente conforme aumenta el área conductiva, puede reflejar un mayor eficiencia conductiva debido a que existen menos placas de perforación por vaso que en los vasos formados por elementos de vaso cortos. De este modo, tanto una mayor área conductiva como una mayor longitud en los elementos de vaso parecen contribuir a una mayor eficiencia conductiva.

Análisis de componentes principales (PCA)

El PCA muestra que es posible explicar un total de 74.6% de la variación con base en los tres primeros factores (Fig. 19). En la gráfica pueden distinguirse dos zonas que se

traslapan, una donde se concentran las especies leñosas de *Pedilanthus*, y otra donde se concentran las especies suculentas. *Pedilanthus pulchellus*, en la zona de traslape, tiene una madera con aspecto leñoso, un gran porcentaje de xilema en su tallo (70%) y un valor de agrupamiento de vasos alto, todas características de plantas leñosas. Sin embargo, también presenta valores de área conductiva (3.1) y diámetro de elementos de vaso (25.4 μm) que se asemejan a los valores por grupo observado en las suculentas.

Se puede observar que quedan muy separadas la especie más leñosa, *P. finkii*, y la más suculenta, *P. macrocarpus*. También quedan proyectadas hacia afuera *P. tomentellus*, una de las más leñosas de las especies suculentas, y *P. coalcomanensis*, la más suculenta de las especies leñosas. *Pedilanthus coalcomanensis* es una especie leñosa (74.4% de su tallo es xilema) que presenta ciertas características que son más bien propias de las suculentas, como una baja densidad de vasos (8.8 vasos/ mm^2) que son más bien solitarios (agrupamiento=1.6), de gran diámetro (74.1 μm) y formados por elementos de vaso relativamente cortos (375 μm). Por último, *P. cymbiferus* es una especie que si bien es básicamente suculenta, tiene características que la segregan del centro del grupo, en particular, el reducido diámetro de su tallo y de sus elementos de vaso. *Pedilanthus tomentellus* y *Pedilanthus macrocarpus* se encuentran desplazados hacia el eje del primer factor debido a que presentan un gran tamaño en sus punteaduras y un porcentaje de xilema muy bajo en el caso de *P. macrocarpus* y moderado en el caso de *P. tomentellus*. *P. finkii* es proyectado fuera del grupo debido a que presenta las punteaduras de menor tamaño y el tallo con el mayor porcentaje de xilema.

El hecho de que sólo puedan distinguirse zonas de suculencia o leñosidad, y que algunas especies en los extremos de esta clasificación estén proyectadas del centro, siendo más lejanas entre sí, sugiere la idea de que *Pedilanthus* es un género en el que observamos, más que dos grupos claramente definidos, un gradiente de suculencia en el que es posible distinguir zonas o extremos, pero que en cuyo centro la diferenciación entre formas no es clara y pueden observarse especies que si bien son de hábito arbóreo (hasta 7 m de altura) y poseen un tronco masivo (hasta 10 cm de diámetro medio) con un porcentaje de xilema considerable (alrededor de 70%), presentan características que se esperarían más bien en especies suculentas, como elementos de vaso cortos, con diámetros grandes, paredes no gruesas y punteaduras grandes. Sin embargo, es necesario estudiar otras características de

la madera además de las relacionadas con los elementos de vaso, como las de fibras y radios, y un mayor número de individuos por especie para lograr una idea más clara sobre la naturaleza de las relaciones ecológicas entre las especies de *Pedilanthus*.

Propuestas filogenéticas

Dressler (1957) distingue cinco grupos de especies en *Pedilanthus*. Estos grupos y las relaciones entre ellos se muestran en la figura 1. Llama la atención que pueden distinguirse a su vez tres clases de grupos: los de especies exclusivamente leñosas (como los de *P. palmeri* y de *P. calcaratus*), los de especies suculentas (como los de *P. macrocarpus* y *P. nodiflorus*), y un grupo en el que se presentan ambos hábitos (el grupo que incluye *P. pulchellus*, *P. coalcomanensis* y *P. cymbiferus*). Es claro entonces que, según Dressler (1957) podemos encontrar grupos de especies de una misma forma de vida y grupos que combinan especies con diferentes formas de vida. Es decir, los grupos de especies que Dressler distingue al interior del grupo *Pedilanthus* no coinciden con una clasificación basada en la forma de vida.

Como se discute más arriba, el análisis de componentes principales (PCA) basado en las características anatómicas de los elementos de vaso estudiadas, muestra tres grandes zonas: una en la que sólo se encuentran especies leñosas (superior-izquierda), otra en la que se encuentran exclusivamente especies suculentas (inferior-derecha), y una tercera zona (central) en la que pueden encontrarse especies tanto leñosas como suculentas (figura 19). Esta distribución de las especies de *Pedilanthus*, si bien es burda, coincide con los tipos de grupos que Dressler (1957) propone. Si bien Dressler va más allá en lo que a las relaciones interespecíficas se refiere al interior de cada uno de estos tres grandes tipos de grupos, se puede decir que ambos estudios son congruentes en el sentido de que sugieren que las especies de *Pedilanthus* pueden agruparse congruentemente con su hábito en grupos de especies leñosas y de especies suculentas, y que también pueden hacerlo de forma independiente del hábito, en grupos que incluyen especies con características propias de ambas categorías, como *P. pulchellus*. La congruencia con la filogenia será posible examinarla una vez que ésta se encuentre disponible.

También, con base en un análisis anatómico de los caracteres de elementos de vaso en *Pedilanthus* pueden distinguirse claramente algunas cercanías entre las especies que

coinciden con lo señalado con Dressler (1957) en su tratado del género. En particular, la cercanía entre *P. bracteatus* y *P. tehuacanus*, y de *P. diazlananus* con ambos (Lomelí y Sahagún, 1990), y en menor grado, entre *P. nodiflorus* y *P. tithymaloides*, como lo sugiere Dressler al agruparlas en una misma entidad, separadas del resto de las especies suculentas.

Resulta interesante que la anatomía de la madera de las especies de *Pedilanthus* no sea del todo congruente con el hábito. Se observan especies cuya madera corresponde a la de una planta leñosa típica, como la de *P. connatus*, *P. finkii* y *P. calcaratus*, y otras típicamente suculentas, como *P. macrocarpus* y *P. bracteatus*. También se observan especies cuya madera es mucho más difícil de clasificar como típicamente leñosa o suculenta, entre las que se encuentran *P. coalcomanensis* y *P. cymbiferus*.

Con base en estudios de otros grupos (Olson y Carlquist, 2001; Olson, 2002), se sabe que es posible que especies muy cercanamente relacionadas presenten caracteres anatómicos muy distintos, y que ambos tipos pueden presentarse en un mismo grupo, incluso si este es pequeño. Este tipo de análisis, además del esclarecimiento de las relaciones entre los grupos de especies de *Pedilanthus* serán factibles tan pronto esté lista la filogenia molecular para el grupo que está siendo elaborada en colaboración con investigadores de diversas instituciones del país. Una vez que así sea, será posible poner a prueba tanto la hipótesis de Dressler (1957) como la filogenia parcial obtenida por Steinmann y Porter (2001) y evaluar la congruencia de los caracteres morfológicos con los moleculares, lo cual no ha sido evaluado en la madera. En general, las características de la madera que son indicadores sensibles de condiciones ecológicas son menos útiles para propósitos de sistemática filogenética. Estas características corresponderían a homoplasias (convergencias o paralelismos), las cuales carecen de valor en este tipo de estudios.

Estudios futuros

Es preciso mencionar que la diversidad no se circunscribe a los patrones más comunes, y *Pedilanthus* no es la excepción. La variación observada en las dimensiones de las paredes de los elementos traqueales no perforados, los anillos de crecimiento y la distribución de las fibras gelatinosas sugiere que sería interesante observarla con mayor detalle, así como su relación con la variación en la forma de vida y las condiciones ecológicas. En un

futuro, resultaría también interesante estudiar la distribución y variación de parénquima vasicéntrico y fibras gelatinosas, relacionadas con las condiciones ecológicas. La función de los radios en la expansión y contracción de los tallos en relación a la pérdida o ganancia de agua también merece atención en los estudios de este tipo.

El grado de adaptación a condiciones xéricas puede ser visto en ciertas características de la madera de grupos independientes, lo cual sugiere que han sido respuestas similares a presiones similares en tiempos y lugares distintos, es decir, convergencias (Carlquist y Hoekman, 1985). Sin embargo, es totalmente evidente la falta y absoluta necesidad de estudios anatómicos que incorporen cuestiones alométricas, o bien estudios que combinen ambas disciplinas, de forma que podamos descartar cuáles atributos son consecuencias alométricas y que por lo tanto no sirven como modelo para estudios de anatomía comparada enfocada a correlaciones con condiciones ecológicas y cuáles efectivamente reflejan las condiciones en las que crecen las plantas. Este tipo de estudios podrían apoyarse en la gran cantidad de datos comparativos disponibles. También son necesarios estudios sistemáticos que permitan discernir aquellas características que por ser relictuales o covariantes de otras carecen igualmente de valor ecológico.

