

03043



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN
MATEMÁTICAS APLICADAS Y EN SISTEMAS**

**PROBLEMÁTICA DE LA ESTADÍSTICA
APLICADA EN ESTUDIOS DE ANATOMÍA
COMPARADA DE LA MADERA.**

T E S I N A

**QUE PARA OBTENER EL DIPLOMA EN LA
ESPECIALIZACIÓN EN ESTADÍSTICA APLICADA**

PRESENTA:

JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

DIRECTOR DE TESINA: M. en C. GERARDO RIVAS LECHUGA

MÉXICO, D. F.

JUNIO, 2005

m. 345970



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del sínodo y revisores del manuscrito: Dr. Ignacio Méndez, Dra. Rebeca Aguirre, M. en C. Patricia Romero y Dr. Carlos Díaz. Sus comentarios fueron muy valiosos para mejorar la calidad del escrito.

A mi director de tesis y muy querido amigo, M. en C. Gerardo Rivas, quien me introdujo en el mundo de la estadística y me motivó para entrar en la especialización. Su apoyo y consejo constantes me han permitido llegar hasta la culminación de este proyecto.

Muy especialmente a la Dra. Rebeca Aguirre, quien me regaló muchísimo de su tiempo asesorándome en las técnicas de análisis de datos categóricos y en la estructuración del manuscrito.

Al Dr. Mark Olson, por su asesoría en todo lo relativo a la anatomía de la madera y las publicaciones en el tema, por su ayuda en la estructuración del manuscrito y la lectura de sus diferentes versiones.

Al M en C. Salvador Zamora, profesor y amigo, por su disposición y consejo constantes. Gracias por haber revisado el manuscrito.

A todos mis profesores del IIMAS, de todos aprendí valiosas herramientas que me han abierto muchas posibilidades académicas.

A la Dra. Tila Pérez Ortiz por toda la ayuda y apoyo para resolver las cuestiones administrativas con la Unidad de Posgrado.

A mis amigos de la especialización: Arturo, Yolanda, Anita, Gabriel, Rubén, Claudia, Yesenia y Omar. Fue muy enriquecedora la interacción con todos ustedes.

A Alfredo Hernández por toda su paciencia y ayuda en las cuestiones administrativas.

A los bibliotecarios del IIMAS y del Instituto de Biología.

A mi madre y a toda mi familia

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Julietta Alejandra Rosell
Navarro
FECHA: 16 JUNIO 2005
FIRMA: Julietta A. Rosell Navarro

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	2
1.1. LA ESTADÍSTICA EN LA ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA	2
1.1.1. Variabilidad, limitaciones de material y muestreo	3
1.1.2. Estadística descriptiva y otros análisis	5
1.1.3. La anatomía comparada de la madera y sus enfoques	6
1.1.3.1. Anatomía sistemática/taxonómica	7
1.1.3.2. Anatomía ecológica	7
1.1.4. Convenciones en anatomía de la madera	8
1.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN	9
2. OBJETIVOS	10
3. MATERIAL Y MÉTODOS	11
3.1. REVISIÓN DE LA ESTADÍSTICA APLICADA EN ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA Y ELABORACIÓN DE PROPUESTAS	11
3.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN	12
3.2.1. Cambios en la base original y definición de variables	12
3.2.2. Análisis exploratorio y de asociación para variables continuas	13
3.2.3. Análisis de asociación para variables categóricas	13
3.2.4. Modelos lineales generalizados y regresión logística	16
4. RESULTADOS	20
4.1. LA APLICACIÓN ESTADÍSTICA EN LA ANATOMÍA DE LA MADERA	20
4.1.1 Origen del material y muestreo	20
4.1.2. Estadística descriptiva y otros análisis	21
4.1.3. Análisis estadísticos en estudios con enfoque sistemático/taxonómico	25
4.1.4. Análisis estadísticos en estudios con enfoque ecológico	25
4.1.5. Convenciones en los trabajos anatómicos	26
4.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN.....	27
4.2.1. Traqueida vasicéntrica (I) como variable de respuesta	31
4.2.2. Traqueida verdadera (T) como variable de respuesta	37
4.2.3. Traqueida vascular (A) como variable de respuesta	39
5. DISCUSIÓN	40
5.1. LA APLICACIÓN ESTADÍSTICA EN LA ANATOMÍA DE LA MADERA	40
5.1.1. Origen del material y muestreo	40
5.1.2. Aplicación de estadística descriptiva	43
5.1.3. Aplicación de pruebas estadísticas	45
5.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN.....	48
5.2.1. Traqueida vasicéntrica (I) como variable de respuesta	49
5.2.2. Traqueida verdadera (T) como variable de respuesta	52
5.2.3. Traqueida vascular (A) como variable de respuesta	53
6. CONCLUSIONES	54
7. LITERATURA CITADA	57
8. GLOSARIO	60

RESUMEN

La aplicación estadística en anatomía comparada de la madera ha sido muy restringida, y en ocasiones equivocada. Los trabajos que han discutido cuestiones estadísticas son muy escasos, al igual que las investigaciones posteriores que han incorporado sus sugerencias. A partir de la revisión de publicaciones sobre anatomía de madera, que abarcó diferentes escuelas y áreas, se realizó un diagnóstico de la aplicación estadística en el área. Se emitieron también propuestas y recomendaciones concretas sobre el muestreo del material a diferentes niveles (poblaciones, individuos, secciones de madera y células), la toma de datos, su manejo y análisis estadístico. Se profundizó en las posibilidades de aplicación estadística en la anatomía ecológica de la madera. Se encontró que los datos cualitativos han sido prácticamente ignorados en los estudios anatómicos. Por ello, se ejemplificó la aplicación de técnicas para estos datos a partir del reanálisis de una base de datos anatómicos clásica. Se utilizaron pruebas exactas de Fisher, cálculo de cocientes de momios y se ajustaron modelos logísticos para tres tipos de traqueidas de la base como variables de respuesta. Los resultados se contrastaron con lo reportado por los autores originales de la base. Los análisis permitieron corroborar asociaciones previas y descubrir asociaciones nuevas, además sugirieron especies de interés para estudios futuros dada su condición atípica en los modelos. Todo ello contribuyó a entender más sobre el papel funcional de las traqueidas analizadas y a señalar direcciones para investigaciones anatómicas futuras.

1. INTRODUCCION

La anatomía comparada de la madera de las plantas con flor (angiospermas) genera una gran cantidad de datos, lo que aunado a su carácter comparativo, haría pensar que la estadística ha tenido un papel fundamental en el manejo y análisis de los mismos. Sin embargo, éste se ha limitado a un nivel descriptivo o a la aplicación de técnicas estadísticas básicas que no extraen el máximo provecho de la información. Existen incluso aplicaciones inadecuadas que resultan en conclusiones poco fundamentadas o potencialmente erróneas. De igual manera, podría pensarse que la gran variabilidad individual y poblacional de la madera demandaría una discusión continua sobre aspectos muestrales. No obstante, la colecta de observaciones, su manejo y análisis siguen rutinas convencionales, independientemente del nivel de variabilidad u otras características de la especie, contribuyendo a la postura tipológica imperante en la anatomía comparada.

Son escasos los trabajos anatómicos que han mencionado aspectos estadísticos, y muchos menos los que se han centrado en este tema. En contraste, son muchas las posibilidades para la aplicación estadística en el análisis de la información anatómica. Esta situación motivó la primera sección de la presente investigación, que tiene como objetivo revisar las aplicaciones estadísticas actuales, así como las convenciones y sugerencias relacionadas. Esta revisión permitió detectar deficiencias en el análisis estadístico y hacer recomendaciones, además de que es punto de partida para propuestas de análisis estadísticos en anatomía que pueden desarrollarse a futuro.

La segunda sección se presenta paralelamente a la primera y contiene un ejemplo de aplicación estadística sobre una base de datos anatómicos. Los datos provienen del trabajo de Carlquist y Hoekman (1985), una publicación que planteó muchas de las hipótesis e ideas que dominan lo que hoy se conoce como anatomía ecológica de la madera. La base contiene caracteres binarios que fueron tratados originalmente con estadística muy limitada, situación cotidiana para este tipo de variables en cualquier trabajo anatómico. Este conjunto de datos resultó ideal para aplicar modelos logísticos y otras técnicas para datos categóricos. El objetivo es doble, por un lado mostrar que los datos categóricos se pueden tratar mucho más allá de los porcentajes, y por otro ilustrar las posibilidades que ofrece la aplicación de una estadística ligeramente más compleja comparando los resultados con los de la publicación original.

1.1. LA ESTADÍSTICA EN LA ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA

Los datos anatómicos son susceptibles de ser analizados estadísticamente en prácticamente todos los casos. Aun cuando el análisis tradicionalmente descriptivo ha encontrado patrones que se han confirmado en diversos estudios, la estadística podría adquirir un papel más relevante del que actualmente tiene en la búsqueda de dichos patrones y en la construcción de generalizaciones. La anatomía comparada de la madera se enriquecería con la aplicación correcta de las herramientas estadísticas y la diversificación de las técnicas. Pero también se beneficiaría con la participación de la estadística en etapas tempranas de la investigación como en el planteamiento de las preguntas y el diseño del protocolo de investigación, tal y como lo hacen muchas otras áreas de la biología (Méndez, 1981).

Burley y Miller (1982) mencionan que el trabajo anatómico hasta la década de 1960 no fue más allá de la presentación de valores medios. Sugieren que esta reticencia al uso de la estadística se debió a falta de entrenamiento estadístico y de apreciación de la necesidad de tratar rigurosamente los datos, además de la falta de contacto con profesionales en el área estadística. Con excepción de pocos trabajos, la situación no parece haber cambiado mucho desde entonces. A pesar de que

los recursos computacionales y el uso de la estadística por parte de los biólogos han aumentado notablemente desde hace 20 años, sigue sin explotarse el gran potencial de la estadística para el análisis de los datos anatómicos.

Como resultado de una pobre aplicación estadística, son muy escasos los trabajos destinados a discutir aspectos estadísticos. Algunas publicaciones abordan aisladamente estos aspectos y están lejos de tener esta discusión como objetivo principal (p.e. Carlquist, 1980; Van den Oever *et al.*, 1981). Una de las primeras propuestas para incorporar un enfoque estadístico en los estudios anatómicos se debe a Rendle y Clarke (1934), quienes plantean preguntas sobre muestreo. Mucho tiempo después, Burley y Miller (1982) publican un trabajo completo, pero desafortunadamente muy breve, que discute las causas del uso escaso de herramientas estadísticas, y propone aplicaciones concretas en la anatomía de madera. Listan las fases del manejo y análisis de datos en donde participa la estadística y discuten aspectos diversos como el muestreo preliminar para el cálculo del tamaño muestral y los supuestos de normalidad y homoscedasticidad. Asimismo, listan técnicas uni y multivariadas para la identificación y caracterización de fuentes y patrones de variación en la madera que incluye técnicas de correlación, regresión, análisis de varianza, pruebas de rangos y un gran número de técnicas multivariadas.

Han sido pocos los trabajos que han retomado estas recomendaciones. Su implementación se ha encontrado con obstáculos diversos como la falta de formación estadística de los anatomistas, limitaciones frecuentes de material biológico, y otras características propias de los métodos anatómicos, como el tiempo y esfuerzo que toma hacer las laminillas y las mediciones, además de características intrínsecas al objeto de estudio, como la muy alta variabilidad que presenta la madera. Estos y otros aspectos serán abordados en las siguientes secciones, que también esbozan el estado actual del uso de la estadística en la anatomía de madera.

1.1.1. VARIABILIDAD, LIMITACIONES DE MATERIAL Y MUESTREO

A lo largo de la historia de la anatomía de la madera, se ha reconocido la gran variabilidad de este tejido (Bailey y Tupper, 1918; Rendle y Clarke, 1934; Chalk y Chattaway, 1935; Stern y Greene, 1958). La variación en la madera puede ser tan local como entre células de una misma porción de tejido, o bien a nivel intraindividual según la posición de la muestra respecto de la base del tallo y de la médula, y también entre individuos de la misma especie creciendo en diferentes poblaciones bajo distintas condiciones ambientales (Rendle y Clarke, 1934, Stern y Greene, 1958, Carlquist, 2001). Dada la magnitud de la variación, sorprende que se haya discutido tan poco sobre esquemas de muestreo que la tomen en cuenta (p.e. Rendle y Clarke, 1934; Burley, 1969, 1970; Burley *et al.*, 1970; Burley y Miller, 1982).

Sin un muestreo planeado, los diferentes niveles de variación no están representados en las muestras para un estudio anatómico. Usualmente el material es limitado pues proviene de tallos de uno o dos ejemplares de herbario y por lo tanto de madera de ramas. Aun cuando se ha documentado que la madera de ramas difiere de la de tallos principales, una buena proporción de los trabajos anatómicos se basa en material de ramas. Los resultados se extrapolan al tallo principal de la planta y la madera de las ramas termina convirtiéndose en la condición representativa de la especie.

En otros casos, las muestras derivan de colecciones de madera (xilotecas), en donde si bien existe madera del tronco a la altura del pecho o de la base, suele faltar información sobre la edad y las condiciones en las que crecía la planta, lo que impide conocer el rango ambiental abarcado por las muestras. Las xilotecas no suelen incluir madera de otras zonas de la planta para realizar comparaciones, y en algunos casos existe confusión sobre si la madera proviene del tallo o si

deriva de ramas, e incluso sobre la verdadera identidad de la especie en ausencia de un ejemplar de respaldo en el herbario. En estas condiciones, muchos prefieren incluir la especie a partir de una muestra con poca información asociada, que omitirla de un estudio por esta razón (Carlquist, 2001).

Así, además de estudiarse únicamente una región de la planta (generalmente las ramas), el escaso material disponible abarca una fracción de la variación ambiental total de la especie, sobre todo cuando ésta es tan rara que resulta muy difícil muestrearla o cuando se conoce únicamente a partir de un ejemplar de herbario. Aun cuando las muestras sean colectadas *ex profeso*, hay usualmente poco interés en abarcar el rango de condiciones que ocupa el taxón para incluir las diversas manifestaciones anatómicas de su madera.

Como se había comentado, la discusión sobre diseños de muestreo adecuados para el nivel de variabilidad ha sido abordada por muy pocos autores. Partiendo de lo observado en el diámetro de elementos de vaso, Rendle y Clarke (1934) opinan que debe considerarse la variabilidad a diferentes niveles cuando de diseñar un sistema satisfactorio de muestreo se trata. Plantean preguntas sobre la forma de tomar las muestras, su número, la cantidad de observaciones a tomar en cada una y la estimación de la significancia de las observaciones cuando el material es limitado. Proponen al coeficiente de variación (CV) como medida para determinar el número de observaciones necesario para alcanzar cierto grado de precisión. Nuevamente, no hay un cambio significativo en el muestreo de material en las publicaciones posteriores a estas propuestas.

En anatomía comparada ha existido una mayor preocupación por el muestreo amplio de taxones que por muestrear al interior de éstos (Olson y Carlquist, 2001). Existen cerca de 350 mil especies de plantas, la inmensa mayoría desconocidas desde el punto de vista anatómico. Dado este número y la gran cantidad de novedades anatómicas por encontrar, existe una fuerte tendencia a la documentación anatómica del mayor número de especies que sea posible. Por esta razón, los anatomistas prefieren darse a la búsqueda de dichas novedades caracterizando una especie a partir de una o dos muestras y continuar muestreando otras especies, que documentar de manera detallada y precisa un grupo pequeño de plantas. Otra línea de investigación que ilustra esta práctica es la búsqueda de tendencias anatómicas a grandes escalas, estudiando muchas especies (p.e. Frost, 1930). Con la misma filosofía en mente, los anatomistas han optado por tomar pocas mediciones en un número mayor de muestras, en vez de muchas observaciones en pocas muestras, tal y como es sugerido por Rendle y Clarke (1934).

En contraste fuerte con los trabajos anatómicos comparados, se han propuesto diseños óptimos de muestreo a partir del estudio de la variación intraindividual en especies comerciales (Burley, 1969, 1970; Burley *et al.*, 1970). Estos trabajos investigan los patrones de variación con fines de explotación, por lo que requieren un conocimiento preciso de dichos patrones en las características de interés comercial. Estas propuestas podrían aplicarse a los trabajos comparados, y podrían fungir como puntos de partida para la discusión de estrategias *ad-hoc* a las preguntas de interés del enfoque comparado.

Aun con material biológico disponible, el trabajo anatómico es sumamente laborioso, aspecto limitante que debe considerarse en el diseño óptimo de muestreos. Incluye la obtención de las muestras, un complicado proceso de inclusión, corte, tinción y montaje para obtener las preparaciones (laminillas) en las que se miden las células con un microscopio. La elaboración de numerosas laminillas y la toma de datos en cada una de ellas demandaría mucho tiempo y esfuerzo que se prefiere canalizar en explorar un mayor número de grupos que de muestras.

Las limitaciones para obtener el material biológico, su variabilidad inherente y la naturaleza laboriosa del trabajo anatómico han dificultado la discusión de diseños óptimos de muestreo, afectando los estudios que pueden muestrear sobre plantas vivas. Como resultado, las investigaciones se basan en un único fragmento de madera, generalmente derivado de una rama, en muestras de un único individuo, o en material de muestreos pobres sobre plantas vivas, bajo esquemas muy posiblemente diferentes que complican las comparaciones.