Así, los estudios de anatomía comparada se manifiestan como un enfoque excelente en términos de desarrollar preguntas y sugerir direcciones, mas se muestran insuficientes para encontrar todas las respuestas a tales preguntas, lo cual exige la realización de estudios interdisciplinarios con alometría, biomecánica, fisiología, ecología y sistemática.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

REFERENCIAS

- Carlquist S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press, Berkeley & Los Angeles.
- Carlquist S. 1982. The use of ethylene-diamine in softening hard structures for paraffin sectioning. *Stain Technology* 57(5): 311-317.
- Carlquist S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10(4): 505-525.
- Carlquist S. 2001. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag, Berlín.
- Carlquist S y DA Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian Flora. *IAWA Bulletin*, ns. 6(4): 319-347.
- Carlquist S y E Schneider. 2001. Vessels in ferns: structural, ecological and evolutionary significance. *American Journal of Botany* 88(1): 1-13.
- Dressler RL. 1957. The genus *Pedilanthus* (Euphorbiaceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*. CLXXXII. Cambridge, Massachusetts.
- Dressler RL y CM Sacamano. 1992. *Pedilanthus connatus* (Euphorbiaceae), especie nueva y llamativa de Jalisco. *Acta Botánica Mexicana* 18: 21-24.
- Gartner BL. 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. Pp. 125-149. En Gartner BL (ed.). *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego.
- Hacke U y JS Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4(2): 97-115.
- Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*, McGraw-Hill, Nueva York.

- Lomelí Senci3n JA y E Sahag3n-Godinez. 1993. *Pedilanthus diazlananus* (Euphorbiaceae), especie nueva del sur de Jalisco, M3xico. *Acta Bot3nica Mexicana* 25: 15-20.
- Medina E. 1995. Diversity of life forms in neotropical dry forests. Pp. 221-242. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina E, (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Niklas KJ. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press.
- Olson ME. 2002. Combining data from DNA sequences and morphology for a phylogeny of Moringaceae (Brassicales). *Systematic Botany* 27(1): 55-73.
- Olson ME. En prensa. Stem and leaf anatomy of the arborescent Cucurbitaceae *Dendrosicyos socotrana* with comments on the evolution of pachycauls from lianas. *Plant Systematics and Evolution*.
- Olson ME y S Carlquist. 2001. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology and systematics in *Moringa* (Moringaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 135: 315-348.
- Steinmann VW y JM Porter. 2002. Phylogenetic relationships in Euphorbieae, (Euphorbiaceae) based on ITS and ndhF sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* (89)4: 453-490.
- Stevens PF. 2001-onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 3, May 2002. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Zimmermann, MH. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer-Verlag, Berl3n.

II. Estado de conservación actual de *Pedilanthus* Necker

INTRODUCCIÓN

Establecer el estado de conservación de una especie requiere un conocimiento detallado del organismo en el campo. La documentación de la diversidad biológica es extremadamente heterogénea: mientras algunas especies están representadas por miles de especímenes, la mayor parte de los biólogos pueden nombrar especies en su grupo de estudio que sólo se conocen de unas cuantas colectas o localidades. De hecho, en un estudio de 317 especies de plantas neotropicales pertenecientes a 15 géneros, casi 55% se conocía sólo de dos o menos especímenes (Donoghue y Alverson, 2000). Es común la situación en que estas colectas sean viejas y que los datos de la localidad plasmados en las etiquetas sean extremadamente vagos o ambiguos. El hecho de que para un grupo biológico que ha sido tan ampliamente estudiado como las plantas vasculares, sólo se disponga de conocimiento fragmentario para un porcentaje tan alto como 55% representa un reto para la conservación de la diversidad biológica, el manejo de los recursos que ésta provee y el desarrollo de aplicaciones prácticas para esa biodiversidad. Un conocimiento detallado de la distribución geográfica de una especie determinada es necesaria antes de que sea posible tomar decisiones de manejo y uso de ese recurso. Así, las plantas que se conocen sólo de una o dos colectas antiguas están, para todo propósito práctico, perdidas en lo que a su manejo se refiere.

Pedilanthus pulchellus Dressler es un ejemplo de una planta que estuvo perdida hasta hace poco tiempo. En este trabajo se da cuenta del redescubrimiento de esta especie y se presenta una evaluación formal de su estado de conservación siguiendo el Método de Evaluación de Riesgo (MER) de extinción para especies silvestres de México (SEMARNAT, 2002). También se presentan notas y comentarios sobre el posible estado de conservación de otras especies de *Pedilanthus* para las cuales la información para una evaluación formal no es suficiente. Finalmente, se hacen comentarios sobre las implicaciones del estado de conservación de *Pedilanthus* en las áreas en que puede ser encontrada la especie. Estos comentarios o resumen del estado de conservación actual de *Pedilanthus*,

resultan pertinentes no sólo por el reciente redescubrimiento de *Pedilanthus pulchellus*, sino porque durante el año pasado se realizó trabajo de campo extensivo, desde Baja California hasta Chiapas, buscando las especies de este grupo y se hicieron observaciones que bien ameritan ser integradas en un documento.

Las 15 especies de *Pedilanthus* habitan en México, la mayoría en zonas tropicales secas. En México, como en gran parte del mundo, estas áreas están habitadas por el hombre y por lo tanto, están sujetas a mucha presión por parte de las poblaciones humanas. Debido a que las evaluaciones formales del estado de conservación requieren familiaridad en el campo a lo largo del rango de distribución de la especie o especies en cuestión, no es sorprendente que permanezcan sin evaluar formalmente varias especies cuyo estado de conservación es preocupante. Probablemente, éste es el caso de varias de las especies de *Pedilanthus*. La única especie que ha sido evaluada de manera formal es *P. coalcomanensis*, y se considera en la categoría de especie amenazada, debido, en gran parte, a lo extremadamente pequeño de su área de distribución (Lomelí-Sención y Sahagún Godínez, 2002).

Más allá de su gran importancia y potencial ornamental, *Pedilanthus* es un grupo de interés debido a que constituye un sistema de estudio atractivo para los biólogos que estudian evolución. *Pedilanthus* es un grupo excepcionalmente diverso en lo que a forma de vida se refiere. Presenta desde pequeños árboles con hojas grandes en bosques húmedos siempreverdes hasta arbustitos que forman matas de tallos suculentos y que viven en el desierto. Asimismo, la polinización de su inflorescencia varía también, siendo llevada a cabo por colibríes en la mayor parte de los casos, y por insectos en uno de los grupos al interior de *Pedilanthus*. La inflorescencia especializada (ciatio) de *Pedilanthus* constituye una de las sinapomorfias inequívocas para el grupo. Finalmente, el látex que presenta *Pedilanthus* en abundancia, al ser tan pegajoso podría tener varias aplicaciones industriales prácticas. Este pequeño grupo considerado un género hasta hace poco tiempo, ahora se sabe un clado bien respaldado y anidado dentro de *Euphorbia* (Steinmann y Porter, 2002).

Pedilanthus pulchellus fue colectada por primera vez en abril de 1917 por Blas Pablo Reko, Cassiano Conzatti y Emil Makrinus, y la localidad especificada en la etiqueta de los ejemplares de herbario correspondientes es la siguiente: "Cerro Espino. Elevación

1200 msnm." La localidad general no era dudosa, pues corresponde a una área conocida por ser productora de café en la parte sur de Oaxaca, entre la ciudad Pochutla y el pueblo Pluma Hidalgo. Sin embargo, tanto el tipo (US), como el isotipo (MEXU) fueron preparados con base en colectas mezcladas de *P. pulchellus* montado con ramitas de *P. calcaratus*. Dressler (1957) llamó la atención al respecto en la meticulosa monografía del género que preparó. ¿Cuál de las dos especies crecía en Cerro Espina? Se sabe que *P. calcaratus* habita en las tierras costeras de baja elevación (menos de 300 msnm) adyacentes a Cerro Espina, a escasos 10 km del mismo. Si el *Pedilanthus* de Cerro Espina era *P. calcaratus*, entonces *P. pulchellus* podría estar en cualquier lugar dentro de un área de radio 10 km y centro en Cerro Espina, y a cualquier elevación. Dressler señala a propósito de esta confusión, "Debe quedar algo de duda sobre si ambas especies fueron colectadas juntas y por lo tanto, los datos son dudosos".

MATERIALES Y MÉTODOS

El índice MER es una metodología propuesta recientemente para evaluar el estado de conservación de una especie y que es importante debido a que las evaluaciones publicadas tienen incidencia en los listados oficiales de especies raras y protegidas por las leyes mexicanas. La metodología, delineada por la SEMARNAT (SEMARNAT, 2002), consiste en evaluar la situación de la especie en cuestión con respecto a cada una de cuatro categorías de riesgo y asignarle un puntaje o calificación entre 1 ó 2 a 4, donde un número mayor denota un riesgo mayor. La calificación total se calcula sumando los resultados de las cuatro categorías, que son las siguientes (el rango de puntos se muestra entre paréntesis): distribución geográfica (1-4), condición del hábitat (1-4), vulnerabilidad biológica intrínseca (1-4) e impacto por la actividad humana (2-4). La situación de *P. pulchellus* para cada una de las cuatro categorías se evaluó con base en los viajes de campo realizados con el Dr. Mark Earl Olson a la zona de Cerro Espina en junio de 2002 y enero de 2003.

Equipados con fotografías del hábito y la inflorescencia de especies de *Pedilanthus* similares a *P. pulchellus*, y con mapas e información de la zona, el plan era llegar a la zona de Cerro Espina e ir de una finca a otra, hablando con los empleados que tienen a su cargo las diferentes parcelas para ver dónde podría estar creciendo esta planta.

La región de Cerro Espina consiste de plantaciones activas de café hasta 1300 msnm, donde hay senderos que se mantienen debido a su uso frecuente hasta 1200 msnm, aproximadamente. Pensamos que si la planta existía en la zona cultivada, con seguridad no escaparía a la atención de los trabajadores, que al dar mantenimiento a los cafetales quitan otras plantas que pudieran estorbarles. *Pedilanthus pulchellus* no escaparía a su atención debido a la gran abundancia de látex.

En Cerro Espina, así como en Pluma Hidalgo, la información sobre una planta como la que buscábamos creciendo en las laderas de los cerros fue clara y consistente: nadie tenía conocimiento de una planta lechosa con una inflorescencia caprichosa similar a la cabeza de un pájaro y que creciera en el monte.

Así las cosas, si la planta crecía en Cerro Espina como lo indicaban los pocos datos disponibles, y si los trabajadores de las fincas no la conocían, la planta sólo podría estar

en la zona no visitada por los trabajadores, es decir, más allá 1200 msnm. Estuvimos en lo cierto. Dejamos un sendero a esa altura aproximadamente e iniciamos la subida del cerro, hacia la cima. Encontramos la planta en la mera cima, a una altura entre 1380 y 1400 msnm. Conforme uno asciende la montaña, los afloramientos de roca calcárea se hacen más frecuentes en el bosque, que si bien mantiene cerrado su dosel, disminuye en altura. En la cima, el bosque tiene una altura máxima de 8 - 10 m, y un dosel medio de 4-5 m. La cobertura vegetal es continua y la hojarasca es abundante, pero el suelo en la cima es delgado o restringido a parches en un sustrato de roca calcárea expuesta. Nuestra última visita a la zona fue en época de secas, pero numerosas bromeliáceas epífitas, orquídeas, musgos y líquenes dan cuenta de que el suelo se mantenía húmedo en esa estación.

Cabe mencionar que se hizo un segundo viaje a Pluma Hidalgo, con el propósito de averiguar si la planta crece en lugares parecidos pero pertenecientes a ese otro municipio. En ambas ocasiones los sondeos entre trabajadores, dueños de fincas y gente de la administración indicaron que *Pedilanthus* no había sido vista por aquellos lugares.

La estimación de la distribución geográfica de *P. pulchellus* se hizo con un mapa topográfico 1:50 000 producido por el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) y software de análisis de imágenes Carnoy 2.0, del laboratorio de sistemática vegetal de la Katholieke Universiteit, Leuven. Se hicieron cinco repeticiones del ejercicio de medición y la estimación final que se presenta es el promedio de esos cinco ejercicios.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Estimación del MER para *Pedilanthus pulchellus* Dressler

Distribución geográfica de *Pedilanthus pulchellus*

Esta especie se conoce únicamente de la cima de un solo cerro conocido como Cerro Espina entre los habitantes de la zona y alrededores (sin embargo, aparece referido como Cerro Espino en los mapas), en los municipios de Pochutla y Pluma Hidalgo, en el estado de Oaxaca, México.

Las coordenadas de GPS corresponden a una altitud de 1420 msnm en el mapa, sin embargo, la registrada en el campo fue de 1380 msnm aproximadamente. La distribución local de *P. pulchellus* no es homogénea, así que se realizó una estimación generosa de su área de distribución por arriba de los 1380 msnm. El resultado fue de 0.02 km². Las caras al Norte (N), Sur (S) y Este (E) están por debajo de la altitud en la que se encontró *P. pulchellus*, pero comparten, hasta cierto punto, la vegetación un poco más baja y seca que caracteriza la cima del resto de los cerros. *Pedilanthus pulchellus* no fue observada en estas áreas.

Existe la posibilidad de que sean ubicadas otras localidades para *P. pulchellus*, que parece crecer en altitudes cercanas a los 1400 msnm. Sin embargo, no es claro dónde, ya que Cerro Espina es el único cerro desde la costa que alcanza dichas alturas. El Cerro Sinaloa, que se encuentra a unos cuantos kilómetros al SSE de Cerro Espina, es casi 500 m más bajo; la cima de Cerro Huatulco, 8 km al E de Cerro Espina, está alrededor de los 1000 msnm. No hay otros cerros cercanos que se aproximen siquiera al rango altitudinal de Cerro Espina. Aunque la Sierra Madre del Sur se eleva abruptamente algunos kilómetros al N de Cerro Espina, alcanzando y sobrepasando los 1400 msnm, *P. pulchellus* parece ser desconocido en Pluma Hidalgo y sus alrededores y en las fincas cercanas a donde fue encontrada. Con base en esto, se consideró la distribución de *P. pulchellus* restringida a la cima de un único cerro. Esta planta microendémica presenta un rango de distribución que equivale a 0.000001% del territorio nacional, es decir, aproximadamente 1 953 162 km² (SEP, 1994). En la evaluación del MER, si una especie

presenta un rango que equivale a menos del 5% del territorio nacional, su factor de riesgo es considerado el mayor posible (nivel 4).

Condición del hábitat

Todo parece indicar que sólo la cima de Cerro Espina es habitable para *P. pulchellus*. Con base en el bosque que caracteriza la cima, el bosque que se encuentra por debajo de los 1300 msnm parece mucho más denso de lo que *P. pulchellus* parece requerir. La vegetación en la cima está en buenas condiciones, se observan árboles caídos en descomposición sobre un suelo cubierto de hojarasca y abundantes epífitas, musgos y líquenes. Sin embargo, las plantas de café son frecuentes. Respecto a su origen, algunos de los habitantes locales afirman que alguna vez se intentó cultivar café en la cima, mientras que otros afirman lo contrario y establecen que las plantas de café que se encuentran ahí son ferales. Cualquiera que sea el caso, el café está establecido en la cima de Cerro Espina. Debido a que una población significativa de una planta invasiva, en este caso el café, está presente en el reducidísimo hábitat de *P. pulchellus*, se asignó un nivel intermedio a la condición del hábitat de *P. pulchellus* (nivel de riesgo 2).

Vulnerabilidad biológica intrínseca

Aparentemente, esta especie es muy precisa en los requerimientos de su hábitat. Incluso en la pequeña área de la cima de Cerro Espina, *P. pulchellus* fue encontrada sólo en áreas sombreadas en parches de suelo más bien profundo que no es lo más común en un sustrato en el que los afloramientos de roca calcárea son importantes. En conjunto, estas condiciones son más bien raras en la cima. Fueron contabilizadas únicamente 20 plantas. Estos número y densidad poblacionales son extremadamente bajos, y sugieren que el ritmo de reemplazamiento es lento. Además, parece ser que *P. pulchellus* es una planta de crecimiento lento, al menos en estado silvestre. La mayoría de las plantas observadas eran pequeñas (menos de 1 m de altura), pero la acumulación de madera y súber que presentan es de de cerca de 100 células de grosor, lo cual sugiere una edad considerable. Los líquenes y musgos creciendo en las hojas de *P. pulchellus* sugieren también que éstas permanecen en la planta por mucho tiempo. Parece también que *P. pulchellus* se reproduce principalmente por semilla. Contrario a lo observado en *P. cymbiferus*, *P. macrocarpus*, *P. coalcomanensis*, *P. connuts* y *P. calcaratus*, *P. pulchellus* no se propaga vegetativamente por medio de órganos subterráneos; no parece hacerlo tampoco por

medio de brotes de troncos caídos, como en el caso de *P. finkii*. También, *P. pulchellus* no parece tener la propensión a ramificar profusamente desde la base, como lo hace *P. palmeri*, sino que forma arbustos pequeños cuya ramificación es relativamente intrincada a cierta altura de la base de un tallo principal. Así, *P. pulchellus* no parece susceptible de resistir el aclaramiento típico de las plantaciones de café, como lo hacen *P. palmeri* y *P. finkii*. Debido a su crecimiento y ritmo reproductivo más bien lentos, a su tamaño poblacional pequeño y a su aparente incapacidad para resistir o recuperarse de disturbios, le fue asignado a *P. pulchellus* una vulnerabilidad intrínseca alta (nivel 4).