1.1.2. ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA Y OTROS ANÁLISIS

En cuanto a las medidas de tendencia central, la mayoría de los autores usa la media aritmética. No hay una exploración previa de la distribución de los datos para esta elección, pues supone una distribución normal (Vales y Babos, 1977 en Carlquist, 2001). Carlquist (2001) menciona que la media aritmética refleja mejor las características funcionales de las células que una medida de dispersión como el rango. Sin embargo, este autor también menciona que para algunas células con enorme variación, la mediana o una “condición representativa” puede ser una mejor medida. Algunos trabajos han optado por presentar los datos con medias e intervalos (p.e. Van Vliet, 1979); o utilizan la media ponderada para eliminar el efecto de células rotas o cortadas (Herman *et al.*, 1998).

Existen casos en los que la media no es una medida informativa. Un ejemplo es en presencia de anillos de crecimiento. El promedio no da una idea precisa si se reúnen los datos de células en zonas de madera temprana y tardía. Cuando hay anillos presentes es conveniente separar el análisis de acuerdo al tipo de madera (Carlquist, 2001). De igual manera, en presencia de dimorfismo suele reportarse una media para cada grupo de tamaño, aunque algunas veces se obtiene una media general, pues para autores como Carlquist (2003), es más importante la documentación del fenómeno que la obtención de información cuantitativa.

Se han propuesto modificaciones complejas a la media que consideran la variabilidad individual partiendo del conocimiento de los patrones sistemáticos en el tronco (Burley y Miller, 1982). Estas medias consideran la posición relativa de la muestra respecto de la médula y de la base de la planta. Son estimadas a partir de la integración de curvas polinomiales o pesando los datos por el área proporcional en sección transversal o el volumen total de la planta que representan.

De la misma manera, la desviación estándar ha sido recomendada por Rendle y Clarke (1934), pero para Carlquist (2001) solamente refleja el material incluido en la muestra. Este autor también tiene la postura de que estadísticas como la media, el rango, la desviación y el error estándar son “vacías” si se obtienen de una o dos muestras de madera de fuentes distintas, pero son un aparato estadístico aplicable si es posible muestrear rigurosamente (Carlquist, 1980).

El supuesto de normalidad subyace al uso predominante de la media y a la aplicación de pruebas estadísticas paramétricas, aun cuando varios autores han reportado su ausencia para caracteres anatómicos (p.e. Ewers y Fisher, 1989). Esta suposición está ampliamente difundida (p.e. Carlquist, 2001) y como fundamento se cita generalmente el trabajo de Vales y Babos (1977), quienes reportan normalidad para elementos de vaso y fibras en una especie. Este trabajo considera solamente dos características y una única especie, y no hace ninguna generalización hacia otras características o especies. Estas restricciones deberían evitar que su observación de normalidad se generalice para todos los caracteres.

Las pruebas estadísticas aplicadas se restringen a análisis de varianza (anova) o pruebas de t de Student en la gran mayoría de los casos. Generalmente no hay mención de la verificación de los supuestos de homoscedasticidad y normalidad (p.e. Van den Oever *et al.*, 1981). Un número

considerable de trabajos anatómicos genera conclusiones a partir de comparaciones informales entre medias aritméticas (p.e. Carlquist, 1992). Esto se hace aun cuando los intervalos sean amplios y exista un traslape considerable entre muestras.

Las variables anatómicas cuantitativas han recibido casi toda la atención estadística. El análisis de los caracteres cualitativos ha permanecido prácticamente ignorado, a pesar de ser muy importantes para la interpretación de la anatomía de una madera. Este tipo de datos suele resumirse con porcentajes o proporciones y son pocos los trabajos con algún tipo de análisis más detallado (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000 y 2002).

1.1.3. LA ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA Y SUS DIFERENTES ENFOQUES

Los trabajos anatómicos pueden dividirse de acuerdo a su objeto de estudio y a su objetivo general. Así, un gran número describe la anatomía de una especie (p.e. Vales y Babos, 1977; Carlquist, 1991), de un género (p.e. Sidisaya y Baas, 1998), de una familia (p.e. Van Vliet, 1979; Carlquist *et al.*, 1993; Carlquist, 2003) o de las especies en una flora, todos ellos sin hacer comparaciones (Barajas-Morales *et al.*, 1997; Barajas-Morales y León, 1989; Aguilar *et al.*, 2000). Otras investigaciones forman parte de la denominada anatomía comparada de la madera, que abarca dos tendencias: la identificación taxonómica de la madera y los estudios evolutivos (Olson, 2004a) (Figura 1). Existen fuertes diferencias en objetivos, conceptos y métodos entre tendencias: el objetivo principal de la primera es asignar un nombre a una muestra de madera (Wheeler y Baas, 1998), la segunda busca reconstruir diversos aspectos del proceso evolutivo (Olson, 2004a).

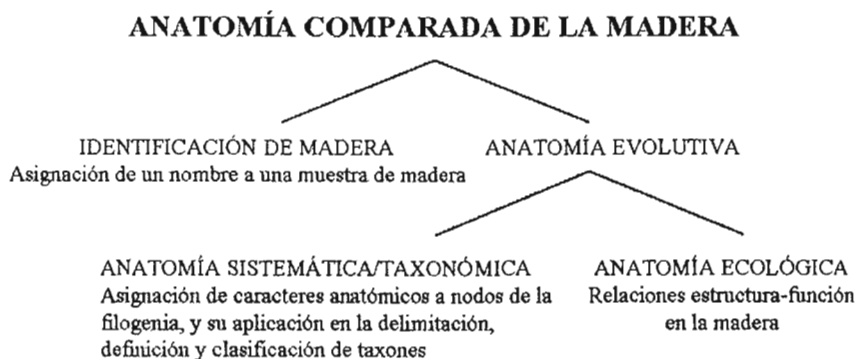


Figura 1. División de la anatomía comparada de la madera. Tomado de Olson (2004a).

Los trabajos evolutivos pueden subdividirse en sistemáticos/taxonómicos y ecológicos. Los primeros asocian caracteres con los puntos de ramificación del árbol de relaciones de parentesco entre especies (sistemáticos), y la delimitación, definición y clasificación de organismos utilizando caracteres anatómicos (taxonómicos). Los estudios ecológicos someten a prueba la correlación entre caracteres anatómicos y variables ambientales, o entre dichas variables y el hábito de una planta. También incluyen trabajos que documentan la presencia conjunta de caracteres anatómicos en diversos grupos (Olson, 2004a). En el presente estudio se excluye la identificación de madera, aunque buena parte de lo que aquí se presenta es igualmente aplicable a ese campo.

No obstante las diferencias en objetivos y métodos, las diferentes áreas han seguido las mismas convenciones en cuanto a las variables a medir cuando se describe una madera, sus escalas de medición y unidades, el número de observaciones y la forma en que deben tomarse. Dichas convenciones han sido heredadas del área de identificación de maderas y han contribuido a la posición fuertemente tipológica que predomina en la anatomía de la madera (Olson, 2004a). Al estipular un tamaño muestral único, independientemente de la variabilidad de la especie, y restringir el análisis a ciertas estadísticas descriptivas, se obstaculiza la exploración de las características particulares y singulares de la madera de una especie y se pierde información.

La estadística debiera incidir, independientemente del enfoque del trabajo, en el diseño de estrategias de muestreo en los diferentes niveles, la definición del número de observaciones, al resumen de los datos, su análisis e interpretación. En cuanto a técnicas estadísticas, los dos enfoques de la anatomía comparada aplican diferentes herramientas para el análisis de sus datos de acuerdo a las preguntas particulares, tal y como se ilustra a continuación.

1.1.3.1. Anatomía sistemática/taxonómica

La anatomía sistemática ha cobrado importancia y seguramente será una de las áreas más activas en la anatomía comparada de la madera, pero hasta ahora pocos trabajos tienen este enfoque (Jansen *et al.*, 2002; Carlquist, 2003). El área sistemática usa estadística en sus métodos de reconstrucción de relaciones de parentesco entre organismos (p.e. enfoques de máxima verosimilitud y bayesianos), que son muy específicos y complejos, y no forman parte del objetivo de este trabajo. Para la reconstrucción de las relaciones se muestrean organismos y sus características, en donde también entra en juego la estadística, al igual que para el procesamiento de caracteres cualitativos y cuantitativos antes de aplicar los métodos de reconstrucción (p.e. Noshiro y Baas, 1998). Estas aplicaciones se traslapan con el uso de la estadística en los otros enfoques, por lo que el contenido de los siguientes apartados es aplicable también a este tipo de estudios.

En la anatomía taxonómica la estadística también tiene un papel importante, pues la comparación estadística contribuye al agrupamiento y al reconocimiento de diferencias entre taxones. Se ha evaluado el valor taxonómico y diagnóstico (para la identificación) de los caracteres anatómicos de la madera (p.e. Carlquist *et al.*, 1993; Sidisaya y Baas, 1998) y siguen siendo criterios taxonómicos importantes en muchos casos (Baas, 1982). En resumen, la estadística tiene un papel importante para la anatomía sistemática/taxonómica en el muestreo de taxones y de caracteres, y en el procesamiento de los datos. Por tratarse de áreas similares y con aplicación estadística más restringida en comparación con la anatomía ecológica, la anatomía sistemática y taxonómica serán tratadas brevemente y como un mismo enfoque.

1.1.3.2. Anatomía ecológica

Ha existido interés por las tendencias ecológicas de la madera para entender los mecanismos evolutivos que las generan (Baas *et al.*, 1983). Muchos estudios han buscado correlaciones entre las características anatómicas y las condiciones ambientales de una planta (p.e. Carlquist y Hoekman, 1985; Carlquist *et al.*, 1993; Sidisaya y Baas, 1998; Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000 y 2002; Arias y Terrazas, 2001). Otros han establecido asociaciones entre la anatomía y la forma de vida de una planta (p.e. Carlquist y Hoekman, 1985; Olson y Carlquist, 2001; Carlquist, 2003), o la distribución conjunta de caracteres (p.e. Carlquist, 1984). Otro grupo más ha analizado los patrones de variación dentro de un género o una familia con una distribución en ambientes ecológicamente diversos (p.e. Carlquist, 2003). Una estrategia diferente tienen los estudios que buscan asociaciones y características distintivas en conjuntos de plantas que

comparten un tiempo y un espacio, es decir, analizan características anatómicas en floras (p.e. Carlquist y Hoekman, 1985) o tipos de vegetación (p.e. Baas *et al.*, 1983).

Habitualmente, las correlaciones en la anatomía ecológica descansan en resultados estadísticamente significativos, aunque no siempre es así. Para ciertos anatomistas, el que las maderas de dos ambientes diferentes sigan patrones distintos de asociación anatomía-ecología es más significativo que el hecho de no alcanzar una separación estadísticamente significativa entre los dos grupos de maderas (Carlquist, 1980). Esto sería aceptable en los casos donde los patrones son tan claros que se observan a pesar de la gran variación individual y poblacional en los caracteres. Sin embargo, las tendencias ecológicas suelen presentar un alto nivel de ruido, lo que aunado a un muestreo pobre y no estandarizado, obliga al uso de estadística para separar el componente verdaderamente ecológico de la variación.

La estadística en los estudios ecoanatómicos es más diversificada que la aplicada en la anatomía sistemática/taxonómica. Además de participar en el muestreo de taxones y de caracteres, incluye típicamente pruebas para detectar diferencias entre grupos como pruebas de t y análisis de varianza; pruebas que permitan conocer la asociación entre diferentes caracteres, entre caracteres y factores ambientales, como el análisis de correlación y de asociación (p.e. a partir tablas de contingencia y más recientemente análisis de residuos de Pearson sobre dichas tablas); y análisis de regresión. La variedad en el tipo de datos (ambientales, anatómicos y morfológicos; continuos y cualitativos en todas las escalas) y la diversidad de preguntas en la anatomía ecológica vuelven a este enfoque un área con mucho potencial para la aplicación estadística, y por ello recibe más atención a lo largo de este trabajo.

1.1.4. CONVENCIONES EN ANATOMÍA DE LA MADERA

Existen básicamente dos listas que guían la descripción de la madera de una especie y la obtención de medidas en este tejido. La primera de ellas tiene un enfoque evolutivo y es de Carlquist (1988). La segunda fue publicada por la IAWA (Asociación Internacional de Anatomistas de Madera) inicialmente en 1981 y revisada en 1989, y busca ser una lista concisa de características útiles con propósitos de identificación. Las listas fueron generadas con objetivos distintos y por lo tanto tienen algunas diferencias conceptuales y de nomenclatura.

Las listas son similares en cuanto a las variables a medir, pero tienen diferencias importantes en las escalas. Los lineamientos de la IAWA están orientados a facilitar la identificación de un segmento de madera mediante la codificación de caracteres con ayuda de una computadora. Para ello crean categorías para todas las variables continuas y aquellas discretas expresadas como conteos. Para algunas de estas variables categorizadas, la IAWA recomienda reportar la media, la desviación estándar y el rango, además del tamaño muestral. Aun cuando no está recomendado, los estudios anatómicos incluyen usualmente medias, y en ocasiones rangos, para las variables continuas. Asimismo, es frecuente encontrar modificaciones a las listas como resultado de las características particulares del grupo de plantas en cuestión.

Otra convención importante es el número de observaciones que se toman por laminilla. Independientemente del tipo celular de que se trate, un tamaño muestral de 25 se ha vuelto la norma y Carlquist (2001) lo sugiere basándose en los resultados de Van den Oever *et al.* (1981). Midiendo la longitud de los elementos de vaso en un género, estos autores muestran que en este caso particular, la desviación estándar decrece muy poco al incrementar la muestra por encima de 25 mediciones. Otro antecedente para un tamaño muestral de 25 es la propuesta de Rendle y Clarke (1934), aunque no se le cita al sugerir este número. De acuerdo con sus observaciones sobre el diámetro de los vasos, este tamaño podría ser suficiente para mantener a la media a una

distancia de $\pm 10\%$ la media real (precisión), 99 de cada 100 veces, cuando el coeficiente de variación es 0.19. Cabe notar que un coeficiente apenas mayor de 0.21 o 0.24 demanda la medición de 30 y 40 células, respectivamente.

Aunque autores previos han sugerido realizar de 50 a 100 observaciones (p.e. Chattaway, 1932) y muchos otros tiendan a medir más de 25 células (p.e. Olson y Carlquist, 2001), los resultados mencionados se han generalizado y este tamaño muestral ha sido adoptado. Es incluso el número mínimo recomendado por la lista de la IAWA para algunos caracteres cuantitativos.

Un trabajo de anatomía comparada típico incluye muchos datos de maderas procedentes de colecciones o de un muestreo sin diseño. Las variables se miden bajo ciertos lineamientos y los datos son resumidos con medias, rangos y algunas medidas de dispersión, para después compararse informalmente o a través de pruebas, también se pueden estimar asociaciones y ajustar rectas de regresión. Con excepciones, estos rasgos han caracterizado el trabajo anatómico por décadas. Como resultado, los trabajos se acumulan sin aprovechar al máximo los datos que se generan. Las tendencias ecológicas fuertes de la madera han podido detectarse con análisis informales o estadísticos muy básicos, pero muchas otras han quedado oscurecidas por la variabilidad intrínseca a la madera. La implementación de algunas recomendaciones relativamente sencillas permitiría obtener mayor provecho de los datos anatómicos y hacer de los trabajos algo más comparable. Es el objetivo de este trabajo hacer este tipo de propuestas y recomendaciones estadísticas partiendo del uso que se ha venido haciendo de estas herramientas y de la naturaleza de la madera y del trabajo anatómico.

1.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN

Como parte de las propuestas para el análisis de datos se incluye el uso de la regresión logística y otras técnicas para datos categóricos. Para tal efecto se reanaliza la base de datos del artículo de Carlquist y Hoekman (1985), publicación con orientación ecológica que se ha convertido en un clásico. En dicho trabajo se interpretan tendencias ecológicas de gran escala en la madera de la flora del sur de California. Es un trabajo sumamente importante y muy citado por sus resultados y por la gran cantidad de hipótesis e ideas vertidas en él. Muchos trabajos posteriores las han tomado como punto de partida e incluso hoy siguen sugiriendo líneas de investigación.

No obstante, la estadística original es muy superficial y no permite dar respuesta a las preguntas y postulados principales del trabajo. Más aún, hay hipótesis latentes que no pudieron develarse sin los métodos estadísticos adecuados. Se trata por lo tanto de una base de datos ideal para ser reanalizada al tenerse resultados de una aplicación estadística superficial que pueden contrastarse con los obtenidos de herramientas estadísticas más poderosas, en este caso de regresiones logísticas.

La estadística empleada por Carlquist y Hoekman consiste en el cálculo de medias y porcentajes y pruebas Mann-Whitney y ji-cuadrada. El procedimiento general consiste en separar los datos en subconjuntos de acuerdo con las categorías de una variable cualitativa. Posteriormente se calculan promedios para las variables continuas y porcentajes para las variables cualitativas restantes. Estas estadísticas son después comparadas con sus contrapartes globales (calculadas utilizando todos los datos). Los signos de las diferencias en una categoría sirven para decidir si la madera promedio de dicha categoría se aproxima a una condición xeromórfica o mesomórfica. El procedimiento es repetido para cada variable cualitativa en la base. Aunque la discusión se centra en qué tan mesomórfica o xeromórfica parece ser la madera promedio de una categoría, el artículo también señala asociaciones entre variables específicas. Asimismo, es posible encontrar

comentarios sobre categorías y especies que no siguen los patrones esperados.

Sería posible aplicar modelos logísticos a prácticamente todas las variables categóricas de la base. Sin embargo, se eligió modelar la presencia/ausencia de los llamados elementos traqueales imperforados (ETI), pues en ellos descansan muchas de las hipótesis del artículo original. De acuerdo a Carlquist (2001) pueden distinguirse tres tipos de elementos traqueales imperforados: traqueida verdadera (T), traqueida vasicéntrica (I) y traqueida vascular (A). Las T e I son similares al rodear vasos, para los que forman un sistema de conducción subsidiario. Las A tienen una función diferente al presentarse en la madera tardía, parecen abastecer al cámbium o a porciones limitadas del tallo, más que a todo el sistema foliar.

A partir de la presencia conjunta de los ETI y otros tipos celulares y de la interpretación de estadísticas descriptivas, se han propuesto asociaciones de ETI con otras células, así como con ciertas tendencias de características continuas. Reconocer verazmente estas asociaciones es muy importante para la interpretación funcional de los diferentes tipos de ETI. La base Carlquist-Hoekman resulta adecuada para probar hipótesis ecológicas sobre los ETI al registrar la presencia/ausencia de los tres tipos de ETI en especies de ambientes muy variados dentro de la flora del sur de California.

La aplicación de modelos de regresión logística a los datos de Carlquist y Hoekman permite describir o predecir la presencia de elementos traqueales imperforados en la madera de la flora del sur de California a partir de un conjunto de variables explicativas o covariables. La interpretación de resultados se hace a partir del signo de los coeficientes asociados a las covariables, de la estimación de probabilidades y del posterior cálculo de razones de momios. El contraste de los resultados de la modelación y lo discutido en el artículo original resalta las ventajas de utilizar la regresión logística y otras técnicas de análisis de datos categóricos en la anatomía comparada de la madera.

2. OBJETIVOS

Los objetivos de la sección de diagnóstico y propuestas de aplicación de la estadística son:

- Hacer una revisión de los trabajos que discutan la aplicación de la estadística en la anatomía comparada de la madera de angiospermas.
- Realizar un diagnóstico del tipo de estadística aplicada en el área a partir de la revisión de publicaciones.
- Realizar recomendaciones y propuestas sobre el manejo de los datos anatómicos y su análisis estadístico, que tomen en cuenta la naturaleza del objeto de estudio, los métodos anatómicos y el tipo de preguntas a contestar. También se esbozan propuestas de análisis estadísticos que puedan desarrollarse en trabajos futuros.

La sección relativa al análisis de la base de datos de Carlquist-Hoekman tiene por objetivos los siguientes:

- Ajustar modelos de regresión logística teniendo como respuesta tres variables binarias de la base (los tres tipos de ETI), además de aplicar otras técnicas para datos categóricos como la construcción de tablas de contingencia, pruebas para detectar asociación y estadísticas para su medición.
- Comparar los resultados obtenidos con los reportados por Carlquist y Hoekman (1985).

comentarios sobre categorías y especies que no siguen los patrones esperados.

Sería posible aplicar modelos logísticos a prácticamente todas las variables categóricas de la base. Sin embargo, se eligió modelar la presencia/ausencia de los llamados elementos traqueales imperforados (ETI), pues en ellos descansan muchas de las hipótesis del artículo original. De acuerdo a Carlquist (2001) pueden distinguirse tres tipos de elementos traqueales imperforados: traqueida verdadera (T), traqueida vasicéntrica (I) y traqueida vascular (A). Las T e I son similares al rodear vasos, para los que forman un sistema de conducción subsidiario. Las A tienen una función diferente al presentarse en la madera tardía, parecen abastecer al cámbium o a porciones limitadas del tallo, más que a todo el sistema foliar.

A partir de la presencia conjunta de los ETI y otros tipos celulares y de la interpretación de estadísticas descriptivas, se han propuesto asociaciones de ETI con otras células, así como con ciertas tendencias de características continuas. Reconocer verazmente estas asociaciones es muy importante para la interpretación funcional de los diferentes tipos de ETI. La base Carlquist-Hoekman resulta adecuada para probar hipótesis ecológicas sobre los ETI al registrar la presencia/ausencia de los tres tipos de ETI en especies de ambientes muy variados dentro de la flora del sur de California.

La aplicación de modelos de regresión logística a los datos de Carlquist y Hoekman permite describir o predecir la presencia de elementos traqueales imperforados en la madera de la flora del sur de California a partir de un conjunto de variables explicativas o covariables. La interpretación de resultados se hace a partir del signo de los coeficientes asociados a las covariables, de la estimación de probabilidades y del posterior cálculo de razones de momios. El contraste de los resultados de la modelación y lo discutido en el artículo original resalta las ventajas de utilizar la regresión logística y otras técnicas de análisis de datos categóricos en la anatomía comparada de la madera.

2. OBJETIVOS

Los objetivos de la sección de diagnóstico y propuestas de aplicación de la estadística son:

- Hacer una revisión de los trabajos que discutan la aplicación de la estadística en la anatomía comparada de la madera de angiospermas.
- Realizar un diagnóstico del tipo de estadística aplicada en el área a partir de la revisión de publicaciones.
- Realizar recomendaciones y propuestas sobre el manejo de los datos anatómicos y su análisis estadístico, que tomen en cuenta la naturaleza del objeto de estudio, los métodos anatómicos y el tipo de preguntas a contestar. También se esbozan propuestas de análisis estadísticos que puedan desarrollarse en trabajos futuros.

La sección relativa al análisis de la base de datos de Carlquist-Hoekman tiene por objetivos los siguientes:

- Ajustar modelos de regresión logística teniendo como respuesta tres variables binarias de la base (los tres tipos de ETI), además de aplicar otras técnicas para datos categóricos como la construcción de tablas de contingencia, pruebas para detectar asociación y estadísticas para su medición.
- Comparar los resultados obtenidos con los reportados por Carlquist y Hoekman (1985).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. REVISIÓN DE LA ESTADÍSTICA APLICADA EN ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA Y ELABORACIÓN DE PROPUESTAS

Para conocer el papel que tiene la estadística en los estudios anatómicos comparados de la madera de angiospermas, se realizó una búsqueda de artículos y libros especializados en el tema. Se rastrearon los trabajos dedicados exclusivamente a discutir la aplicación estadística y otros en donde al menos hubieran secciones que trataran aspectos estadísticos. Los trabajos relacionados con la identificación de maderas fueron excluidos de la selección para hacer el diagnóstico, pero son referidos en la discusión. Se incluyó en el diagnóstico un trabajo sobre una gimnosperma por motivos de comparación con trabajos sobre angiospermas. Muchos otros trabajos fueron recopilados para relacionar la aplicación estadística con el objeto de estudio (una especie, un género o familia, una flórula o flora) y a los objetivos o preguntas del enfoque anatómico en cuestión (taxonómico, sistemático o ecológico).

La búsqueda hizo énfasis en trabajos recientes, aunque se incluyen otros de importancia histórica. Diferentes autores fueron incluidos para evitar sesgos en el muestreo debidos al estilo de trabajo de las distintas escuelas o grupos de investigación. La información fue sistematizada en dos bases de datos, una para los estudios con orientación sistemática y taxonómica y otra para los estudios de tipo ecológico y se presenta en orden cronológico. Los campos para estas bases son:

1. *Referencia bibliográfica*
2. *Objetivo del estudio*

Se registró si el trabajo tiene por objetivo la búsqueda de caracteres derivados exclusivos del grupo o sinapomorfias (objetivo sistemático) o la discusión de la taxonomía del grupo con base en caracteres anatómicos (objetivo taxonómico). En el caso de preguntas ecológicas, se registró si se buscan correlaciones con variables ambientales como temperatura, precipitación, latitud, altitud, etc., o con el hábito de la planta (liana, árbol, arbusto y/o subcategorías de éstos).

3. *Origen del material*

Las muestras de madera pueden tener uno o más orígenes en un mismo estudio. Pueden provenir de un muestreo realizado para el trabajo en cuestión sobre plantas silvestres, cultivadas o conservadas en jardines botánicos. También pueden derivarse de xilotecas, de ejemplares de herbario o de preparaciones en colecciones institucionales o personales. Las muestras de xiloteca suelen representar troncos o tallos principales, mientras que el material de herbario procede de ramas. La información también puede derivarse de la literatura anatómica.

4. *Tipo de variables y escalas de medición*

Se consideraron variables cualitativas y continuas. Las primeras fueron subdivididas de acuerdo a la escala en variables cualitativas medidas en escala nominal y ordinal. Se consideraron aquí los conteos y las variables de naturaleza continua que fueron convertidas a cualitativas en una escala ordinal. Para los trabajos ecológicos también se incluyó el tipo de variable y escala para las características ambientales o de hábito consideradas en el trabajo.

5. *Estadística descriptiva*

Se registraron las estadísticas descriptivas reportadas en los cuadros de resultados de los diversos trabajos y las utilizadas para la discusión de sus resultados (media, rango, desviación estándar, entre otros). Se diferenciaron los casos en donde estadísticas como el intervalo se reportan para las medias de submuestras dentro de una misma muestra.

6. *Análisis estadístico*

Incluyó el registro de pruebas de hipótesis sobre medias, análisis de varianza, regresión lineal simple y múltiple, análisis multivariado, pruebas de correlación y asociación. Se registró adicionalmente si se reporta la verificación de supuestos (p.e. normalidad).

7. *Número de observaciones*

El número de observaciones para cada variable también fue registrado. Algunos trabajos solamente reportan que siguieron las recomendaciones de la lista de la IAWA, es decir al menos 25 observaciones por variable y cinco (preferiblemente diez) campos de microscopio para aquellas que corresponden a frecuencias (IAWA, 1989).

8. *Número de individuos*

El número de individuos o muestras revisados por especie también fue registrado. Existen trabajos en donde se hace una revisión de un género o de una familia y suele reportarse el número total de especímenes y de especies revisados. En estos casos el número de individuos fue obtenido calculando el cociente entre el total de especímenes y de especies.

9. *Lista de caracteres*

Se reportó si se siguen las recomendaciones de la IAWA (1989) o de Carlquist (1988). Este criterio no aplicó para artículos previos a 1981, año en que se publicó la primera lista estandarizada de la IAWA o para aquellos trabajos cuyo objetivo no es la descripción de los caracteres de la madera de algún taxón.

Algunas publicaciones tienen los dos objetivos (taxonómicos/sistemáticos y ecológicos) por lo que aparecen en los dos cuadros. En estos casos se separaron las variables, las estadísticas descriptivas y los análisis estadísticos utilizados para contestar a cada tipo de pregunta. Los resultados de esta sección fundamentaron el diagnóstico de la estadística aplicada en anatomía comparada de la madera y permitieron detectar tendencias en la aplicación de acuerdo al enfoque, tipo de estudio y de variables, etc. Se detectaron así problemas y vacíos en el análisis que sirven de base para la elaboración de las recomendaciones y propuestas.

3.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN

3.2.1. CAMBIOS EN LA BASE ORIGINAL Y DEFINICIÓN DE VARIABLES

Se hicieron las siguientes consideraciones y cambios: la variable “número promedio de barras en la placa de perforación escalariforme” fue convertida a una variable binaria (presencia/ausencia), pues únicamente 5% de las especies presenta un valor diferente de cero; la variable “escultura helicoidal” fue separada en dos variables: escultura helicoidal en madera temprana y escultura helicoidal en madera tardía; la variable “índice de mesomorfia” fue eliminada pues su cálculo depende de otras variables de la base y es una fuente de colinealidad; la variable “hábitat” no está reportada para 16 casos y existe un desbalance extremo en la repartición de los datos en sus 11 categorías, por lo que también fue eliminada. El resto de las variables se incluyó en el análisis en su estado original y puede consultarse en el Cuadro 1.

I, T y A fueron variables de respuesta para el ajuste de modelos logísticos independientes. Es importante mencionar un problema de codificación del carácter A en la base original. Cuando las maderas presentan A e I simultáneamente son reportadas como portadoras de I, pero no de A. Por esta razón, existen maderas con presencia de A pero con un valor cero en la base original. Como son pocas las especies que suelen presentar este tipo celular, son también pocas las especies con codificación errónea y por tanto se prosiguió con el ajuste logístico considerando A como variable de respuesta.

Cuadro 1. Variables consideradas en el análisis. Entre paréntesis se señalan las categorías, P/A=presencia/ausencia.

Abreviatura	Descripción de la variable	Tipo de variable
V/M	Número de vasos por mm ² (μm)	Continua
VD	Diámetro promedio de elementos de vaso (μm)	Continua
VL	Longitud promedio de elementos de vaso (μm)	Continua
V/G	Número promedio de vasos por grupo	Continua
T	Presencia de traqueidas verdaderas	Catagórica (P/A)
I	Presencia de traqueidas vasicéntricas	Catagórica (P/A)
A	Presencia de traqueidas vasculares	Catagórica (P/A)
Esc	Presencia placas de perforación escalariformes	Catagórica (P/A)
SCTe	Escultura helicoidal en madera temprana	Catagórica (P/A)
SCTa	Escultura helicoidal en madera tardía	Catagórica (P/A)
G	Tipo de anillo de crecimiento	Catagórica (anular, semianular y difuso)
HA	Forma de crecimiento	Catagórica (árboles, arbustos, subarbustos y hierbas)

3.2.2. ANÁLISIS EXPLORATORIO Y DE ASOCIACIÓN PARA VARIABLES CONTINUAS

A partir de estadísticas descriptivas, se hizo un análisis exploratorio inicial sobre las variables continuas. También se calcularon coeficientes de correlación de Pearson y Spearman entre parejas de variables. El valor y el nivel de significancia del primero son susceptibles a desviaciones de la normalidad y a datos extremos y atípicos, que se encuentran presentes en la base de datos analizada. En estos casos se recomienda utilizar el coeficiente de correlación de Spearman, que adicionalmente detecta correlaciones distintas de la lineal. El coeficiente de Pearson fue calculado con la siguiente ecuación:

$$r = \frac{\sum (Y_{i1} - \bar{Y}_1)(Y_{i2} - \bar{Y}_2)}{[\sum (Y_{i1} - \bar{Y}_1)^2 \sum (Y_{i2} - \bar{Y}_2)^2]^{1/2}}$$

El coeficiente de Spearman se calcula para dos columnas de rangos. En ausencia de empates, se puede calcular a partir de las diferencias entre rangos de las variables pareadas con la siguiente fórmula, donde R_{i1} y R_{i2} son los rangos asignados a cada una de las observaciones de la primera y segunda variable, respectivamente.

$$r = 1 - \frac{6 \sum (R_{i1} - R_{i2})^2}{n(n^2 - 1)}$$

3.2.3. ANÁLISIS DE ASOCIACIÓN PARA VARIABLES CATEGÓRICAS

Para determinar la asociación entre las variables de respuesta binarias y las explicativas cualitativas, se construyeron tablas de contingencia. Estas tablas implican la clasificación cruzada de las observaciones considerando dos o más variables. Sobre estas tablas se probó la asociación

(prueba exacta de Fisher) y se calculó el grado de asociación de la misma (cocientes de momios). Para contribuir al análisis de asociación, además de las frecuencias observadas, se reportaron en las tablas las frecuencias esperadas dado un modelo de independencia.

La prueba exacta de Fisher se aplicó a todas las tablas de contingencia para determinar la existencia de asociación. La mayoría de las tablas tuvieron una distribución desbalanceada de observaciones y en casi todos los casos existieron celdas con frecuencias muy bajas (<5), por lo que en lugar de pruebas basadas en métodos asintóticos, se aplicó la prueba exacta de Fisher explicada a continuación. Dadas las frecuencias marginales de la tabla de contingencia y asumiendo que las dos variables no están relacionadas, se utiliza la distribución hipergeométrica para calcular la probabilidad exacta de obtener frecuencias iguales o más desbalanceadas que las observadas (Sokal y Rohlf, 1995). Existen generalizaciones de esta prueba para más categorías y más variables, sin embargo, para las tablas de tres variables en este trabajo se optó por definir una variable compuesta a partir de otras dos y por la aplicación de la prueba de Fisher como si se tratara de una tabla de dos dimensiones.