Impacto por actividad humana

La cima de Cerro Espina ha sido impactada por la actividad humana en forma del cultivo de café. Sin embargo, el uso como tal de la cima es mínimo. No existen senderos hacia ella, y la cacería y la recolección de madera por los habitantes locales parecen estar restringidas a las laderas más bajas. Con base en lo anterior y a la presencia de una planta invasiva cuyo efecto sobre la población natural de *P. pulchellus* se desconoce, se consideró que el riesgo por impacto de actividad humana es intermedio (nivel 3). Esta estimación del riesgo asume que *P. pulchellus* siempre ha estado restringida a la cima de Cerro Espina, pero si es cierto que estuvo presente a 1 200 msnm, como lo indica la etiqueta de la colecta realizada por Reko, Conzatti y Makrinius en 1917, entonces, el rango de la especie se ha restringido de 1 km², a 0.02 km² (una reducción de 50 veces su tamaño). En este caso, el nivel de impacto por actividad humana sería el más alto (nivel 4). Sin embargo, debido a que los datos de la colecta en 1917 están basados en una estimación empírica o bien en un altímetro barométrico cuyo funcionamiento estuvo sujeto a fluctuaciones barométricas locales, para efectos del MER se prefirió mayor cautela, y por lo tanto, una estimación intermedia del riesgo de impacto por actividad humana (nivel 3).

Tras el huracán Paulina y el reciente desplome de los precios del café, el cultivo del mismo está declinando en esta área. Un beneficio potencial es la recuperación paulatina de la zona, con el consecuente regreso de la vegetación natural. Sin embargo, hay posibilidades abrumadoras, como la sustitución del café por cultivos que requieren la completa destrucción del bosque, como el maíz.

Resultado global del MER para *Pedilanthus pulchellus*

P. pulchellus está catalogada como una especie en peligro de extinción (resultados globales de 12-14 puntos). Como se resume en la tabla 1, la calificación global para *P. pulchellus* es 13. Esta evaluación parece razonable dados la extremadamente pequeña área de distribución de la especie, su alta vulnerabilidad biológica intrínseca, los impactos actuales en su hábitat, y la facilidad con la que éste puede ser alterado negativamente.

Tabla 1. Evaluación del MER para *Pedilanthus pulchellus*

CRITERIO	RANGO
Distribución geográfica	4 (< 5% del territorio nacional)
Condición del hábitat	2 (intermedio)
Vulnerabilidad biológica intrínseca	4 (alto)
Impacto de actividad humana	3 (intermedio)
Resultado global según el MER	13

Implicaciones taxonómicas, culturales y económicas

Además de ser *Pedilanthus* un género de interés para estudios filogenéticos, *P. pulchellus* lo es de manera especial. En cuanto a hábito es muy similar a *P. calcaratus* y algunas poblaciones de *P. palmeri*, aunque es mucho más pequeña, más delicada y con una ramificación más intrincada. Dressler (1957) señala similitudes con *P. coalcomanensis* en el sentido de que el ovario de las flores maduras permanece en el interior del involucro en lugar de salir durante la antesis, como en la mayoría de las otras especies. También señala similitudes con *P. tithymaloides* y dice que *P. pulchellus* representa un enlace entre las especies de los grupos de *P. coalcomanensis* y *P. tithymaloides*. Observar estas hipótesis a la luz de una filogenia molecular resulta interesante, y debido a la combinación de caracteres que presenta, la inclusión de *P. pulchellus* en un estudio de esa naturaleza resulta obligado.

Debido a que ni en Cerro Espina o sus alrededores, ni en Pluma Hidalgo hubieron residentes locales que conocieran la planta o que supieran de su existencia, incluso después de haberles enseñado los ejemplares colectados, se asume que no hay usos locales para *P. pulchellus* en la zona. Sin embargo, su hábito delicado, sus inflorescencias

de tonos brillantes, su lento crecimiento y la tendencia a florecer incluso desde pequeña, la hacen una planta con un potencial ornamental considerable. La única población silvestre de esta planta es tan pequeña y en peligro, que se alerta sobre las consecuencias catastróficas que la extracción de plantas silvestres pudiera tener. Además, *P. pulchellus*, como la mayoría de las especies de *Pedilanthus*, es fácilmente propagable por medio de estacas, de modo que la extracción de plantas completas resulta, además de peligroso, innecesario.

Especies de *Pedilanthus* sujetos potenciales de conservación

No hay suficiente información disponible como para realizar las evaluaciones del MER correspondientes al resto de las especies de *Pedilanthus*, pero con base en el trabajo de campo realizado, se puede decir que urge recopilarla y hacer dichas evaluaciones. Las dos primeras especies que se presentan pueden estar ya extintas, al menos en estado silvestre, y las observaciones sugieren que la supervivencia de las otras cuatro pronto será un problema.

Pedilanthus gracilis

La historia de esta especie ilustra que cuando presentes, las plantas de *Pedilanthus* no escapan a la atención de la gente. Esta especie fue descrita por Dressler en 1957 con base en una sola colecta realizada por Hinton en 1937. Los datos de la localidad proporcionados por Hinton son tan vagos como "Guerrero, Dist. Galeana, Atoyac. Colina boscosa. 240 m". Se visitó la zona con tiempo suficiente como para buscar en los cerritos aledaños a Atoyac. La búsqueda se hizo con base en los siguientes criterios: 1. cerros suficientemente cercanos a Atoyac como para ser considerados parte de la zona por Hinton, 2. elevación no mayor que 500 msnm, y 3. la presencia de al menos algo de vegetación no ruderal. Se recorrieron las colinas a ambos lados del Río Atoyac, incluyendo Cerro La Piedra, Cerro La Mina, y cañadas al N de los mismos, Cerro Rasca Viejo (el pico de 360 msnm al NNE de la presa de Atoyac), y las laderas del Cerro La Piedra del Diablo. Más retirado, se buscó en elevaciones mayores en la vecindad de Arroyo Frío, y entre Cacalutla y el Área de Cerro Prieto y El Quemado. También fueron visitadas las colinas (menos de 100 msnm) al sw de San Jerónimo de Juárez y que pueden verse desde Atoyac.

Entrevistamos a más de 20 habitantes en el área de Atoyac, La Mina, a lo largo del camino Atoyac-Pie de la Cuesta, y en poblaciones entre Rincón de las Parotas y Paraíso. Todos coincidieron en que una planta como la descrita no crecía en la zona y varios dijeron que había una planta así más arriba en las montañas. En un principio, descartamos estos testimonios, pues es común que los habitantes de zonas secas perciban la vegetación de zonas más elevadas como más vistosa y más rica. Sin embargo, dado que el número de este tipo de testimonios no era reducido, se amplió la búsqueda a una faja altitudinal entre los 500 y los 1500 msnm. Ciertamente hay *Pedilanthus* creciendo a 1000 msnm aproximadamente, en las montañas al NE de Atoyac, pero no es *P. gracilis*, sino *P. palmeri* (Olson y Cacho 1996). El hecho de haber localizado esta especie sugiere que de haber estado presente *P. gracilis*, habría sido posible localizarla.

El hecho de que no haya sido localizada y que nadie la conociera da cuenta de lo increíblemente perturbados que se encuentran los bosques de esta zona. En todos los bosques allí visitados pudo observarse una fuerte presión debida a la recolección de madera. También, los residentes dan cuenta de que las campañas gubernamentales de erradicación del opio y la marihuana involucraban el rocío herbicida con avionetas e incendios semicontrolados. Parece posible que *P. gracilis* haya sido víctima de estas campañas.

Pedilanthus tomentellus

El sondeo para localizar *P. tomentellus* en el campo fue de tan sólo tres días en enero de 2003 y estuvo enfocado a las localidades más recientes. No fue posible encontrar poblaciones silvestres de esta planta. Los habitantes locales indicaban que había quienes la conocían. La llamaban "cordobán" y podían describirla adecuadamente, incluyendo su hábito y la presencia de látex amarillo abundante. Los habitantes desde el área de Tlaxiactac y Santo Domingo Tomaltepec hasta Zaachila, en el lado opuesto del Valle de Oaxaca, mostraron incluso lugares donde alguna vez creció la planta pero que ahora estaban ocupados por casas. La colecta Calzada 20316 (MEXU) en las cercanías de San Sebastián Tecomaxlahuaca refiere información sobre vegetación que implica erróneamente que es una población silvestre mientras que con base en cerca de 30 entrevistas a habitantes de la zona, se puede decir que sólo se encuentra cultivada.

Así, la búsqueda de *P. tomentellus* en el Valle de Oaxaca, al que aparentemente es endémica, se hace urgente, pues aún existe en la memoria de las personas pero no se sabe si aún existe en estado silvestre.

Pedilanthus bracteatus

Igual que *P. tomentellus* y *P. tehuacanus*, esta especie tiende a habitar en zonas más bien planas o de poco declive, que son ideales para la urbanización. De hecho, es evidente que las poblaciones visitadas al S de Sinaloa y al N de Guerrero están sufriendo el impacto de la expansión urbana, ya sea directamente, en forma del aclaramiento de terreno, o como el resultado de la proximidad a áreas urbanas y el consecuente alteración del hábitat por el forrajeo, la cacería y la recolección de madera, entre otros. Esta especie tiene un rango de distribución más amplio que las discutidas con anterioridad, y es necesario un esfuerzo para evaluar su estado de conservación actual.

Pedilanthus tehuacanus

Esta especie se conoce sólo de unas cuantas localidades en el Valle de Tehuacán, en Puebla y Oaxaca, en un área que supuestamente se encuentra protegida con el nombre de Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Igual que *P. bracteatus*, esta especie habita en terrenos que por su poca inclinación son vulnerables a la urbanización. Una población pequeña de *P. tehuacanus* se encuentra cerca de una zona reservada debido a la presencia de un cuartel militar y en donde el desarrollo urbano no parece inminente. Sin embargo, la población está por fuera de los límites de la zona protegida, y una pequeña expansión de la misma incluiría la población de *P. tehuacanus* a la zona de reserva, permitiendo su supervivencia en el lugar.

Pedilanthus connatus

Esta especie recientemente descrita parece ser abundante en un área restringida entre Talpa de Allende y El Tuito, a ambos lados de la Sierra Madre Occidental, en Jalisco. Se conoce al menos de cinco localidades, pero se desconoce el grado de vulnerabilidad de sus poblaciones al manejo forestal en la zona. Los incendios semicontrolados constituyen una práctica forestal común en esta y otras áreas, y debido a que *P. connatus* forma grupos clonales grandes propagándose por medio de raíces tuberosas, parecería posible que pudiera sobrevivir a pesar de estas prácticas. Sin embargo, se desconoce si la planta

puede retoñar después de un incendio o de ser cortada repetidamente, y resulta de suma importancia conocer estos detalles.

Especies endémicas a México cuyo riesgo es menor

Las siguientes especies no presentan un problema de conservación como tal debido a que tienen una distribución suficientemente amplia, o son suficientemente abundantes, o ambas, sugiriendo un estado actual con perspectiva favorables. Sin embargo, debe hacerse todo lo posible por mantener este estatus para sus poblaciones.

Pedilanthus cymbiferus

Su distribución está restringida al Valle de Tehuacán, pero es lo suficientemente abundante en la zona como para considerar favorable su supervivencia a futuro. Además de crecer en zonas planas, también crece en barrancas rocosas y angostas y otras áreas que no parecen susceptibles de ser utilizadas para agricultura o urbanización.

Pedilanthus palmeri

Esta especie parece tolerar niveles medios de perturbación, como sugiere el hecho de que se le ha observado creciendo en orillas de caminos en Nayarit, y en cafetales en Nayarit y Guerrero, donde parece resistir de forma indefinida los efectos del aclaramiento.

Pedilanthus macrocarpus

Está ampliamente distribuida en el Desierto Sonorense de la Península de Baja California, Sonora y Sinaloa, y persistirá mientras el desierto se mantenga intacto. Se pueden encontrar poblaciones grandes que crecen dentro de áreas protegidas, como la Reserva de la Biosfera El Vizcaíno en Baja California y Baja California Sur.

Pedilanthus diazlunanus

A pesar de que su distribución es restringida, crece en barrancas, y en colinas y laderas pedregosas y muy empinadas que no parecen estar en riesgo de utilización como terrenos para cultivo o vivienda. Además, poblaciones sanas se encuentran en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán.

Pedilanthus finkii

Esta especie es muy importante en lo que a las relaciones entre especies dentro de *Pedilanthus* se refiere. No sólo habita en los hábitats más húmedos, sino que podría ser hermana del resto del grupo (Steinmann y Porter, 2002). Es la única especie del grupo que crece en bosque siempreverde, y presenta pocas adaptaciones a la sequía. Colectas recientes han aumentado el área de distribución conocida para la especie, que ahora se extiende desde Veracruz central hasta el Istmo de Tehuantepec, en Oaxaca. Se observó *P. finkii* brotando de troncos caídos, y creciendo a orillas de un camino, por lo que se deduce que es capaz de soportar un nivel de perturbación moderado. Incluso, cabe como una posibilidad que pueda sobrevivir en áreas utilizadas para el cultivo de café, de manera similar a como lo hace *P. palmeri*.

Especies cuyo rango de distribución se extiende más allá de México

Pedilanthus calcaratus

Su rango de distribución es lo suficientemente amplio como para parecer que al menos algunas de sus poblaciones sobrevivirán a largo plazo. Algunas poblaciones de gran tamaño se encuentran en áreas protegidas, como la Estación Biológica de la UNAM, en Chamela, Jalisco, y el Parque Nacional del Cañón del Sumidero, en Chiapas.

Pedilanthus nodiflorus

Se piensa que esta especie derivó de un ancestro suculento tipo *P. tithymaloides* de manera independiente del grupo de suculentas formado por *P. bracteatus*, *P. tomentellus*, *P. diazlananus* y *P. macrocarpus*. Las poblaciones de esta especie parecen extenderse desde el N de la Península de Yucatán hasta Costa Rica. Las poblaciones observadas se encontraban creciendo en claros de bosque y asociadas a afloramientos de roca calcárea, los cuales pueden desempeñar un papel importante en su conservación, pues hacen del terreno uno no atractivo para la agricultura.

Pedilanthus tithymaloides

Es la especie con el mayor rango de distribución del grupo. Se le puede encontrar desde el NE de México, hasta Sudamérica y el Caribe. Fue observada en áreas previamente

clareadas en el bosque y a lo largo de caminos, lo que sugiere una cierta capacidad de tolerar disturbios. También, algunas de sus poblaciones están en zonas protegidas, como la del Cerro Guiengola, en Oaxaca.

REFERENCIAS

- Donoghue MJ y WS Alverson. 2000. A new age of discovery. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87(1): 110-126.
- Dressler RL. 1957. The genus *Pedilanthus* (Euphorbiaceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*. CLXXXII. Cambridge, Massachusetts.
- Lomelí-Senci3n JA y E Sahag3n-God3nez. 2002. Rediscovery of *Pedilanthus coalcomanensis* (Euphorbiaceae), a threatened endemic Mexican species. *American Journal of Botany* 89(9): 1485-1490.
- Steinmann VW y JM Porter. 2002. Phylogenetic relationships in Euphorbieae, (Euphorbiaceae) based on ITS and ndhF sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89(4): 453-490.
- SEMARNAT (Secretar3a del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. *Norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-2001*. Protecci3n ambiental. Especies nativas de M3xico de flora y fauna silvestres. Categor3as de riesgo y especificaciones para su inclusi3n, exclusi3n o cambio. Lista de especies en riesgo. Anexo normativo I, m3todo de evaluaci3n del riesgo de extinci3n de las especies silvestres en M3xico (MER). Diario oficial de la Federaci3n.
- SEP (Secretar3a de Educaci3n P3blica). 1994. *Atlas de M3xico*. Educaci3n Primaria. SEP, Ciudad de M3xico.

Apéndice I

Se presentan los datos de las colectas y localidades correspondientes.