Para medir la asociación entre variables cualitativas se utilizó el cociente de momios. Se estimaron las probabilidades de presencia y ausencia de un carácter en presencia y ausencia del otro. Cuando la frecuencia en todas las celdas de la tabla de contingencia fue ≥ 5 se estimaron los momios y su cociente a partir de estas probabilidades. El primer momio es el cociente de la probabilidad de que esté presente uno de los caracteres (p_1) entre la probabilidad de que esté ausente ($q_1=1-p_1$), esto en presencia del otro caracter involucrado. El segundo momio refiere a lo mismo, a la probabilidad de presencia de uno de los caracteres (p_2) respecto a la de su ausencia ($q_2=1-p_2$), pero en ausencia del otro carácter involucrado. De este modo, se puede calcular cuántas veces es más probable que una especie tenga traqueidas verdaderas al carecer de placa de perforación escalariforme en comparación con que no las presente ($p_1/[1-p_1]$). Igualmente, se puede calcular el momio de presentar traqueidas verdaderas si la especie tiene este tipo de placa en comparación con que no las presente ($p_2/[1-p_2]$). Al dividir estos dos momios se obtiene el llamado cociente de momios:

$$\psi = \frac{p_1 / (1 - p_1)}{p_2 / (1 - p_2)}$$

Esto aplicó para tablas con dimensiones 2x2. Cuando las tablas tuvieron dimensiones de 3x2, se calcularon los cocientes para dos de las subtablas y el de la tercera subtabla se obtuvo dividiendo los dos cocientes previos. Si se tienen los momios: $p_1/[1-p_1]$, $p_2/[1-p_2]$ y $p_3/[1-p_3]$ y los siguientes cocientes:

$$\psi_1 = \frac{p_1 / (1 - p_1)}{p_2 / (1 - p_2)} \quad \text{y} \quad \psi_3 = \frac{p_1 / (1 - p_1)}{p_3 / (1 - p_3)}$$

Entonces, es posible calcular el tercer cociente a partir de los anteriores:

$$\psi_2 = \frac{\psi_3}{\psi_1} = \frac{[p_1 / (1 - p_1)] / [p_3 / (1 - p_3)]}{[p_1 / (1 - p_1)] / [p_2 / (1 - p_2)]} = \frac{p_2 / (1 - p_2)}{p_3 / (1 - p_3)}$$

Algunas de las tablas de contingencia incluyeron tres variables, dos de ellas binarias y una con tres categorías. En estos casos, se construyeron tablas parciales de 3x2 para los dos niveles de una de las variables binarias y se calcularon cocientes de momios condicionales.

Cuando la frecuencia en las celdas fue ≥ 5 , se calculó un intervalo de confianza asintótico al 95% para el logaritmo natural del cociente de momios con la siguiente expresión:

$$\ln(\psi) \pm z_{0,975} \sqrt{\frac{1}{n_{11}} + \frac{1}{n_{12}} + \frac{1}{n_{21}} + \frac{1}{n_{22}}}$$

donde n_{ij} es el número de observaciones del renglón i , columna j . Posteriormente se calculó la exponencial del límite inferior y del límite superior para obtener un intervalo al 95% de confianza para la razón de momios.

Cuando alguna celda de la tabla de contingencia presento una frecuencia < 4 se calculó el intervalo de confianza exacto de Cornfield (Agresti, 2002) y no se obtuvieron probabilidades de éxito ni un estimador puntual del cociente de momios. El intervalo de confianza exacto de Cornfield se obtiene de la siguiente manera. Si se considera la siguiente tabla de contingencia:

	Éxito	Fracaso	Total
Éxito	X	n-X	n
Fracaso	t-X	m-t+X	m
Total	t	n+m-t	n+m

y la variable aleatoria X que se distribuye, al condicionar en las frecuencias marginales de la tabla, como una hipergeométrica no central:

$$P(X = j; \psi, n, m, t) = \frac{\binom{n}{j} \binom{m}{t-j} \psi^j}{\sum_{u=x_0}^{x_f} \binom{n}{u} \binom{m}{t-u} \psi^u} \quad (1)$$

donde $x_0 = \max \{0, t-m\} \leq j \leq x_f = \min \{n, t\}$ y $\psi \geq 0$. A partir de esta distribución, el nivel de significancia de la prueba de hipótesis $H_0: \psi = \psi^*$ vs. $H_1: \psi > \psi^*$ se calcula como:

$$\sum_{x=x_{obs}}^{x_f} P(X = x / n, m, t, \psi) \quad (2)$$

donde $P(X=x / n, m, t, \psi)$ está dado por la expresión (1) y x_{obs} es el valor observado de X. Análogamente, el nivel de significancia asociado a las hipótesis $H_0: \psi = \psi^*$ vs. $H_1: \psi < \psi^*$ se calcula como:

$$\sum_{x=x_0}^{x_{obs}} P(X = x / n, m, t, \psi) \quad (3)$$

Para la construcción de un intervalo de confianza exacto de Cornfield al 95% para ψ se utilizan las expresiones (2) y (3). El límite inferior (ψ_{11}) es aquel valor de ψ tal que la expresión (2) es igual a 0.025. El límite superior del intervalo es el valor de ψ_{s1} que satisface que la ecuación (3) es igual a 0.025. Es decir, el intervalo exacto de Cornfield es (ψ_{11}, ψ_{s1}) , donde los valores se obtienen por ensayo y error.

Otras medidas aplicadas a las tablas de contingencia, como la diferencia de proporciones y el riesgo relativo, no fueron incluidas ante la dificultad de su cálculo cuando se tienen celdas de muy baja frecuencia.

3.2.4. MODELOS LINEALES GENERALIZADOS Y REGRESIÓN LOGÍSTICA

El modelo de regresión logística pertenece a la familia de los llamados modelos lineales generalizados (MLG) que se caracteriza por lo siguiente (Kutner, *et al.*, 2005):

1. Y_1, Y_2, \dots, Y_n son respuestas independientes que siguen una distribución de probabilidad que pertenece a la familia exponencial, con un valor esperado $E\{Y_i\} = \mu_i$.
2. Hay un predictor lineal basado en variables predictivas $X_{i1}, X_{i2}, \dots, X_{ik}$, denotado por $X_i'\beta$:

$$X_i'\beta = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \dots + \beta_k X_{ik}$$

donde $i=1, \dots, n$; k =número total de covariables

3. Existe una función liga g que relaciona al predictor lineal y a la respuesta media:

$$X_i'\beta = g(\mu_i)$$

Los MLG pueden presentar varianzas no constantes σ_i^2 para las respuestas Y_i , pero la varianza σ_i^2 debe ser función de las variables predictivas a través de la respuesta media μ_i . Además del modelo logístico, los MLG también incluyen el modelo de regresión lineal con error normal, y los no lineales tipo exponencial y Poisson, entre otros. En la regresión logística, la función que liga el predictor lineal $X_i'\beta$ con la respuesta media $\mu_i = p_i$ es la transformación logit:

$$g(\mu_i) = g(p_i) = \ln\left(\frac{p_i}{1-p_i}\right) = X_i'\beta$$

En un modelo de regresión logística, la probabilidad $p(x)$ de éxito ($Y_i=1$) está dada por:

$$p_i = \frac{e^{X_i'\beta}}{1 + e^{X_i'\beta}}$$

con $X_i'\beta = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \dots + \beta_k X_{ik}$, $i=1, \dots, n$; k =total de covariables. Evaluando $1-p(x)$ se tiene que:

$$1 - p_i = \frac{1 + e^{X_i'\beta} - e^{X_i'\beta}}{1 + e^{X_i'\beta}} = \frac{1}{1 + e^{X_i'\beta}}$$

Entonces,

$$\frac{p_i}{1 - p_i} = \frac{e^{X_i'\beta} / (1 + e^{X_i'\beta})}{1 / (1 + e^{X_i'\beta})} = e^{X_i'\beta}$$

En consecuencia,

$$\ln \frac{p_i}{1 - p_i} = X_i'\beta = \beta_0 + \beta_1 X_{i1} + \dots + \beta_k X_{ik}$$

El *logit* (p_i) es lineal en sus parámetros y se relaciona con las covariables a la manera de una regresión lineal múltiple. A diferencia de p_i cuyo rango es de cero a uno, el logit es continuo y va de $-\infty$ a $+\infty$. La distribución de los errores está descrita por la distribución binomial, por lo que se utilizan métodos de máxima verosimilitud para ajustar una línea de regresión a los datos transformados con logit (Sokal y Rohlf, 1995).

Los coeficientes de regresión logística están directamente relacionados con el cociente de momios. Cuando la variable explicativa es dicotómica, su coeficiente estimado es $\hat{\beta} = \ln(\psi)$ y por lo tanto el cociente de momios es $\psi = e^{\hat{\beta}}$. Si la variable es continua, el cociente se obtiene de la misma manera y compara los momios a una unidad de distancia de la variable explicativa en cuestión, ajustada por el resto de las variables explicativas en el modelo.

Regularmente, los modelos de regresión logística pueden incluir variables explicativas categóricas y continuas. Como ya se ha mencionado, la tabulación de las variables categóricas de la base Carlquist-Hoekman resulta en celdas con muy pocas observaciones, lo que complicó incluir dichas variables categóricas en los modelos de regresión con variables continuas. Solamente en un caso fue posible hacer un modelo mixto, en todos los demás los modelos de regresión únicamente incluyen variables continuas. Se determinó si una variable fue relevante para una variable de respuesta determinada a partir de ajustes logísticos univariados. Se consideró importante si el nivel de significancia fue menor o igual a 0.25, tal y como lo sugieren Hosmer y Lemeshow (2000).

Para la comparación de modelos se utilizó la prueba del cociente de verosimilitudes. Con dicha prueba se comparan modelos anidados, determinando si un subconjunto de variables explicativas es significativamente distinto de cero. Se calculan los estimadores de máxima verosimilitud para el modelo “completo”:

$$p = \left[1 + e^{-X' \beta_F} \right]^{-1}$$

donde $X' \beta_F = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_k X_k$ y se evalúa la función de verosimilitud $L(\beta)$ para este modelo ($L(S)$). Interesa probar las hipótesis $H_0 : \beta_q = \beta_{q+1} = \dots = \beta_k = 0$ y H_a : no todas las β_z en H_0 son iguales a cero. Igualmente, se calculan los estimadores de máxima verosimilitud para el modelo “reducido”:

$$p = \left[1 + e^{-X' \beta_R} \right]^{-1}$$

donde $X' \beta_R = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_{q-1} X_{q-1}$ y se evalúa la función de verosimilitud para este modelo con q parámetros ($L(R)$). El estadístico de prueba para la prueba de cociente de verosimilitudes (G^2) tiene la siguiente forma:

$$G^2 = -2 \ln \left[\frac{L(R)}{L(F)} \right] = -2 [\ln L(R) - \ln L(F)]$$

Si la muestra es suficientemente grande, G^2 se distribuye como χ^2 con $(k-q)$ grados de libertad.

Para evaluar la bondad de ajuste, se utilizó la prueba de Hosmer y Lemeshow (2000), quienes proponen una prueba basada en el agrupamiento de los datos en c clases con valores ajustados

similares (\hat{p}_i), con aproximadamente el mismo número de casos en cada clase. El agrupamiento también puede hacerse utilizando los valores logit ajustados ($\hat{p}_i = X_i' \hat{\beta}$) y usualmente se forman de 5 a 10 clases. El estadístico de la prueba de Hosmer y Lemeshow se calcula con la estadística χ^2 sobre una tabla $c \times 2$ de frecuencias esperadas y observadas y se distribuye como una χ^2 con $(c-2)$ grados de libertad.

Como descripción de la capacidad discriminatoria del modelo se utilizó el área bajo la curva ROC (Hosmer y Lemeshow, 2000). Dicha área toma valores de cero a uno y es una medida de la habilidad del modelo para discriminar entre los sujetos que experimentan la presencia de la característica estudiada de aquellos que presentan la ausencia.

Si la muestra es suficientemente grande, es posible aplicar la llamada prueba de Wald sobre los parámetros individuales. Con esta prueba se determinó si el coeficiente es significativamente distinto de cero y por tanto si la variable tiene efecto en el modelo en cuestión. El juego de hipótesis a probar es $H_0: \beta_i=0$ y $H_a: \beta_i \neq 0$, y el estadístico de prueba es el siguiente:

$$z^* = \frac{\hat{\beta}_i}{s(\hat{\beta}_i)}$$

donde $s(\hat{\beta}_i)$ es la desviación estándar del estimador $\hat{\beta}_i$, con $i=1, \dots, k$. El estadístico z^* se distribuye asintóticamente como una normal y en ocasiones se utiliza $(z^*)^2$ con lo que la prueba se basa en una distribución χ^2 con un grado de libertad.

También se utilizaron gráficos de residuos de la devianza para analizar qué tan adecuado es el modelo ajustado. Se calcularon dichos residuos a partir de la siguiente expresión (Kutner, *et al.*, 2005) misma que es positiva cuando $Y_i \geq \hat{p}_i$ y negativa cuando $Y_i < \hat{p}_i$:

$$d_i = \pm \sqrt{-2[Y_i \ln(\hat{p}_i) + (1 - Y_i) \ln(1 - \hat{p}_i)]}$$

Adicionalmente se calculó una estadística que examina el efecto de eliminar los sujetos con un patrón particular de covariables sobre el valor de los coeficientes estimados y sobre las medidas de ajuste del modelo (Hosmer y Lemeshow, 2000). Se entiende por patrón de covariables un único conjunto de valores para las covariables en el modelo. Esta estadística es similar a lo que en regresión lineal se conoce como distancia de Cook y fue calculada para detectar datos influyentes en los modelos ajustados. Se obtiene de la siguiente manera:

$$\Delta \mathbf{b}_j = (\mathbf{b} - \mathbf{b}_{(j)})' (\mathbf{X}' \mathbf{V} \mathbf{X}) (\mathbf{b} - \mathbf{b}_{(j)}) = r_j^2 h_j / (1 - h_j)^2$$

donde \mathbf{b} son los estimadores de máxima verosimilitud calculados con los J patrones de covariables, $\mathbf{b}_{(j)}$ son estos mismos estimadores calculados sin las m_j observaciones con el patrón \mathbf{x}_j , \mathbf{X} es la matriz con los J patrones de covariables de los datos observados para las k covariables, \mathbf{V} es la matriz de covarianza estimada de \mathbf{b} , r_j es el residuo de Pearson basado en las observaciones con patrón \mathbf{x}_j , y por último, h_j es el elemento diagonal j -ésimo de la matriz $\mathbf{H} = \mathbf{V}^{1/2} \mathbf{X} (\mathbf{X}' \mathbf{V} \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}' \mathbf{V}^{1/2}$.

Se exploraron diversas transformaciones para las variables continuas y se reportan aquellas que resultaron significativas, aunque no fueron consideradas en los modelos con el fin de simplificar

la interpretación. También se examinaron las posibles interacciones entre variables y únicamente una fue significativa y no fue considerada por no tener relevancia biológica y por complicar la interpretación.

Finalmente, también se realizaron pruebas de Mann-Whitney para comparar la distribución de una variable ordinal o cuantitativa en dos grupos, pues los datos en cuestión no presentaban una distribución normal. En general, esta prueba consiste en lo siguiente: para cada observación en una muestra se cuenta el número de observaciones en la otra muestra que tiene un valor menor, en caso de empates se añade un 0.5. La suma de estos valores se denota como C y se obtiene el estadístico de prueba $U_s = \max\{C, n_1 n_2 - C\}$, donde n_1 y n_2 corresponden a los tamaños muestrales. Cuando no hay empates y cuando n_1 o n_2 es mayor a 20, se calcula el siguiente estadístico de prueba. El nivel de significancia se calcula con base en la distribución normal estandarizada.

$$t_s = \frac{(U_s - \frac{n_1 n_2}{2})}{\sqrt{\frac{n_1 n_2 (n_1 + n_2 + 1)}{12}}}$$

La estadística descriptiva, los ajustes de regresión logística y cálculos de cocientes de momios asintóticos fueron obtenidos con Stata (v.8.0). Para los cocientes de momios de tablas con bajas frecuencias no se obtuvo un estimador puntual, pero se reportan intervalos de confianza exactos calculados con LogXact (v.5.0.1).

4. RESULTADOS

4.1. LA APLICACIÓN ESTADÍSTICA EN LA ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA

Los trabajos con un enfoque propiamente estadístico se limitan a los de Burley y Miller (1982) y Rendle y Clarke (1934), que ya han sido mencionados. Otros discuten cuestiones estadísticas particulares citadas y discutidas en diferentes puntos de esta sección y las siguientes. Existen publicaciones con fuerte contenido estadístico orientadas a conocer los patrones de variación de especies de interés comercial como pinos y eucaliptos. Sin ser comparados, estos estudios son útiles para contrastar las prácticas estadísticas de la anatomía comparada de angiospermas con aquellas de áreas de explotación forestal, por lo que serán citados más adelante.

Los resultados de la revisión de publicaciones se resumen en el Cuadro 2 si el objetivo es taxonómico o sistemático (10 publicaciones), y en el Cuadro 3 si la pregunta es de tipo ecológico (15 publicaciones). Un número mayor de artículos fue revisado, especialmente trabajos de índole taxonómica, pero sus técnicas y procedimientos no difieren sustancialmente de los ya incluidos en los cuadros. No se detectó ninguna tendencia temporal hacia el incremento de la complejidad o el número de técnicas estadísticas aplicadas. Estas se relacionan más con el tipo de estudio y con el autor o grupo de trabajo al que éste pertenece. En cuanto al enfoque, se detecta un incremento en los trabajos sistemáticos.