Especie	Núm.*	Coordenadas	Localidad	Hábitat
<i>P. bracteatus</i>	845	23° 12' 09.0" N; 106° 12' 06.3" W; 26 msnm	México: Sinaloa: Mazatlán (mpo): 1.6 kms del entronque Mazatlán-Tepic-Concordia yendo hacia Concordia, lado S de la carretera	Bosque espinoso más bien abierto (se puede caminar <i>cf</i> poca dificultad), con <i>Ipomoea</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Pithecellobium</i> , <i>Agave</i> , <i>Bursera</i> (escaso), <i>Stenocereus pecten-aboriginum</i> , <i>Hechtia</i> , <i>Acanthocereus</i> , <i>Guazuma</i>
	1010	18° 29' 39.6" N; 99° 29' 50.3" W; 1918 msnm	México: Guerrero: Taxco (mpo): en las afueras de Tlmacazapa	Bosque perturbado de <i>Juniperus</i> , <i>Leucaena</i> y <i>Ficus</i>
	1011	18° 29' 13.4" N; 99° 30' 24.4" W; 1863 msnm	México: Guerrero: Taxco (mpo): al S de Tlmacazapa, en el sendero que sale de la cancha de fútbol	Bosque perturbado de <i>Juniperus</i> , <i>Leucaena</i> , <i>Euphorbia</i> , <i>Dodonaea</i> y pastos
<i>P. calcaratus</i>	806	16° 50' 0.0" N; 93° 06' 0.0" W; 823 msnm	México: Chiapas: cañada sombreada al N de Tuxtla Gutiérrez	Bosque tropical caducifolio denso con <i>Ficus</i> y <i>Euphorbiaspp</i>
	891	19° 29' 53.2" N; 105° 02' 40.2" W; 105 msnm	México: Jalisco: La Huerta (mpo): Reserva Biológica de Chamela IBUNAM: Bosque de la Enseñanza	Vegetación caducifolia no espinosa, cerrada, ~ 6m de altura, con <i>Spondias purpurea</i> , <i>Bursera</i> , <i>Lippia</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Ficus</i> , <i>Amphipterygium</i> , <i>Cochlospermum</i>
	896	19° 03' 41.7" N; 103° 47' 03.2" W; 460 msnm	México: Colima: Colima (mpo): ~7km al S del entronque a Los Asmoles, sobre la carretera libre Manzanillo-Colima	Cerros con vegetación tropical seca densa de ~4m de altura, con <i>Cephalocereus</i> , <i>Caesalpinia</i> , <i>Pseudosmodium</i> , <i>Forchhammeria</i> , <i>Plumeria</i> , <i>Cyrtocarpa</i> , <i>Hechtia</i> , <i>Bursera</i> , <i>Rhacoma</i> , <i>Croton</i> , <i>Selaginella</i> , <i>Cnidioscolus</i> . Suelo de roca caliza muy pedregoso
	900	18° 31' 26.0" N; 102° 14' 53.3" W; 695 msnm	México: Michoacán: Arteaga (mpo): 17-25 kms al S de Arteaga, por la carretera núm. 37 (Lázaro Cárdenas-Nva. Italia)	Bosque de <i>Quercus macrophylla</i> , con <i>Ficus</i> , <i>Dioon</i> , <i>Ceratostylis</i> , <i>Acacia</i> y trepadoras espinosas. Muy cerca de un arroyo seco
	939	16° 42' 19.8" N; 93° 31' 55.7" W; 625 msnm	México: Chiapas: Ocozocuaulla (mpo): estación retransmisora de microondas Juárez	BTC con <i>Pseudobombax</i> , <i>Bursera</i> , <i>Spondias purpurea</i> , <i>Cnidioscolus</i> , <i>Aporocactus</i> , <i>Comocladia</i> , <i>Acacia</i> , <i>Dioscorea</i> , <i>Euphorbia pulcherrima</i>
	940	16° 45' 31.9" N; 93° 31' 29.0" W; 630 msnm	México: Chiapas: Ocozocuaulla (mpo): El Aguacero (en las escaleras)	Bosque tropical húmedo
	943	16° 49' 43.4" N; 93° 05' 25.1" W; 823 msnm	México: Chiapas: Tuxtla Gutiérrez (mpo): cañada al WNW de Tuxtla Gutiérrez, en el Parque del Cañón del Sumidero, último mirador	Bosque tropical caducifolio con <i>Leucaena</i> y <i>Hauya</i> , entre otros
<i>P. coalcomanensis</i>	883	18° 42' 39.9" N; 103° 18' 53.1" W; 1230 msnm	México: Michoacán: Coalcomán (mpo): Rancho La Parota	Vegetación xerófila baja (3m) y abierta, con gramíneas, <i>Ceiba</i> , <i>Thevetia</i> , <i>Martynia</i> , <i>Bursera</i> , <i>Pittocaulon</i> , <i>Selaginella</i>
	886	18° 42' 39.9" N; 103° 18' 53.1" W; 1230 msnm	México: Michoacán: Coalcomán (mpo): Rancho La Parota	Al pie de una colina, vegetación densa de 5-6 m de altura, con copas cerradas y troncos con musgos, líquenes y orquídeas
<i>P. connatus</i>	866	20° 17' 20.0" N; 104° 58' 16.0" W; 900 msnm	México: Jalisco: Talpa de Allende (mpo): Ejido El Desmoronado	En ladera sombreada con vegetación asociada a río: <i>Ficus</i> , <i>Annona</i> , palmas arecoides, <i>Smilax</i> , <i>Cecropia</i> , <i>Heliconia</i> , entre otros. El bosque de pino-encino inmediatamente arriba, convertido en cafetal

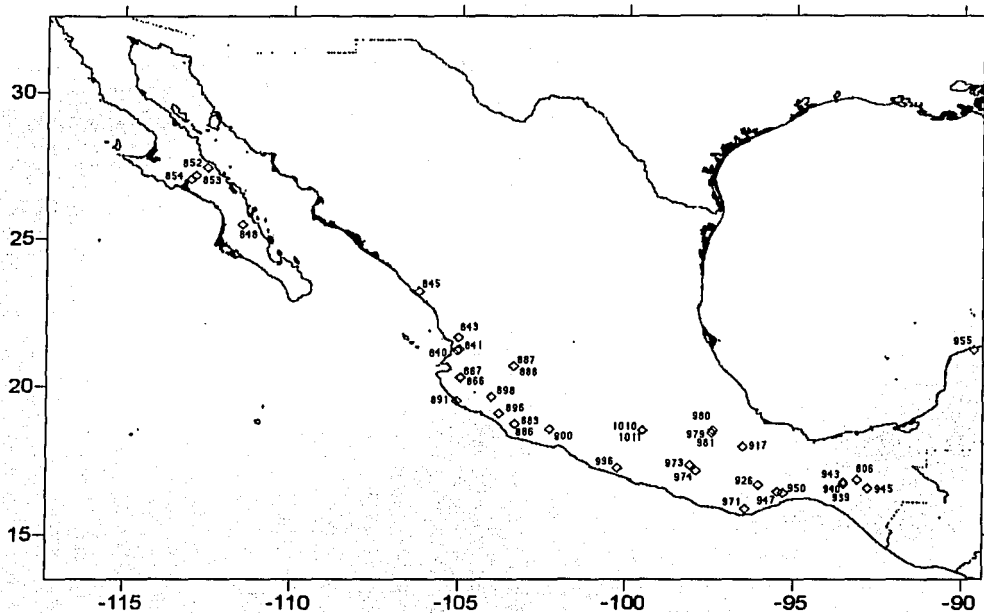
	867	20° 17' 39.0" N; 104° 58' 30.0" W; 915 msnm	México: Jalisco: Talpa de Allende (mpo): Ejido El Desmoronado	Transición entre bosque de pino-encino y bosque tropical asociado a río: <i>Quercus</i> , <i>Clethra</i> (?), <i>Brosimum</i> , Melastomataceae y <i>Xylosoma</i> , hacia abajo hay <i>Heliconia</i> , <i>Cecropia</i> , orquídeas y helechos arborescentes. <i>Pedilanthus connatus</i> creciendo en lugares sombreados, suelo pedregoso cubierto de hojarasca
<i>P. cymbiferus</i>	979	18° 24' 40.8" N; 97° 25' 52.4" W; 1818 msnm	México: Puebla: Zapolitlán de Salinas: carretera federal 125, en la Reserva Biótica Helia Bravo	Creciendo a orillas de la carretera. Matorral desértico, con numerosas leguminosas y compuestas, <i>Morkillia</i> , <i>Calliandra</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Bursera schlectendalii</i> , <i>Lippia</i>
	980	18° 29' 36.3" N; 97° 22' 40.3" W; 1800 msnm	México: Puebla: Tehuacán (mpo): cerro al NE de la colonia La Lobera, atrás del campo militar	Matorral xerófilo con leguminosas, <i>Yucca</i> , <i>Fouquieria</i> , <i>Agave</i> , <i>Cnidoscolus</i> , <i>Pedilanthus tehucanus</i>
<i>P. diazlananus</i>	887	CUCBA	México: Jalisco: Guadalajara (mpo): CUCBA	Cultivada en pleno sol
	888	CUCBA	México: Jalisco: Guadalajara (mpo): CUCBA	Cultivada en lugar con algo de sombra y regada constantemente
	898	19° 36' 42.2" N; 103° 59' 36.2" W; 735 msnm	México: Jalisco: San Pedro Toxín: camino a El Rodeo	Laderas muy empinadas, con vegetación más bien abierta y xerofítica. Leguminosas abundantes, bromeliáceas, <i>Opuntia</i> arborescentes, <i>Spondias</i> , <i>Plumeria</i> , <i>Ipomoea</i> , <i>Bursera</i> , <i>Brosimum alicastrum</i>
<i>P. finkii</i>	917	17° 56' 49.7" N; 96° 29' 46.7" W; 684 msnm	México: Oaxaca: Flor Batavia: pasando Cerro Verde yendo hacia Usila	Selva subperenifolia densa con <i>Begonia</i> , <i>Costus</i> , <i>Clusia</i> , <i>Piper</i> , <i>Dioscorea</i> . Lugar muy húmedo y sombreado
<i>P. macrocarpus</i>	848	25° 28' 18.5" N; 111° 28' 51.3" W; 278 msnm	México: BCS: de Villa Insurgente a Loreto, lado W de la carretera	Bosque espinoso más bien abierto, con <i>Bursera microphylla</i> , <i>Atamisquea</i> , <i>Cercidium</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Jatropha</i> , <i>Stenocereus thurberi</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> , <i>Fouquieria</i> , <i>Prosopis</i>
	852	27° 26' 15.2" N; 112° 31' 28.7" W; 387 msnm	México: BCS: Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, lado W del volcán Las Tres Vírgenes, 1.6 kms de la carr. núm.1 (Sta. Rosalía a San Ignacio)	Matorral xerófilo, con <i>Bursera</i> , <i>Cercidium</i> , <i>Cylindropuntia</i> , <i>Jatropha</i> , <i>Stenocereus thurberi</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> , <i>Fouquieria</i> , <i>Prosopis</i> , <i>Acacia</i> , <i>Ferocactus</i> , <i>Machaerocereus gummosus</i> . Suelo volcánico pedregoso
	853	27° 09' 12.2" N; 112° 53' 02.7" W; 18 msnm	México: BCS: Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, camino a Laguna San Ignacio	Matorral xerófilo chaparro con <i>Fouquieria</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Machaerocereus</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> . Suelo arenoso
	854	27° 01' 24.1" N; 112° 59' 46.6" W; 25 msnm	México: BCS: Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, camino a Laguna San Ignacio	Matorral xerófilo chaparro con <i>Fouquieria</i> , <i>Opuntia</i> (chollas), <i>Frankenia</i> , <i>Machaerocereus</i> , <i>Atriplex</i> , <i>Lycium</i> , <i>Pachycereus pringlei</i> . Suelo muy fino y arenoso
<i>P. nodiflorus</i>	955	21° 12' 05.8" N; 89° 39' 03.4" W; 9 msnm	México: Yucatán: Km 26 de la carretera Mérida-Progreso	Creciendo en los bordes de claros en BTC bajo (4-5 m) en roca caliza expuesta. Muchas leguminosas, <i>Agave</i> , <i>Cnidoscolus</i> , <i>Bursera</i> , cactáceas columnares grandes y pequeñas, <i>Croton</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Tumera</i> , <i>Thevetia</i>
<i>P. palmeri</i>	840	21° 12' 44.9" N; 105° 03' 20.7" W; 175 msnm	México: Nayarit: Compostela (mpo): carretera federal 200, 19 Km al E de Las Varas, del lado S de la carretera	Vegetación mesofítica, tipo cafetal, con <i>Tabebuia</i> , <i>Bursera</i> , <i>Enterolobium</i> , <i>Cecropia</i> (ocasional), <i>Smilax</i> , <i>Guazuma</i> , <i>Adiantum</i> . Creciendo a orillas de la carretera, vegetación perturbada