4.1.1. ORIGEN DEL MATERIAL Y MUESTREO

Las muestras para los estudios anatómicos provienen principalmente de xilotecas, en segundo lugar de ejemplares de herbario y en tercero de muestreos en plantas silvestres, cultivadas o conservadas en jardines botánicos. Las colecciones de laminillas son una fuente importante de material, sobre todo para estudios que abarcan muchos taxones (p.e. estudios anatómicos de floras o familias completas). Dada la escasez de trabajos anatómicos, la literatura es una fuente de información a la que se recurre muy poco.

Puede verse en los Cuadros 2 y 3 que los trabajos que incluyen muestreos son muy escasos. La mayor parte de la información anatómica viene de muestras disponibles (colecciones como xilotecas y herbarios). Las colecciones son particularmente importantes en estudios de muchas especies, como el de Jansen *et al.* (2002). Su estudio anatómico de la familia Rubiaceae incluye 180 muestras, todas ellas de colecciones con un 33% proveniente de ejemplares de herbario y el resto de xilotecas. Un alto porcentaje corresponde a ramas y hay un reporte del diámetro de la muestra. Muchos autores hacen lo mismo por la correlación positiva entre el diámetro de la planta y las dimensiones celulares, p.e. la longitud de los elementos de vaso (Carlquist, 1992).

Cuando la investigación incluye numerosas especies, como en el ejemplo anterior, se muestrea más extensiva que intensivamente. Los autores hacen muestreos amplios y descuidan el muestreo al interior de las especies e incluso de los individuos. En la mayoría de los casos, no se superan los tres individuos analizados y la generalidad es una sola muestra por especie. Uno de los estudios alcanza un tamaño muestral de 17 individuos, pero se estudia únicamente una especie (Arias y Terrazas, 2001). El estudio que incluye una gimnosperma (Herman *et al.*, 1998) considera 40 individuos, aunque las mediciones están automatizadas. Muchos estudios ni siquiera reportan un tamaño de muestra.

Cuando el material se obtiene de plantas vivas, no suele comentarse la forma en que se toman las muestras. De cuando se comenta, se puede concluir que los autores toman la muestra de la base de los tallos, aunque no se aclara la cara del tronco de donde se toma cuando éste está inclinado.

Una vez que se tienen las preparaciones para observación al microscopio, los anatomistas tienden a medir 25 células, en ocasiones el muestreo se amplía a 30 o incluso a 100 ó 200 observaciones (ver Cuadro 2 y 3). Las 12500 a 15000 mediciones de Herman *et al.* (1998) se explican por la automatización de los métodos y el interés en mediciones precisas por motivos de explotación.

Se ha sugerido un muestreo preliminar para determinar el número y la distribución de las muestras necesarias para alcanzar una precisión aceptable (Burley y Miller, 1982). En el trabajo de Van den Oever *et al.* (1981) se hace algo similar calculando la desviación estándar de la longitud de elementos de vaso en muestras de tamaño creciente. Encuentran que con más de 25 observaciones la desviación estándar decrece muy poco. Ningún otro trabajo hace un muestreo preliminar para conocer el número de observaciones necesario o recomendable.

La forma en que se toman las 25 o más observaciones en las laminillas es regularmente desconocida. No hay un muestreo sistemático de campos en el microscopio. Para conocer el número de vasos por mm^2 , la IAWA recomienda medir al menos cinco campos, de preferencia diez, de “tamaño adecuado” conforme al diámetro de los vasos y su distribución. En otros casos se hacen transectos (Olson, *com. pers.*). Se ha sugerido medir los vasos más grandes para conocer su diámetro promedio (Miller, 1981), con lo que se sesga dramáticamente la muestra.

4.1.2. ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA Y OTROS ANÁLISIS

En lo que se refiere a las medidas de tendencia central, la media es la preferida por casi todos los autores. No obstante, algunas posiciones del área de identificación de maderas sugieren el uso de clases dada “la falsa impresión de precisión que puede dar un promedio al incluir células diminutas con poco valor diagnóstico” (Chattaway, 1932). Solamente uno de los trabajos acompaña la media de intervalos de confianza y se trata de un artículo con fuerte contenido estadístico (Herman *et al.*, 1998).

Casi todos los trabajos ignoran la distribución de los datos, por lo que la discusión sobre alternativas a la media (como la mediana o la moda) no es frecuente. Incluso si hay bimodalidad (dimorfismo celular), la media es preferida por encima de otras estadísticas (Carlquist, 2003), aunque también se ha recomendado separar el análisis cuando hay dos o más clases de tamaño (Chattaway, 1932; Carlquist, 2001). El dimorfismo en vasos ha sido reportado varias veces, especialmente en especies desérticas (Fahn *et al.*, 1986) y también se encuentra en otros tipos celulares (p.e. fibras). Sin embargo, no se especifica cómo se determina su presencia. Es un rubro incluido en la lista de la IAWA al describir los elementos de vaso y su reconocimiento pareciera tan preciso que existe la categoría “pobrementemente desarrollado” para el carácter “dos clases de tamaño” (Baas *et al.*, 1983).

Los artículos presentan regularmente cuadros de resultados con la media, mas pueden reportar también el intervalo y en pocos casos la desviación y el error estándar. Una variante, recomendada originalmente por Chattaway (1932), es incluir el intervalo más frecuente y los extremos más raros y ha sido retomada en algunos trabajos. Esto es más informativo que un simple intervalo, pues da cierta idea de la distribución de los datos. Vales y Babos (1977) utilizan como intervalo más frecuente aquel con una frecuencia del 50% o mayor. Otra alternativa al intervalo calculado a partir de los extremos es utilizar la media con la suma y resta de tres veces la desviación estándar (Chalk y Chattaway, 1935).

Cuadro 2. Resumen de las características de las publicaciones con orientación sistemática y taxonómica

Referencia	Objetivo		Origen material				Tipo y escala de variables anatómicas					Estadística descriptiva				Análisis estadístico			#Obs	#Ind /sp	Lista caract.
	Búsq sin	Disc tax	Mue	Xil	Her	Otro	Nom	Ord	Con	Ord (cont)	Cont	Med	Ran	D.e.	Otro	Anova	Mult	Sup			
Vales y Babos, 1977		X	X				X	X	X		X	X	X	X	R			N	30-100	1	-
Van Vliet, 1979		X		X	X		X	X	X	X	X	X	Xm						25 (5)	1.3	-
Van den Oever <i>et al.</i> , 1981		X		X			X	X	X		X	X	Xm	X			X	N	25 (5)	2.3	-
Carlquist, 1991		X		X			X	X	X		X	X	X						25, T	?	C
Carlquist, 1992		X	X	X	X	C	X	X	X		X	X	X						20-25	1.6	C
Carlquist <i>et al.</i> , 1993		X		X		P	X	X	X		X	X	X						25, T	?	C
Sidisaya y Baas, 1998		X		X			X	X	X	X	X	X	X	X		X			25	>1	I
Noshiro y Baas, 1998	X	X		X	X		X	X	X		X		Xm						30-200	>3	I
Jansen <i>et al.</i> , 2002	X			X	X	L	X		X				X						?	?	I
Carlquist, 2003	X	X		X	X		X		X		X	X							25	1	C

Objetivo: Búsq sin=búsqueda de sinapomorfias, Disc tax=discusión taxonómica; *Origen del material:* Mue=muestreo, Xil=xiloteea, Her=herbario, Otro: P=colección de preparaciones, L=literatura, C=muestreo sobre plantas cultivadas o en jardín botánico; *Tipo y escala de variables anatómicas:* Nom=nominal, Ord=ordinal, Con=conteos, Ord (cont)=variable continua en escala ordinal, Cont: continua; *Estadística descriptiva:* Med=media, Ran=rango (X=rango muestral, Xm=rango de medias cuando se mide más de un individuo), D. e.=desviación estándar. Otro: R=rango más frecuente; *Análisis estadístico:* t=pruebas de t, Mult=análisis multivariado, Sup=pruebas de verificación de supuestos (N: Normalidad); *#Obs*=número de observaciones por variable (T=condición celular representativa, ()=número de campos para variables expresadas en frecuencia), *#Ind/sp*=número de individuos/muestras observadas por especie (ver Material y Método); *Lista caracteres:* C=lista de Carlquist (1988), I=lista de la IAWA (1989); -=no aplica; ?=desconocido.

Cuadro 3. Resumen de las características de las publicaciones con orientación ecológica

Referencia	Objetivo		Origen material				Tipo y escala de variables anatómicas					Tipo y escala de variables ambientales/hábito				Estadística descriptiva			
	Corr amb	Corr háb	Mue	Xil	Her	Otro	Nom	Ord	Con	Ord (cont)	Cont	Nom	Ord	Ord (cont)	Cont	Med	Ran	D.e.	Otros
Van der Graaff y Baas, 1974	X			X			X	X	X	X	X			X		X	X		
Van Vliet, 1979	X	X		X	X		X		X	X	X	X	X			X	Xm		
Van den Oever <i>et al.</i> , 1981	X			X			X		X		X			X	X	Xm	X		
Baas <i>et al.</i> , 1983	X				X	P	X	X	X	X	X	X	X			X	X		
Carlquist, 1984	X						X		X				X			X			
Carlquist y Hoekman, 1985	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X				X			
Fahn <i>et al.</i> , 1986	X			X			X	X	X		X	X				X	X		
Carlquist <i>et al.</i> , 1993	X			X			X		X	X	X								
Sidisaya y Baas, 1998	X			X					X	X	X	X				X		X	
Herman <i>et al.</i> , 1998	X		X						X		X	X				Xp			Xe, Xi
Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000	X						X			X		X		X					
Arias y Terrazas, 2001	X		X								X				X	X	X		Xe
Olson y Carlquist, 2001	X	X	X						X		X	X				X	X		
Alves y Angyalossy-Alfonso, 2002	X						X	X	X	X		X		X		?			
Carlquist, 2003	X	X		X	X		X		X		X	X	X			X			

Cuadro 3 (cont.). Resumen de las características de las publicaciones con orientación ecológica

Referencia	Análisis estadísticos							#Obs	#Ind/sp	Lista caract.
	t	Anova	Regresión	Correlación	Asociación	Supuestos	Otros			
Van der Graaff y Baas, 1974								25 (5)	1? y 8	I
Van Vliet, 1979								25 (5)	1.3	-
Van den Oever <i>et al.</i> , 1981			X	X, Xp		N		25 (5)	2.3	I
Baas <i>et al.</i> , 1983	X	X						25, T	1	I
Carlquist, 1984								?	?	-
Carlquist y Hoekman, 1985	X							20	1?	C
Fahn <i>et al.</i> , 1986								25	1-2	I
Carlquist <i>et al.</i> , 1993								25, T	1	C
Sidisaya y Baas, 1998		X		Xp				25	>1	I
Herman <i>et al.</i> , 1998		Xr		X, Xa			X	12500-15000	40	-
Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000					X, Xm, Xc			25	1.4	I
Arias y Terrazas, 2001			Xm	X		N		50(50)	17	I
Olson y Carlquist, 2001		X						50-100	2-3	C
Alves y Angyalossy-Alfonso, 2002					X, Xm, Xc			25	1.4	I
Carlquist, 2003								25	1	C

Objetivo: Corr amb=correlaciones con ambiente, Corr háb=correlaciones con hábito; *Origen del material:* Mue=muestreo, Xil=xiloteca, Her=herbario, Otro: P=colección de preparaciones; *Tipo y escala de variables anatómicas:* Nom=variable cualitativa en escala nominal, Ord=variable cualitativa en escala ordinal, Con=conteos, Ord (cont)=variable continua en escala ordinal, Cont=variable continua; *Tipo y escala de variables ambientales/hábito:* Nom=variable cualitativa en escala nominal, Ord=variable cualitativa en escala ordinal, Ord (cont)=variable continua en escala ordinal, Cont=variable continua; *Estadística descriptiva:* Med=media (Xp=media ponderada), Ran=rango (X=rango muestral, Xm=rango de medias cuando se mide más de un individuo), D. e.=desviación estándar. Otro: Xe=error estándar, Xi=intervalo de confianza; *Análisis estadístico:* t=pruebas de t, Anova=análisis de varianza (X=análisis de varianza, Xr=análisis de varianza para mediciones repetidas), Regresión=análisis de regresión (X=análisis de regresión lineal simple, Xm=análisis de regresión múltiple), Correlación=análisis de correlación (X=correlación de Pearson, Xc=análisis de correlaciones parciales, Xa=análisis de autocorrelación), Asociación=análisis de asociación (X=ji-cuadrada, Xm=cociente de verosimilitud, Xp=residuos de Pearson), Sup=pruebas de verificación de supuestos (N: Normalidad), Otros=Otro tipo de análisis estadístico (A=ajuste no lineal); *#Obs*=número de observaciones por variable (T=condición típica, ()=número de campos para variables expresadas en frecuencia), *#Ind/sp*=número de individuos o muestras observadas por especie (ver Material y Método); *Lista caracteres:* C=lista de Carlquist (1988), I=lista de la IAWA (1989); -=no aplica; ?=desconocido.

En algunos artículos los máximos adquieren mucha relevancia. La conducción en un vaso, considerándolo un capilar ideal, escala con la cuarta potencia del radio de los elementos de vaso, por lo que el diámetro máximo de estas células da información funcional de la madera (Baas *et al.*, 1983). En general, para las descripciones anatómicas de la madera (enfoque taxonómico) es muy importante el reporte de los intervalos. No obstante, los extremos son poco informativos para algunos autores al deberse principalmente al azar (p.e. Carlquist, 2001).

Las representaciones gráficas de los datos se restringen a gráficos de barras, diagramas de pay y de dispersión. En algunos casos hay también diagramas de cajas y bigotes, pero esto no es habitual, al igual que tampoco son frecuentes los histogramas. La inclusión de estos últimos no garantiza de ningún modo una discusión sobre la distribución de los datos.

Otro tipo de análisis estadístico (pruebas de hipótesis y modelos) es muy limitado. La mayor parte de los trabajos realizan comparaciones informales de medias sin considerar ningún elemento de variabilidad, y mucho menos la distribución de los datos. Algunas comparaciones se realizan observando el traslape de intervalos en gráficas. Cuando se aplica estadística inferencial, prácticamente se ignoran los supuestos de las pruebas. La estadística aplicada es variable de acuerdo a las preguntas a contestar, por lo que se profundiza según el enfoque en las siguientes secciones.

4.1.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS EN ESTUDIOS CON ENFOQUE SISTEMÁTICO/ TAXONÓMICO

El Cuadro 2 muestra que son muy pocos los trabajos sistemático/taxonómicos que presentan alguna prueba estadística. Las mismas se restringen a comparaciones entre medias a partir de pruebas de t de Student y análisis de varianza, usualmente sin verificación de supuestos. Son numerosas las comparaciones directas de los valores medios y/o los rangos (usualmente a partir de gráficas). Un ejemplo de esto es la comparación de las medias 619 μm y 697 μm sin considerar variabilidad, aún cuando los rangos muestrales son bastante amplios (p.e. 406 a 1167 μm en el segundo caso) (Carlquist, 1989 y 1992).

El análisis multivariado ha sido utilizado en anatomía de madera para buscar estructura en las matrices de datos taxonómicos y formar agrupaciones con fines fenéticos (Koek-Norman y Hogeweg, 1974; Hogeweg y Koek-Norman, 1975; Koek-Norman, *et al.*, 1979). Esta aplicación ha sido frecuente en taxonomía utilizándose ampliamente el análisis de componentes principales (Sneath y Sokal, 1973).

Un trabajo taxonómico típico incluye la observación de una o dos muestras de madera para formular una descripción que tipifique una especie, y utiliza la metodología explicada para el registro de las observaciones. Las descripciones incluyen intervalos para la mayoría de las variables o únicamente promedios y no especifican las condiciones ecológicas de donde proviene(n) la(s) muestra(s). Aún así se hacen generalizaciones para toda la especie e incluso extrapolaciones a todo el género, e incluso a la familia.

4.1.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS EN ESTUDIOS CON ENFOQUE ECOLÓGICO

Las técnicas estadísticas en estos estudios son más variadas y abarcan pruebas de t y modelos lineales (análisis de varianza y regresión lineal simple y múltiple). Puesto que el objetivo en este caso es explorar las correlaciones entre la anatomía y las características ambientales y/o el hábito de la planta, los análisis de asociación y correlación cobran gran importancia (ver Cuadro 3).

Estos estudios se concentran en caracteres anatómicos cuantitativos. Cuando se agrupan especies de acuerdo al hábito o a alguna variable ambiental medida en escala nominal, se realizan típicamente análisis de varianza. En el caso en que las variables ambientales, al igual que las anatómicas, son de tipo continuo se aplica usualmente un análisis de correlación y/o regresión. Existe la tendencia a convertir las variables ambientales de naturaleza continua en variables cualitativas en escalas nominales u ordinales, con la consiguiente pérdida de información.

No hay verificación de supuestos al realizar las pruebas y es usual encontrar análisis de varianza con un número muy bajo de observaciones. Al igual que en los trabajos sistemático/taxonómicos, las comparaciones informales entre medias y entre intervalos son habituales cuando se trata de caracteres continuos. Estas prácticas son más comunes para caracteres anatómicos en escala nominal y ordinal. En estos casos hay un registro de la presencia/ausencia reiterada de caracteres para terminar con un cálculo de porcentajes.

El coeficiente de correlación de Pearson es muy usado para reflejar la asociación entre características anatómicas cuantitativas, y entre éstas y las ambientales, también de naturaleza cuantitativa. Para caracteres cualitativos se rastrea la asociación a partir de la presencia/ausencia reiterada de un carácter bajo ciertas condiciones ambientales, pero casi nunca hay cálculo de medidas de asociación. En un trabajo anatómico clásico, Carlquist (1984) resume su conocimiento en este campo al establecer grupos que reflejan asociaciones entre más de dos caracteres cualitativos de la madera y en algunos casos incluyendo en las asociaciones caracteres ambientales con escala nominal y ordinal. Dichas asociaciones se fundamentan básicamente en su experiencia en el área.

Existe solamente un par de trabajos que abordan asociaciones con técnicas que incorporan la significancia estadística. Ambos pertenecen a los mismos autores (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000 y 2002) y miden la asociación entre variables anatómicas y ambientales cualitativas a partir de pruebas de ji-cuadrada y cociente de verosimilitudes, seguidas del análisis de residuos de Pearson.

4.1.5. CONVENCIONES EN LOS TRABAJOS ANATÓMICOS

En un intento de estandarizar los métodos en anatomía de la madera, la mayoría de los trabajos toman como base la lista de la IAWA (ver Cuadro 2 y 3). No obstante, hay modificaciones como resultado de las características particulares de la madera del grupo de plantas en cuestión. En general, se reportan las medias, y en ocasiones también los intervalos, de las variables continuas y las discretas que implican conteos, independientemente lo sugerido por la IAWA.

En cuanto al número de observaciones, se sigue la convención de 25 en la mayor parte de los trabajos, pero algunos llegan a medir 100 ó 200 células. La presencia de variables de naturaleza continua categorizadas (ver Cuadro 2 y 3) es resultado de las sugerencias de la lista de la IAWA.

4.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN

La base de datos original contiene 207 especies y todas fueron analizadas en este trabajo. El trabajo de Carlquist y Hoekman (1985) fue incluido en la revisión de artículos anatómicos de la primera sección, por lo que otras características importantes pueden consultarse en el Cuadro 3. La base original no contiene datos faltantes, excepto para la variable Hábitat (HI), con 16 casos, todos ellos con forma de vida herbácea. Las 181 especies restantes se reparten de forma desbalanceada entre las once categorías de HI, resultando en ambientes con muy pocas observaciones, p.e. "parásita" con una sola observación, "bosques" con únicamente tres, "halófito" con cuatro y "riparia" con ocho. No fue posible colapsar las categorías y formar una clasificación alternativa, lo que aunado a los datos faltantes, llevó a la decisión de eliminar HI del análisis.

El Cuadro 4 y la Figura 2 muestran las estadísticas descriptivas y la distribución de las variables continuas para la presencia y ausencia de las variables de respuesta. En el caso de la traqueida verdadera (Cuadro 4b, Figura 2a, b y c), la tendencia central de todas las variables adopta valores diferentes en su presencia respecto de su ausencia. Esto también ocurre para las variables V/M y VD cuando se analiza la presencia y ausencia de traqueidas vasicéntricas (Cuadro 4a, Figura 2a y b), y para V/M y VL en el caso de traqueidas vasculares (Cuadro 4c, Figura 2a).

Existen datos extremos para todas las variables localizados en el extremo superior de las cajas y sus bigotes. Este fuerte sesgo a la derecha en la distribución se fortalece para el agrupamiento de vasos (V/G). Para V/M y V/G el dato más extremo es *Romneya coulteri*, mientras que el más alto valor de VD corresponde a la liana *Vitis girdiana*. En general, puede decirse que las especies tienden a concentrarse en valores bajos para todas las variables anatómicas continuas.

Cuadro 4. Estadística descriptiva para las variables continuas según la presencia y ausencia de (a) traqueida vasicéntrica (I), (b) verdadera (T) y (c) vascular (A). Me=mediana, Mín=mínimo, Máx=máximo, s=desviación estándar, n=número de observaciones.

(a)

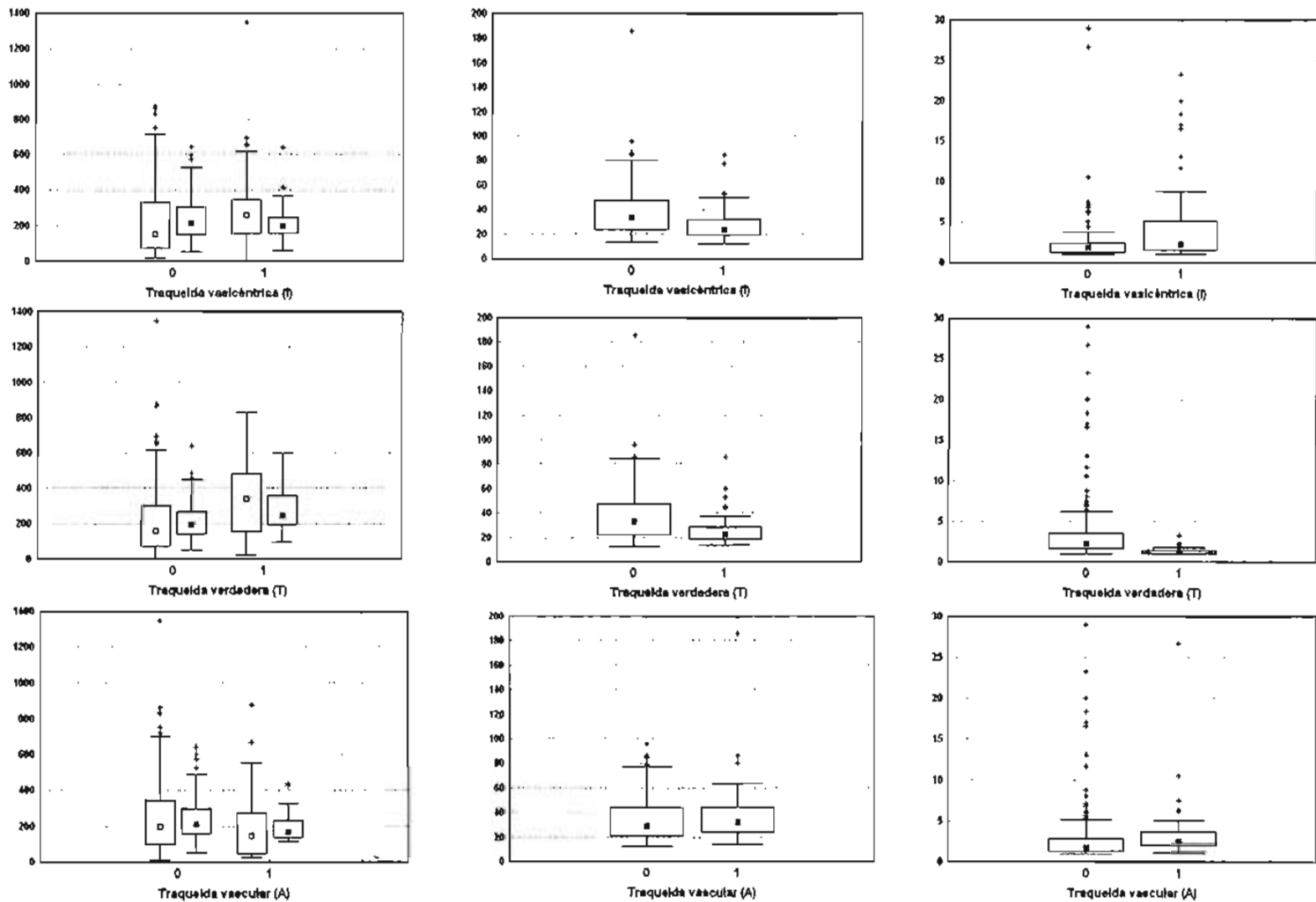
	I=ausente, n=138					I=presente, n=69				
	Media	Me	Mín	Máx	s	Media	Me	Mín	Máx	s
Vasos por mm ² (V/M)	233.6	150.5	20.10	875.0	206.8	285.8	259.0	10.80	1350.0	214.4
Diámetro elementos vaso (VD)	38.7	33.5	13.70	186.0	21.9	28.2	23.3	12.50	84.5	14.0
Longitud elementos vaso (VL)	243.6	214.0	53.10	643.0	117.3	212.3	199.0	61.90	641.0	92.0
Número vasos por grupo (V/G)	2.6	1.9	1.00	29.0	3.4	6.4	2.2	1.00	150.0	18.2

(b)

	T=ausente, n=158					T=presente, n=49				
	Media	Me	Mín	Máx	s	Media	Me	Mín	Máx	s
Vasos por mm ² (V/M)	215.6	158.5	10.80	1350	197.0	365.1	341.0	20.10	831.0	213.2
Diámetro elementos vaso (VD)	37.9	32.7	12.50	186	21.3	26.4	22.4	13.70	85.7	13.0
Longitud elementos vaso (VL)	218.3	195.0	53.10	643	101.9	281.1	247.0	95.20	599.0	123.2
Número vasos por grupo (V/G)	4.6	2.2	1.00	150	12.5	1.3	1.2	1.00	3.3	0.4

(c)

	A=ausente, n=180					A=presente, n=27				
	Media	Me	Mín	Máx	s	Media	Me	Mín	Máx	s
Vasos por mm ² (V/M)	258.5	200.0	10.80	1350	209.9	200.6	147.0	24.1	875.0	209.8
Diámetro elementos vaso (VD)	34.1	29.0	12.50	95	17.2	42.7	32.1	14.4	186.0	33.7
Longitud elementos vaso (VL)	238.5	213.5	53.10	643	112.7	197.6	167.0	111.0	438.0	85.9
Número vasos por grupo (V/G)	3.8	1.8	1.00	150	11.6	4.1	2.6	1.1	26.7	5.0



(a) □ V/M, ■ VL

(b) VD

(c) V/G

Figura 2. Gráficas de caja y bigotes para las variables continuas: (a) número de vasos por mm^2 (V/M) y longitud promedio de elementos de vaso (VL), (b) diámetro promedio de elementos de vaso (VD), número promedio de vasos por grupo (V/G) sin *Romneya coulteri* (VG=150). El punto medio de la caja corresponde a la mediana, los extremos a los cuartiles y los bigotes al rango sin considerar los datos extremos y atípicos (+), 0=ausente, 1=presente.

La correlación expresada por el coeficiente de correlación de Pearson es débil pero significativa para el número de vasos por mm^2 (V/M) y el diámetro promedio de los elementos de vaso (VD) (Cuadro 5). La magnitud de la correlación se incrementa notablemente al considerar el coeficiente de Spearman, pues la relación entre V/M y VD es no lineal, tal y como se aprecia en la Figura 3. Se destacan nuevamente las especies *Vitis girdiana* y *Romneya coulteri* como datos atípicos, la primera, una liana, tiene un valor extremo en el diámetro de los elementos de vaso (típico del hábito lianescente), y la segunda, un arbusto con una densidad de elementos de vaso muy elevada.

La otra correlación relevante ocurre entre V/M y el número promedio de vasos por grupo (V/G) y sólo es significativa si se calcula con el coeficiente de Pearson. En general, como no se puede hablar de correlaciones fuertes, no se esperan problemas de colinealidad en los modelos.

Cuadro 5. Matrices de correlación para las variables continuas. Se resalta lo significativo a un nivel $\alpha=0.05$. Se reportan los coeficientes de correlación de Pearson y entre paréntesis los de Spearman.

	Vasos por mm^2 (V/M)	Diámetro elementos de vaso (VD)	Longitud elementos de vaso (VL)
Diámetro de elementos de vaso (VD)	-0.540 (-0.746)		
Longitud elementos de vaso (VL)	-0.133 (-0.133)	0.099 (0.101)	
Número vasos por grupo (V/G)	0.437 (0.120)	-0.110 (-0.072)	-0.042 (-0.213)

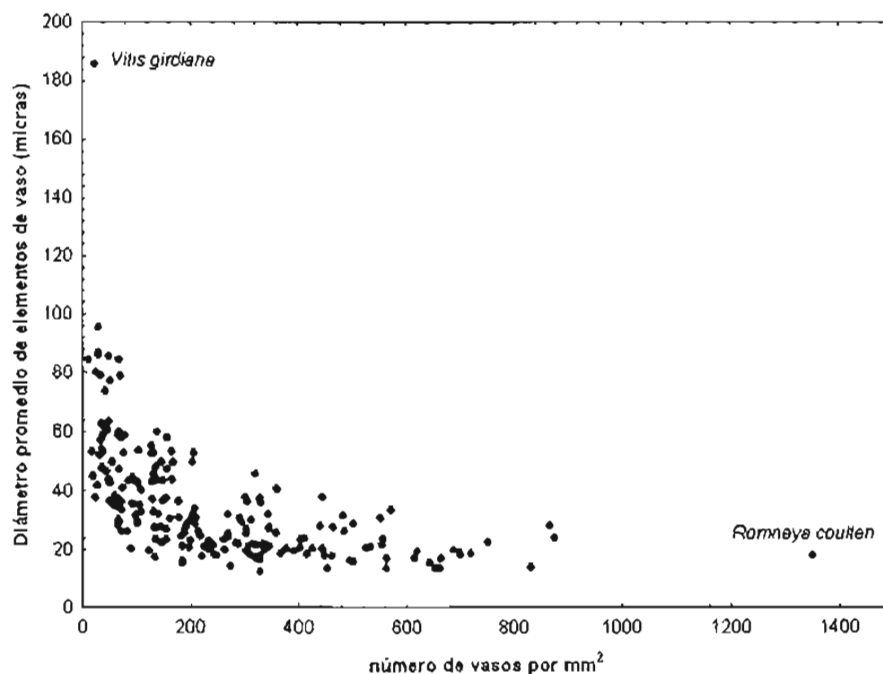


Figura 3. Relación entre el diámetro promedio de elementos de vaso (VD) y el número de vasos por mm^2 (V/M).

El Cuadro 6 muestra cómo se distribuyen las especies de acuerdo a sus valores de I, T y A. Salta a la vista que la presencia de estas células es mutuamente excluyente. Sin embargo, hay que recordar que A tiene problemas de codificación en la base original y que en la realidad puede presentarse conjuntamente con I. T e I sí son mutuamente excluyentes, relación que ha fundamentado la hipótesis de que representan estrategias alternativas para la conducción cuando surgen problemas en los vasos (embolismos o cavitación). Por la discriminación perfecta (real o no) entre los tres tipos de traqueidas, I, T y A no son incluidas como covariables en ninguno de los modelos.

Cuadro 6. Clasificación de las especies de acuerdo a las variables de respuesta.

Traqueida vasicéntrica (I)	Traqueida vascular (A)	Traqueida verdadera (T)		Total
		Ausencia	Presencia	
Ausencia	Ausencia	62	49	111
Ausencia	Presencia	27	0	27
Presencia	Ausencia	69	0	69
Presencia	Presencia	0	0	0
Total		158	49	207

Un 53.6% (111/207) de las especies carecen de A y de I, y únicamente un 23.7% (49/207) presenta T, lo que significa que cerca del 30% (62/207) de las plantas en el estudio no presenta ningún sistema subsidiario de conducción y únicamente conduce agua con los vasos. La presencia de I es más frecuente que la del resto de las traqueidas con un 33.3% (69/207), seguida de T con 23.7% (49/207) y finalmente A es la menos abundante con únicamente un 13% (27/207). Colapsando dos de las variables, se obtiene la siguiente tabla (Cuadro 7), cuyo nivel de significancia para la prueba exacta de Fisher refiere fuerte asociación.

Cuadro 7. Clasificación de las especies según sus valores para la traqueida verdadera (T) y la traqueida vasicéntrica (I) y vascular (A), y nivel de significancia para la prueba exacta de Fisher.

Traqueida vascular (A)	Traqueida verdadera (T)		Total
	Ausencia	Presencia	
Ausencia de A e I	62	49	111
Presencia de A ó I	96	0	96
Total	158	49	207
Prueba exacta de Fisher		$p < 0.001$	

Los niveles de significancia de las pruebas exactas de Fisher, que examinaron la asociación entre cada variable de respuesta (I, T y A) y cada variable explicativa categórica, se presentan en el Cuadro 8. Mientras I se asocia estrechamente con todas las variables, T parece asociarse únicamente con la presencia de una placa escalariforme. Por su parte, el que una especie presente traqueidas vasculares no tiene asociación con ninguna variable categórica. Para determinar si una variable continua es relevante para explicar la presencia de I, T o A, se ajustaron modelos logísticos univariados. Los niveles de significancia se muestran en el Cuadro 9 indicando que al igual que T, I parece asociarse con todos los caracteres continuos, excepto por V/M. De nuevo, A no presenta asociación con ninguna variable continua a un nivel $\alpha = 0.05$. De estos resultados se seleccionaron las variables relevantes (con $p < 0.25$) para comenzar el ajuste múltiple.

Cuadro 8. Niveles de significancia de las pruebas exactas de Fisher entre las variables de respuesta y las variables categóricas. Se resaltan aquellas significativas a un nivel $\alpha=0.05$.