	841	21° 13' 41.2" N; 104° 59' 53.3" W; 566 msnm	México: Nayarit: Compostela (mpo): carretera federal núm. 200, a 16 kms de Las Varas, rumbo a Compostela	Creciendo entre la carretera y un cafetal, lugar sombreado. <i>Enterolobium</i> , <i>Ficus</i> , <i>Guazuma</i> , <i>Adiantum</i> , <i>Bursera</i> dos tipos de palmas. Creciendo a orillas de la carretera, vegetación perturbada
	843	21° 38' 30.8" N; 105° 01' 41.2" W; 380 msnm	México: Nayarit: Tepic (mpo): camino que lleva a Jumatán, lado s del camino	A orillas del camino, en lugares expuestos pero sombreados con <i>Guazuma</i> , <i>Bursera</i> , <i>Cecropia</i> , <i>Dalbergia</i> , <i>Dahlia</i> , <i>Bromelia</i> ; enredada con hierba "del guaco" o "alacrán", apoyándose en <i>Bauhinia</i>
	974	17° 07' 54.8" N; 97° 52' 22.7" W; 1768 msnm	México: Oaxaca: Putla: Cañada del Pájaro: carretera federal 125, ~3 Km al S del entronque hacia Santiago Juxtlahuaca	Creciendo en la parte N de la cañada, en las laderas empinadas. Vegetación mesofítica, con Araliaceae, Polygonaceae, Malpighiaceae, palmas (<i>Arecoides</i>), Acanthaceae, <i>Clusia</i> , <i>Ficus</i> , <i>Croton</i> , <i>Philodendron</i> , <i>Piper</i> , <i>Alnus</i> y <i>Heliocarpus</i>
	996	17°13' 22.7" N; 100° 14' 10.0" W; 1059 msnm	México: Guerrero: Atoyac: La Siberia	Cafetal al borde del camino que va a La Siberia, con <i>Kalanchoe</i> , <i>Melastomataceae</i> , <i>Cecropia</i>
<i>P. pulchellus</i>	971	15° 52' 19.1" N; 96° 24' 37.6" W; 1380 msnm	México: Oaxaca: Pochutla: Cerro Espina, en la mera cima del cerro	En el sotobosque de un BT semicaducifolio sombreado que en la estación de lluvias debe ser muy húmedo, pues hay <i>Anthurium</i> , helechos, musgos y epífitas en abundancia. Hay también <i>Croton</i> , <i>Randia</i> y <i>Euphorbia</i> <i>pulcherima</i>
<i>P. tehuacanus</i>	981	18° 29' 36.3" N; 97° 22' 40.3" W; 1800 msnm	México: Puebla: Tehuacán: cerro al NE de La Lobera, atrás del campo militar	Matorral xerófilo con leguminosas, <i>Yucca</i> , <i>Fouquieria</i> , <i>Agave</i> , <i>Cnidioscolus</i> , <i>Pedilanthus</i> <i>cymbiferus</i>
<i>P. tomentellus</i>	973	17° 19' 37.1" N; 98° 03.0' 40.3" W; 1762 msnm	México: Oaxaca: Santiago Tecomaxtlahuaca: en el camino que va a San Martín Duraznos	Relicto o sembrado entre cultivos de maíz
<i>P. litymaloides</i>	926	16° 40' 04.7" N; 96° 00' 43.0" W; 91 msnm	México: Oaxaca: Nizanda: en el arroyo que va a Aguatibia	Vegetación riparia con <i>Ficus</i> , <i>Annona</i> , <i>Bursera</i> , <i>Dioscorea macrostachya</i> . Lugar muy sombreado
	945	16° 33' 20.1" N; 92° 48' 11.0" W; 419 msnm	México: Chiapas: Villa de Alcalá: en el panteón	Cultivado en el panteón
	947	16° 22' 55.8" N; 95° 18' 36.6" W; 258 msnm	México: Oaxaca: Cerro Guiengola: sendero lateral, desviando del sendero principal que lleva a las ruinas	Creciendo en matas (muchas cercanas a árboles) en los claros del bosque tropical caducifolio cerrado, sombreado, de 5-6m, con <i>Bursera</i> , <i>Euphorbia</i> , cactáceas columnares, commelináceas, leguminosas, rutáceas, <i>Erythrina</i> , <i>Croton</i> , <i>Opuntia</i> , <i>Gyrocarpus</i> , <i>Manihot</i> , <i>Pereskia</i> , <i>Cnidioscolus</i> , <i>Jacaralia</i>
	950	16° 25' 51.9" N; 95° 27' 37.4" W; 179 msnm	México: Oaxaca: Sta. María Jalapa del Marqués (mpo): Estación de Microondas Jalapa del Marqués	Creciendo a orillas del camino que lleva a la torre de microondas, en el sotobosque de un bosque tropical caducifolio

*Todas las colectas son de Olson y Cacho, excepto Olson 806. BTC: bosque tropical caducifolio.

APÉNDICE II

Mapa de las colectas de *Pedilanthus*. Los datos de las colectas se pueden consultar en el Apéndice I.



APÉNDICE III

Tablas de correlación de Pearson. A. Todas las especies de *Pedilanthus*. B. Especies suculentas. C. Especies leñosas. Las correlaciones significativas ($p < 0.05$) están marcadas con un asterisco (*).