	Traqueida vasicéntrica (I)	Traqueida verdadera (T)	Traqueida vascular (A)
Placa de perforación escalariforme (Esc)	0.017	<0.001	1.000
Escultura helicoidal en madera temprana (SCTe)	<0.001	1.000	0.258
Escultura helicoidal en madera tardía (SCTa)	<0.001	0.868	0.532
Anillos de crecimiento (G)	0.006	0.625	0.475
Hábito (HA)	0.005	0.391	0.203

Cuadro 9. Nivel de significancia para los ajustes logísticos univariados de las variables de respuesta a partir de las explicativas continuas. Se resalta lo significativo a un nivel $\alpha=0.05$.

	Traqueida vasicéntrica (I)	Traqueida verdadera (T)	Traqueida vascular (A)
Vasos por mm^2 (V/M)	0.096	<0.001	0.155
Diámetro de elementos de vaso (VD)	<0.001	<0.001	0.061
Longitud elementos de vaso (VL)	0.047	<0.001	0.053
Número vasos por grupo (V/G)	0.001	<0.001	0.889

4.2.1. TRAQUEIDA VASICÉNTRICA (I) COMO VARIABLE DE RESPUESTA

Además de presentar los resultados de la prueba exacta de Fisher, a partir de este punto las tablas de contingencia reportan las probabilidades estimadas para la presencia del primer carácter en condiciones de presencia y ausencia del segundo (p_1 y p_2 , respectivamente), el cociente de momios (si la frecuencia ≥ 5 en todas las celdas) y su intervalo de confianza (I.C.) al 95% (asintótico o exacto si alguna celda tiene frecuencia < 5). El cociente de momios (ψ) es generalmente interpretado como el número de veces mayor que es el primer momio respecto del segundo, p.e. si ψ vale 2, entonces el momio de encontrar presente T, es 2 veces mayor en presencia que en ausencia de Esc. Cuando el cociente contiene en el numerador al momio de la presencia de la primera característica en ausencia de la segunda y en el denominador al momio de presencia de la primera característica en presencia de la segunda, se tomó el inverso del valor del cociente de momios.

La variable I se asocia con todas las variables categóricas analizadas (Cuadro 8) y la relación con Esc es estrecha. Se puede apreciar en el Cuadro 10 que la mayor parte de las especies no presenta I en ausencia de Esc. Cuando Esc está presente, no existe ningún caso que también presente I. En este caso, la probabilidad de encontrar I cuando Esc está presente (p_1) es 0 (0/11), mientras que la probabilidad de encontrarla en ausencia de Esc (p_2) es 0.35 (69/196); el momio de encontrar I en una especie es al menos 1.31 veces mayor (1/0.768) en ausencia de Esc que en su presencia.

Cuadro 10. Clasificación de las especies según sus valores para las variables traqueida vasicéntrica (I) y placa escalariforme (Esc), I.C. exacto al 95% para el cociente de momios (ψ) y nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

Placa perforación escalariforme (Esc)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Ausencia	127 (130.7)	69 (65.3)	196
Presencia	11 (7.33)	0 (3.7)	11
Total	138	69	207
I.C. exacto al 95% para ψ		(-∞, 0.7628)	
Prueba exacta de Fisher		p=0.017	

En lo que respecta a anillos de crecimiento, la prueba exacta de Fisher sobre la tabla de contingencia que contiene las variables de respuesta y el tipo de anillo (Cuadro 11) denota una asociación muy fuerte. En ausencia de A y T, la mayor parte de las especies con anillos semianulares no tiene I, aunque la frecuencia observada (38) es ligeramente menor que la esperada bajo la hipótesis de independendia (41.3), sugiriendo que podría haber una tendencia ligera a presentar I si el anillo es semianular. Si el anillo es difuso, la mayoría de las especies carece de I, mientras que cuando es anular la situación se invierte.

Cuadro 11. Clasificación de las especies según sus valores para la traqueida vasicéntrica (I), verdadera (T), vascular (A) y anillos de crecimiento (G), y nivel de significancia para la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

Traqueida vascular (A) o verdadera (T)	Anillos de crecimiento (G)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
		Ausencia	Presencia	
Ausencia de A y T	Semianular	38 (41.3)	24 (20.7)	62
Presencia de A ó T	Semianular	33 (22)	0 (11)	33
Ausencia de A y T	Difuso	12 (10.7)	4 (5.3)	16
Presencia de A ó T	Difuso	5 (3.3)	0 (1.7)	5
Ausencia de A y T	Anular	12 (35.3)	41 (17.7)	53
Presencia de A ó T	Anular	38 (25.3)	0 (12.7)	38
Total		138	69	207
Prueba exacta de Fisher		p<0.001		

Por contener tres variables, se calcularon para el Cuadro 11 cocientes de momios condicionales. La presencia de T ó A implica una ausencia automática de I, por lo que no se calcularon cocientes de momios cuando T ó A=presentes. Cabe recordar que esta situación podría ser diferente con una adecuada codificación de la variable A en la base de datos original. Condicionando a la ausencia de T y A, se obtiene una tabla de contingencia de 3x2 con tres subtablas posibles para el cálculo del mismo número de cocientes de momios (Cuadro 12).

La primera subtabla relaciona la presencia y ausencia de I con anillos tipo semianular y difuso (Cuadro 12a). La probabilidad de encontrar I en presencia de anillo difuso (p_1) es 0.25 (4/16), mientras que aquella en presencia de anillo semianular (p_2) es 0.39 (24/62). El cociente de momios en este caso no es significativamente distinto de uno y la inclusión de este valor en el I.C. lo reafirma, por lo que no se puede hablar de asociación entre anillos tipo semianular y difuso y la presencia de I, todo esto cuando T y A están ausentes.

Cuando se consideran los anillos semianulares y anulares (Cuadro 12b), el cociente de momios y el nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher sugieren una asociación fuerte. En este caso $p_1=0.77$ y $p_2=0.39$ y el momio de presencia de I cuando el anillo es anular es 5.41 veces mayor que el momio equivalente cuando el anillo es semianular. Por último, para la tabla que toma en cuenta los anillos de tipo difuso y anular (Cuadro 12c) $p_1=0.77$ y $p_2=0.25$ y el cociente de momios se calcula a partir de la razón entre ψ de la segunda subtabla y la primera (5.41/0.53), e indica que el momio para la presencia de I cuando el anillo es anular es 10.25 veces mayor que cuando la porosidad es difusa (anillo tipo difuso).

Cuadro 12. Clasificación de las especies de acuerdo a sus valores para la traqueida vasicéntrica (I) y los diferentes tipos de anillos de crecimiento (G): (a) semianular y difuso, (b) semianular y anular, (c) difuso y anular. Cociente de momios, su I.C. al 95% y nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

(a)

Anillos de crecimiento (G)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Semianular	38 (41.3)	24 (20.7)	62
Difuso	12 (10.7)	4 (5.3)	16
Cociente de momios (ψ)		0.53	
I.C. asintótico al 95% para ψ		(0.1525, 1.8268)	
Prueba exacta de Fisher		p=0.389	

(b)

Anillos de crecimiento (G)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Semianular	38 (41.3)	24 (20.7)	62
Anular	12 (35.3)	41 (17.7)	53
Cociente de momios (ψ)		5.41	
I.C. asintótico al 95% para ψ		(2.3789, 12.3020)	
Prueba exacta de Fisher		p<0.001	

(c)

Anillos de crecimiento (G)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Difuso	12 (10.7)	4 (5.3)	16
Anular	12 (35.3)	41 (17.7)	53
Cociente de momios (ψ)		= 5.41/0.53 = 10.25	
I.C. asintótico al 95% para ψ		(2.7888, 37.6525)	
Prueba exacta de Fisher		p<0.001	

Las especies se distribuyeron de acuerdo a sus valores de I, HA, T y A como se muestra en el Cuadro 13. Nuevamente se puede hablar de fuerte asociación entre las variables (ver nivel de significancia de la prueba exacta). Un 67.5% (54/80) de los arbustos que carecen de traqueidas verdaderas y vasculares (ausencia de T y A) tiende a presentar traqueidas vasicéntricas. Cuando se trata de subarbustos, la situación es más balanceada pues el número de especies con y sin traqueida vasicéntrica es aproximadamente igual, aunque la frecuencia esperada en ausencia de I (14.7) es ligeramente mayor a la observada (12). Finalmente, cuando las otras formas de crecimiento carecen de traqueidas verdaderas o vasculares, hay una fuerte tendencia a no presentar tampoco las traqueidas vasicéntricas. Es decir, un 83% (24/29) de los árboles y hierbas no posee ninguno de estos sistemas de conducción subsidiarios.

Al igual que para el Cuadro 11, se calcularon para el Cuadro 13 los cocientes de momios condicionados a la ausencia de T y A y se generó una tabla de 3x2. Hay nuevamente tres subtablas posibles que son presentadas en el Cuadro 14.

Cuadro 13. Clasificación de las especies según sus valores para las variables traqueida vasicéntrica (I), verdadera (T), vascular (A) y el hábito de la planta (HA), y nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

Traqueida verdadera (T) y vascular (A)	Hábito (HA)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
		Ausencia	Presencia	
Ausencia de T y A	Arbusto	26 (53.3)	54 (26.7)	80
Presencia de T ó A	Arbusto	58 (38.7)	0 (19.3)	58
Ausencia de T y A	Subarbusto	12 (14.7)	10 (7.3)	22
Presencia de T ó A	Subarbusto	10 (6.7)	0 (3.3)	10
Ausencia de T y A	Otro (árbol o hierba)	24 (19.3)	5 (9.7)	29
Presencia de T ó A	Otro (árbol o hierba)	8 (5.3)	0 (2.7)	8
Total		138	69	207
Prueba exacta de Fisher			p<0.001	

Cuadro 14. Clasificación de las especies de acuerdo a sus valores para la traqueida vasicéntrica (I) y las diferentes formas de vida (HA): (a) arbusto y subarbusto, (b) arbusto y árbol/hierba, (c) subarbusto y árbol/hierba. Cociente de momios, su I.C. al 95% y nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

(a)

Hábito (HA)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Arbusto	26 (53.3)	54 (26.7)	80
Subarbusto	12 (14.7)	10 (7.3)	22
Cociente de momios (ψ)		0.40	
I.C. asintótico al 95% para ψ		(0.1535, 1.0488)	
Prueba exacta de Fisher		p=0.081	

(b)

Hábito (HA)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Arbusto	26 (53.3)	54 (26.7)	80
Otro (árbol o hierba)	24 (19.3)	5 (9.7)	29
Cociente de momios (ψ)		0.10	
I.C. asintótico al 95% para ψ		(0.0344, 0.2928)	
Prueba exacta de Fisher		p<0.001	

(c)

Hábito (HA)	Traqueida vasicéntrica (I)		Total
	Ausencia	Presencia	
Subarbusto	12 (14.7)	10 (7.3)	22
Otro (árbol o hierba)	24 (19.3)	5 (9.7)	29
Cociente de momios (ψ)		= 0.10/0.40 = 0.25	
I.C. asintótico al 95% para ψ		(0.0697, 0.8971)	
Prueba exacta de Fisher		p=0.036.	

La primera subtabla relaciona la presencia y ausencia de I con el hábito arbustivo y subarbustivo (Cuadro 14a). La probabilidad de encontrar I en hábitos subarbustivos (p_1) es 0.46, mientras que la probabilidad de encontrarla en hábitos arbustivos (p_2) es 0.68. Aun cuando el estimador puntual del cociente de momios es 0.40, su I.C. contiene al uno y el nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher es >0.05 , por lo que la asociación entre I y los hábitos mencionados es débil.

Cuando se consideran los arbustos y los árboles/hierbas (Cuadro 14b), el cociente de momios y el nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher sugieren una asociación fuerte. En este caso $p_1=0.17$ y $p_2=0.68$ y el momio de presencia de I cuando se trata de un arbusto es 10 (1/0.10) veces mayor que el calculado cuando se trata de un árbol o una hierba. Por último, para la tabla que toma en cuenta los subarbustos y los árboles/hierbas (Cuadro 14c) $p_1=0.17$ y $p_2=0.46$. Su cociente de momios sugiere que es 4 (1/0.25) veces mayor el momio para la presencia de I cuando se trata de un subarbusto que aquel cuando el hábito es arbóreo/herbáceo.

Las variables escultura helicoidal en la madera temprana (SCTe) o tardía (SCTa) pudieron introducirse en el modelo logístico con las variables continuas sin causar problemas (por baja frecuencia) en la estimación de los parámetros. Sin embargo, existe una fuerte asociación entre estas variables (Cuadro 15). Para evitar problemas de multicolinealidad, las variables SCTe y SCTa no fueron incluídas simultáneamente en el mismo modelo. Por esto, a continuación se examinan dos modelos iguales, excepto porque uno incluye a SCTe y el otro a SCTa.

Cuadro 15. Clasificación de las especies según sus valores para las variables escultura helicoidal en madera tardía (SCTa) y en madera temprana (SCTe), I.C. exacto al 95% para el cociente de momios (ψ) y nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

Escultura helicoidal en madera temprana (SCTe)	Escultura helicoidal en madera tardía (SCTa)		Total
	Ausencia	Presencia	
Ausencia	125 (88.8)	22 (58.2)	147
Presencia	0 (36.2)	60 (23.8)	60
Total	125	82	207
I.C. exacto al 95% para ψ		(79.0020, ∞)	
Prueba exacta de Fisher		p<0.001	

Los modelos alternativos son los siguientes:

$$\text{logit}(I) = \beta_0 + \beta_1 VD + \beta_2 V/G + \beta_3 V/M + \beta_4 SCTa \quad (1)$$

$$\text{logit}(I) = \beta_0 + \beta_1 VD + \beta_2 V/G + \beta_3 V/M + \beta_4 SCTe \quad (2)$$

El nivel de significancia de la estadística de Hosmer y Lemeshow es 0.148 y 0.76 para los modelos 1 y 2, respectivamente. Ambos describen adecuadamente a los datos, aunque el segundo presenta un mejor ajuste. El valor del área bajo la curva ROC es 0.75 para los dos modelos, indicando que hay una discriminación aceptable entre la presencia y la ausencia de la traqueida vasicéntrica. Hay dos especies con fuerte influencia en los estimadores de ambos modelos: *Baccharis glutinosa* y *Fremontodendron californicum*. Los coeficientes más afectados por estas especies son la constante y el parámetro asociado a V/G (Cuadro 16). Se puede definir un punto de corte en $V/G=11$ que separa diez plantas, todas con valores $V/G > 11$ y presencia de traqueida vasicéntrica, excepto *B. glutinosa* y *F. californicum* con valores de 29 y 26.7 para V/G.

Los niveles de significancia de los parámetros estimados del segundo modelo indican que la variable de mayor asociación con la variable de respuesta es VD, seguida de SCTe, y finalmente se pueden mencionar V/G y V/M. Los cocientes de momios para cada variable se muestran en el Cuadro 17.

Es importante mencionar que la transformación $(V/M)^{-1}$ fue significativa para los dos modelos logísticos propuestos. También fue significativa la interacción entre VD y SCTe, pero se decidió omitirla para fines de simplificación del modelo y a falta de una interpretación biológica clara.

Cuadro 16. Ajuste logístico con la traqueida vasicéntrica (I) como variable de respuesta y las variables continuas y una categórica como variables explicativas. (a) Modelo que incluye la escultura helicoidal en la madera tardía (SCTa) y (b) aquel con esta escultura en la madera temprana (SCTe). Se resalta lo significativo a un nivel $\alpha=0.05$; D. E.= desviación estándar.

(a)

	Todos los datos			Sin <i>B. glutinosa</i> y <i>F. californicum</i>		
	Coef.	D. E.	p	Coef.	D. E.	p
Diámetro de elementos de vaso (VD)	-0.042	0.015	0.005	-0.037	0.015	0.015
Número vasos por grupo (V/G)	0.107	0.045	0.018	0.261	0.077	0.001
Vasos por mm² (V/M)	-0.003	0.001	0.012	-0.003	0.001	0.013
Escultura helicoidal Madera tardía (SCTa)	0.975	0.376	0.009	1.142	0.394	0.004
Constante	0.614	0.703	0.382	0.149	0.742	0.984

(b)

	Todos los datos			Sin <i>B. glutinosa</i> y <i>F. californicum</i>		
	Coef.	D. E.	p	Coef.	D. E.	p
Diámetro de elementos de vaso (VD)	-0.043	0.015	0.005	-0.035	0.016	0.024
Número vasos por grupo (V/G)	0.104	0.046	0.023	0.285	0.084	0.001
Vasos por mm² (V/M)	-0.002	0.001	0.030	-0.002	0.001	0.038
Escultura helicoidal Madera temprana (SCTe)	0.913	0.369	0.013	1.202	0.397	0.002
Constante	0.652	0.706	0.356	-0.152	0.767	0.843

Cuadro 17. Cocientes de momios y sus intervalos de confianza asintóticos al 95% para las variables incluidas en el modelo 2 para la traqueida vasicéntrica (I).