A. Todas las especies (N=14)

Variable	diám ev	long ev	agrup	pared ev	punt V-PA	punt v-v	v/mm ²	área cond	diám tallo	% xil
diám ev	1.00	0.40	0.06	*0.54	0.37	0.14	-0.40	*0.73	*0.65	0.36
long ev	0.40	1.00	0.22	0.13	0.08	-0.12	0.09	0.61	-0.18	0.06
agrup	0.06	0.22	1.00	0.50	-0.05	-0.04	-0.14	0.08	0.23	*0.55
pared ev	*0.54	0.13	0.50	1.00	0.19	0.15	-0.19	0.29	0.50	0.46
punt V-PA	0.37	0.08	-0.05	0.19	1.00	*0.81	0.04	0.27	0.40	-0.28
punt v-v	0.14	-0.12	-0.04	0.15	*0.81	1.00	0.22	0.13	0.36	-0.23
v/mm ²	-0.40	0.09	-0.14	-0.19	0.04	0.22	1.00	0.22	-0.48	-0.29
área cond	*0.73	0.61	0.08	0.29	0.27	0.13	0.22	1.00	0.25	0.23
diám tallo	*0.65	-0.18	0.23	0.50	0.40	0.36	-0.48	0.25	1.00	*0.60
% xil	0.36	0.06	*0.55	0.46	-0.28	-0.23	-0.29	0.23	*0.60	1.00

B. Especies suculentas (N=8)

Variable	diám ev	long ev	agrup	pared ev	punt V-PA	punt v-v	v/mm ²	área cond	diám tallo	% xil
diám ev	1.00	0.07	-0.06	0.29	0.14	0.17	*0.78	0.29	0.65	0.18
long ev	0.07	1.00	-0.51	-0.58	0.29	0.05	0.02	0.05	-0.51	-0.61
agrup	-0.06	-0.51	1.00	0.33	0.33	0.33	-0.30	-0.29	0.52	0.52
pared ev	0.29	-0.58	0.33	1.00	0.27	0.44	-0.03	0.63	0.61	0.46
punt V-PA	0.14	0.29	0.33	0.27	1.00	0.75	0.04	0.51	0.21	-0.22
punt v-v	0.17	0.05	0.33	0.44	*0.75	1.00	-0.11	0.49	0.46	0.06
v/mm ²	*0.78	0.02	-0.30	-0.03	0.04	-0.11	1.00	0.31	-0.60	-0.29
área cond	0.29	0.05	-0.29	0.63	0.51	0.49	0.31	1.00	0.25	-0.05
diám tallo	0.65	-0.51	0.52	0.61	0.21	0.46	-0.60	0.25	1.00	*0.73
% xil	0.18	-0.61	0.52	0.46	-0.22	0.06	-0.29	-0.05	*0.73	1.00

C. Especies leñosas (N=7)

Variable	diám ev	long ev	agrup	pared ev	punt V-PA	punt v-v	v/mm ²	área cond	diám tallo	% xil
diám ev	1.00	0.25	-0.24	0.45	*0.82	0.76	-0.52	0.64	0.64	-0.19
long ev	0.25	1.00	0.31	0.11	0.06	-0.08	0.30	0.71	-0.42	-0.67
agrup	-0.24	0.31	1.00	0.39	-0.20	-0.02	-0.25	-0.26	-0.22	-0.04
pared ev	0.45	0.11	0.39	1.00	0.34	0.32	-0.51	-0.03	0.32	0.11
punt V-PA	*0.82	0.06	-0.20	0.34	1.00	0.94	-0.56	0.41	*0.84	-0.31
punt v-v	*0.76	-0.08	-0.02	0.32	*0.94	1.00	-0.74	0.26	*0.89	-0.15
v/mm ²	-0.52	0.30	-0.25	-0.51	-0.56	-0.74	1.00	0.25	*-0.82	-0.47
área cond	0.64	0.71	-0.26	-0.03	0.41	0.26	0.25	1.00	-0.06	-0.74
diám tallo	0.64	-0.42	-0.22	0.32	*0.84	*0.89	*-0.82	-0.06	1.00	0.22
% xil	-0.19	-0.67	-0.04	0.11	-0.31	-0.15	-0.74	-0.74	0.22	1.00

ev=elementos de vaso, diám.=diámetro, long=longitud, agrup=agrupamiento, punt=punteaduras, v-v=vaso-vaso, V-PA=vaso-parénquima axial, área cond=área conductiva, % xil=porcentaje de xilema

APÉNDICE IV

Tablas de correlación de Spearman. A. Todas las especies de *Pedilanthus* (N=15). B. Especies suculentas (N=8). C. Especies leñosas (N=7). Las correlaciones significativas ($p < 0.05$) están marcadas con un asterisco (*).

Parejas de variables	A. Todas las especies		B. Especies suculentas		C. Especies leñosas	
	R _{sp}	valor de p	R _{sp}	valor de p	R _{sp}	valor de p
Diám ev & largo ev	0.382	0.159	-0.143	0.736	0.107	0.819
Diám ev & agrup	0.096	0.732	-0.048	0.911	-0.286	0.534
Diám ev & pared ev	0.557	*0.031	0.476	0.233	0.500	0.253
Diám ev & punt V-PA	0.295	0.286	0.024	0.955	0.829	*0.021
Diám ev & punt V-V	0.184	0.511	0.000	1.000	0.643	0.119
Diám ev & v/mm ²	-0.443	0.098	-0.500	0.207	-0.464	0.294
Diám ev & área cond	0.753	*0.001	0.333	0.419	0.607	0.148
Diám ev & diám tallo	0.468	0.078	0.666	0.071	0.357	0.432
Diám ev & % xil	0.293	0.289	0.071	0.866	-0.054	0.908
Largo ev & agrup	0.307	0.265	-0.333	0.420	0.321	0.482
Largo ev & pared ev	0.000	1.000	-0.548	0.160	0.178	0.702
Largo ev & punt V-PA	0.032	0.909	0.333	0.420	0.144	0.758
Largo ev & punt V-V	-0.002	0.994	0.190	0.651	-0.321	0.482
Largo ev & v/mm ²	0.032	0.989	0.047	0.911	0.429	0.337
Largo ev & área cond	0.471	0.076	0.119	0.780	0.571	0.180
Largo ev & diám tallo	-0.182	0.516	-0.643	*0.085	-0.464	0.294
Largo ev & % xil	0.154	0.584	-0.738	*0.036	-0.666	0.102
Agrup & pared ev	0.307	0.265	0.430	0.289	0.250	0.589
Agrup & punt V-PA	0.191	0.494	0.619	0.102	-0.144	0.758
Agrup & punt V-V	0.341	0.213	0.690	0.058	0.071	0.879
Agrup & v/mm ²	-0.082	0.771	0.095	0.822	-0.250	0.589
Agrup & área cond	0.104	0.713	0.047	0.911	-0.464	0.294
Agrup & diám tallo	0.464	0.081	0.476	0.233	0.071	0.879
Agrup & % xil	0.613	*0.015	0.405	0.319	0.090	0.848
Pared ev & punt V-PA	0.216	0.439	0.143	0.736	0.577	0.175
Pared ev & punt V-V	0.130	0.643	0.238	0.570	0.286	0.534
Pared ev & v/mm ²	-0.161	0.567	0.262	0.531	-0.500	0.253
Pared ev & área cond	0.489	0.064	0.476	0.233	0.036	0.939
Pared ev & diám tallo	0.561	*0.030	0.714	*0.046	0.393	0.383
Pared ev & % xil	0.475	0.073	0.309	0.456	0.234	0.613
Punt V-PA & punt V-V	0.750	*0.001	0.666	0.071	0.703	0.078
Punt V-PA & v/mm ²	-0.055	0.844	0.286	0.493	-0.613	0.144
Punt V-PA & área cond	0.404	0.135	0.548	0.160	0.595	0.159
Punt V-PA & diám tallo	0.302	0.274	0.095	0.822	0.631	0.129
Punt V-PA & % xil	-0.081	0.773	-0.119	0.779	-0.082	0.862
Punt V-V & v/mm ²	-0.241	0.386	-0.071	0.866	-0.821	*0.023
Punt V-V & área cond	0.093	0.742	-0.024	0.955	0.071	0.879
Punt V-V & diám tallo	0.449	0.093	0.309	0.456	0.857	0.014
Punt V-V & % xil	0.004	0.989	0.095	0.822	0.126	0.788
v/mm ² & área cond	0.182	0.516	0.571	0.139	0.214	0.644
v/mm ² & diám tallo	-0.493	0.062	-0.357	0.385	-0.821	*0.023
v/mm ² & % xil	-0.318	0.248	-0.214	0.610	-0.595	0.159
Área cond & diám tallo	0.221	0.428	0.143	0.736	-0.143	0.760
Área cond & % xil	0.201	0.470	-0.166	0.693	-0.613	0.144
Diám tallo & % xil	0.656	*0.008	0.714	*0.046	0.234	0.613

ev=elementos de vaso, diám.=diámetro, long=longitud, agrup=agrupamiento, punt=punteaduras, V-V=vaso-vaso, V-PA=vaso-parénquima axial, área cond=área conductiva, % xil=porcentaje de xilema.