	Cociente de Momios	I.C. al 95%	P
Diámetro de elementos de vaso (VD)	0.958	(0.9300, 0.9874)	0.005
Número vasos por grupo (V/G)	1.1092	(1.0142, 1.2132)	0.023
Vasos por mm² (V/M)	0.998	(0.9955, 0.9998)	0.030
Escultura helicoidal en madera temprana (SCTe)	0.4015	(0.1950, 0.8269)	0.013

4.2.2. TRAQUEIDA VERDADERA (T) COMO VARIABLE DE RESPUESTA

La presencia de traqueidas verdaderas se asocia con la de una placa de perforación escalariforme, según lo muestra el Cuadro 18. Únicamente hay 11 especies con este tipo de placa (5.3% del total), una placa simple caracteriza al resto. Las frecuencias altas se disponen en las celdas de la diagonal, donde las dos características están ausentes o presentes, reforzando la dependencia encontrada con la prueba exacta de Fisher y sugiriendo una asociación positiva entre variables. Al contrastar las frecuencias observadas con las esperadas se confirma que la presencia de una placa escalariforme favorece la de una traqueida verdadera. Las únicas excepciones son *Alnus rhombifolia* y *Betula fontinalis*, que presentan Esc pero no T, y el 20% (40/196) de especies sin Esc y con T. Para esta tabla, las probabilidades p_1 y p_2 son 0.82 y 0.20, respectivamente.

Cuadro 18. Clasificación de las especies según sus valores para la traqueida verdadera (T) y la placa escalariforme (Esc), I.C. exacto al 95% para el cociente de momios (ψ) y nivel de significancia de la prueba exacta de Fisher. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

Placa perforación escalariforme (Esc)	Traqueida verdadera (T)		Total
	Ausencia	Presencia	
Ausencia	156 (148.7)	40 (46.4)	196
Presencia	2 (8.3)	9 (2.6)	11
Total	157	49	207
I.C. exacto al 95% para ψ		(3.3824, 170.0608)	
Prueba exacta de Fisher		p<0.001	

La relación entre la traqueida verdadera (T) y la placa de perforación escalariforme (Esc) en presencia de A y de I se analiza en los Cuadros 19a y 19b, respectivamente. En ambos casos hay una asociación fuerte entre variables. Al introducir A, solamente 26 de las 156 especies (17%) que carecían de Esc y T, presentan una traqueida vascular (A) (Cuadro 19a). De las dos especies sin T, pero con Esc, una sí presenta traqueida vascular (A). Condicionando a la ausencia de A, T y Esc siguen presentando una asociación fuerte (Cuadro 19a) y las probabilidades p_1 y p_2 son 0.90 y 0.24, respectivamente. La tabla resultante cuando A está presente tiene celdas vacías para toda la columna T=presente, por lo que no fue analizada.

La distribución de especies al considerar la traqueida verdadera (T), la placa escalariforme (Esc) y la traqueida vasicéntrica (I) se presenta en el Cuadro 19b. De las 156 especies sin Esc y sin T, 69 especies (44%) presenta I, porcentaje bastante superior al 17% de la tabla anterior cuando A está presente y T ausente. No hay ninguna especie que presente placas escalariformes (Esc) y traqueidas vasicéntricas simultáneamente (I). Condicionando a I=ausente, T y Esc siguen presentando asociación fuerte (Cuadro 19b). Las probabilidades en este caso son $p_1=0.82$ y $p_2=0.32$. De nuevo, la tabla resultante cuando I está presente tiene celdas vacías para toda la columna T=presente, por lo que no fue analizada.

En lo respectivo a variables continuas, el ajuste logístico resultó en el siguiente modelo:

$$\text{logit}(T) = \beta_0 + \beta_1 V/G + \beta_2 V/M + \beta_3 VL$$

mismo que describe adecuadamente a los datos y tiene un valor de significancia para la estadística de Hosmer y Lemeshow de 0.149. Además, el modelo es excepcionalmente bueno para discriminar entre la presencia y la ausencia de T, pues posee un valor de 0.956 para el área bajo la curva ROC. Sin embargo, la especie *Symphoricarpos mollis* resulta ser un dato influyente y tiene

un residuo de la devianza muy grande (3.26). Su remoción tiene efectos considerables en el ajuste como lo muestra el Cuadro 20, principalmente en la constante y el coeficiente de V/G. Se puede definir un punto de corte para V/G en 2.36, con lo que las 75 plantas con $V/G > 2.36$ carecen de T, excepto *S. mollis* con $V/G = 3.25$. Los cocientes de momios para las variables contenidas en el modelo propuesto se presentan también en el Cuadro 20.

Cuadro 19. Clasificación de las especies según sus valores para las variables (a) traqueida verdadera (T), traqueida vascular (A) y placa de perforación escalariforme (Esc) y para (b) T, traqueida vasicéntrica (I) y Esc. Frecuencias esperadas entre paréntesis.

(a)

Traqueida vascular (A)	Placa perforación escalariforme (Esc)	Traqueida verdadera (T)		Total
		Ausencia	Presencia	
Ausencia	Ausencia	130 (129.8)	40 (40.2)	170
Ausencia	Presencia	1 (7.6)	9 (2.4)	10
Presencia	Ausencia	26 (19.8)	0 (6.2)	26
Presencia	Presencia	1 (0.8)	0 (0.2)	1
Total		158	49	207
Prueba exacta de Fisher (tres variables)			p<0.001	
I.C. exacto al 95% para ψ cuando A=ausente			(3.7761, 1291.4548)	
Prueba exacta de Fisher cuando A=ausente			p<0.001	

(b)

Traqueida vasicéntrica (I)	Placa perforación escalariforme (Esc)	Traqueida verdadera (T)		Total
		Ausencia	Presencia	
Ausencia	Ausencia	87 (96.9)	40 (30.1)	127
Ausencia	Presencia	2 (8.4)	9 (2.6)	11
Presencia	Ausencia	69 (52.7)	0 (16.3)	69
Presencia	Presencia	0	0	0
Total		158	158	49
Prueba exacta de Fisher (tres variables)			p<0.001	
I.C. exacto al 95% para ψ cuando I=ausente			(1.8714, 95.5054)	
Prueba exacta de Fisher cuando I=ausente			p=0.003	

Cuadro 20. Ajuste logístico con la traqueida verdadera (T) como variable de respuesta y las variables continuas como variables explicativas. Cociente de momios y sus I.C. al 95% para cada variable en el modelo que incluye todos los datos. Se resalta lo significativo a un nivel $\alpha=0.05$; D.E.= desviación estándar.

	Todos los datos					Sin <i>S. mollis</i>		
	Coef.	D. E.	p	ψ	I.C. al 95% para ψ	Coef.	D. E.	p
Número vasos Por grupo (V/G)	-3.673	0.759	0.001	0.025	(0.0057, 0.1124)	-4.902	0.997	<0.001
Vasos por mm ² (V/M)	0.010	0.002	<0.001	1.010	(1.0065, 1.0144)	0.011	0.002	<0.001
Longitud elementos de vaso (VL)	0.008	0.002	<0.001	1.008	(1.0030, 1.0123)	0.008	0.003	0.001
Constante	0.409	1.205	0.734	-	-	1.709	1.320	0.196

4.2.3. TRAQUEIDA VASCULAR (A) COMO VARIABLE DE RESPUESTA

Aunque las traqueidas vasculares (A) no están asociadas a las placas de perforación escalariformes (Esc), el Cuadro 19a hace notar que hay únicamente una especie que presentó las dos características, *Betula fontinalis*. Interpretar estos resultados es incierto, dada la codificación errónea de A, hay una alta probabilidad de que existan más plantas con A y Esc.

Las variables continuas VD y VL fueron incluidas en el modelo logístico, mismo que tiene un nivel de significancia para la estadística de Hosmer y Lemeshow de 0.237. No obstante el ajuste adecuado, el área bajo la curva ROC es únicamente 0.633, lo que indica que no hay una discriminación aceptable entre la presencia y la ausencia de A. Los coeficientes de estas variables son marginalmente significativos cuando se consideran todos los datos (Cuadro 21). Sin embargo, existen dos especies con residuo estandarizado muy grande y que resultan muy influyentes en los estimadores de los coeficientes de regresión, principalmente en el término para VL. Se puede definir un punto de corte para VL=328. Todas las plantas con VL>328 carecen de A, exceptuando *Sambucus mexicana* y *Betula fontinalis*, especies con valores de 438 y 426 para VL, respectivamente. Su exclusión del análisis produce cambios importantes en los coeficientes, principalmente en el de VL, que incluso adquiere una alta significancia.

Los cocientes de momios para las dos variables en el modelo y los niveles de significancia asociados sugieren que hay una asociación ligera entre VL y A y entre VD y A (Cuadro 21).

Cuadro 21. Ajuste logístico con la traqueida vascular (A) como variable de respuesta y las variables continuas como variables explicativas. Cociente de momios y sus I.C. al 95% para cada variable en el modelo que incluye todos los datos. Se resalta lo significativo a un nivel $\alpha=0.05$.

	Todos los datos					Sin <i>S. mollis</i>		
	Coef.	Desv. Est.	p	ψ	I.C. al 95% para ψ	Coef.	Desv. Est.	p
Diámetro elementos de vaso (VD)	0.019	0.010	0.0495	1.019	(1.0000, 1.0379)	0.021	0.011	0.045
Longitud elementos de vaso (VL)	-0.005	0.002	0.055	0.995	(0.9906, 1.0001)	-0.008	0.003	0.008
Constante	-1.588	0.607	0.009	-	-	-1.122	0.661	0.092

5. DISCUSIÓN

5.1. LA APLICACIÓN ESTADÍSTICA EN LA ANATOMÍA COMPARADA DE LA MADERA

5.1.1. ORIGEN DEL MATERIAL Y MUESTREO

Uno de los puntos más complicados y menos tratado por los anatomistas de madera es el relativo al muestreo y existen al menos tres razones para ello. La primera y más importante tiene que ver con la gran cantidad de especies vegetales que falta por estudiar desde el punto de vista anatómico. De las 350 mil especies de plantas que se estima habitan el planeta, solamente un 10% ha sido descrito anatómicamente (Olson, *com. pers.*). Los anatomistas sienten la fuerte necesidad de acelerar el proceso de descripción de especies, con la idea de descubrir novedades anatómicas. En la mayoría de los casos, las novedades involucran caracteres cualitativos cuya caracterización suele requerir pocas muestras (muchas veces solamente una). Como resultado, los recursos económicos y humanos se dirigen a un muestreo extensivo más que intensivo, lo que relaja la necesidad de diseñar muestreos.

En otros casos parece que la variabilidad de la madera en sus diferentes escalas es tan abrumadora que resulta mejor ignorarla, partiendo de que diseños óptimos que la reflejen serían inviábiles desde el punto de vista logístico. Son contados los anatomistas que han cuantificado la variación a nivel de un individuo y muchos menos los que han proveído información por encima de este nivel. La tercera razón es que en su mayoría el material procede de colecciones, lo que hace parecer irrelevante la discusión sobre estrategias de muestreo. Esto último ha repercutido seriamente en aquellos trabajos con la posibilidad de muestrear sobre plantas silvestres. Al no contar con diseños que guíen la toma de muestras, las colectas resultan igualmente limitadas, regularmente de una muestra por especie.

Cuando se recurre a colecciones, es importante seleccionar muestras con la información más completa posible, incluyendo la forma de tomarlas e información ambiental, de modo que la comparación con otras colectas sea confiable. La información de la madera de especímenes de herbario debe tomarse con cautela, dadas las diferencias bien documentadas entre la anatomía de una rama, de un tallo y de una raíz. Por esta razón, debe mencionarse claramente el origen del material, sobre todo al generalizar las características de la madera de una especie a partir de lo observado en una rama.

Es recomendable tomar más de una muestra de la xiloteca o el herbario en un intento de abarcar, al menos parcialmente, los rangos de expresión de la madera. Esto aplica tanto para los estudios ecológicos, como para los sistemático/taxonómicos, en donde es importante abarcar la variación ambiental para incluir la morfológica, y así considerar rangos de manifestación cuando la madera de una especie es muy plástica y varía mucho con las condiciones ambientales.

En una situación ideal, todas las muestras de madera provienen de la colecta sobre plantas silvestres. No debe desaprovecharse la oportunidad de coleccionar material en el campo a partir de un muestreo que considere los distintos niveles de variación, especialmente los debidos al ambiente, algo especialmente difícil al trabajar con madera de colecciones. La madera responde a pequeñas diferencias en condiciones ambientales y el muestreo detallado a nivel poblacional es ideal para revelar los patrones de variación (Olson y Carlquist, 2001). Esto se traduce en la colecta de varios individuos en diferentes poblaciones en toda el área de distribución de la especie (Figura 4).

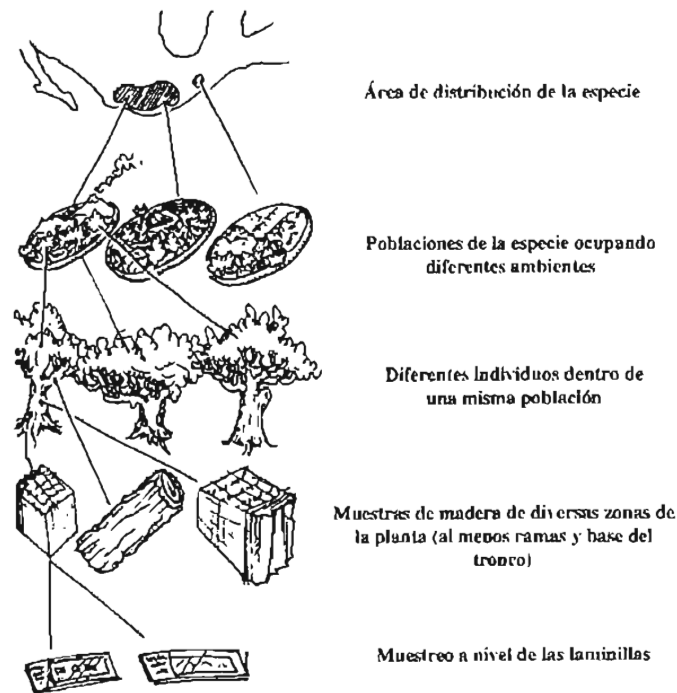


Figura 4. Diferentes niveles de muestreo de la madera de una especie para un estudio anatómico.

Para cada nivel de variación es necesario un tamaño de muestra que depende de la magnitud de la variabilidad. Se ha estimado para árboles comerciales, pero prácticamente se desconoce para las plantas con flor. Un muestreo preliminar en cada nivel permitiría estimarla, pero sería complejo por varias razones. En primer lugar, sería muy complicado hacerlo para las muchas especies que suelen incluirse en un estudio anatómico comparado. Además, determinar la variación a diferentes niveles para una especie que se va a trabajar una única ocasión sería una inversión que prefiere canalizarse en conocer otras especies. Finalmente, regresar a una localidad después del muestreo preliminar para hacer la colecta definitiva, significaría un gasto doble de recursos.

Por lo anterior, son prioritarios aquellos estudios que evalúen esta variabilidad en sus diferentes niveles. Así, se tendría al menos un estimado preliminar para planear los muestreos. Mientras esta meta se alcanza, un plan de muestreo que considere ambientes contrastantes dentro del área de distribución de los organismos posibilitará abarcar parte de la variación morfológica asociada a la ambiental. Dentro de cada localidad se pueden coleccionar muestras de al menos dos individuos, teniendo presente la variación anatómica debida a la posición en el tronco (Rendle y Clarke, 1934). La altura y la cara del tronco de donde se toma la muestra debe estandarizarse, sobre todo cuando se encuentra notablemente inclinado y puede presentar diferencias en la madera sujeta a tensión y a compresión (Niklas, 1992).

En el nivel jerárquico más bajo, la toma de observaciones microscópicas a partir de las laminillas, también debe ser representativa, independientemente del origen del material. A diferencia de los niveles superiores ya discutidos (individual y poblacional), en éste resulta relativamente sencillo hacer un muestreo preliminar que sugiera un tamaño de muestra adecuado. Para ello, se puede seguir el método de van den Oever *et al.* (1981), quienes utilizaron muestras con un tamaño que iba incrementándose hasta un punto en donde la desviación estándar y la media alcanzaron estabilidad. Este número de observaciones les sugirió un tamaño muestral definitivo y es una forma sencilla para definir el número de observaciones a tomar.

Otra estrategia es considerar lo que se sabe sobre la variación del tipo celular a medir. Esto puede ayudar a definir el tamaño muestral (n) y el método de medición, y se puede ir esbozando un método de muestreo general aplicable a estudios futuros, justificado por las características inherentes al tipo celular. Autores como Kitin *et al.* (1999) han llamado la atención sobre la falta y la necesidad de este tipo de métodos. Aunque es difícil definir un método para todas las variables anatómicas cuando falta tanto por conocer de su comportamiento distribucional, hay información sobre la variación de muchos caracteres anatómicos que debe considerarse.

Una tercera opción para definir el número de células a medir es trabajar con el coeficiente de variación (CV) a la manera de Rendle y Clarke (1934). El CV es fácil de calcular y puede sustituirse en la fórmula para n bajo muestreo aleatorio simple o a su modificación para calcular n en un anova (Sokal y Rohlf, 1995). Para obtener n con esta modificación son necesarios (1) el CV, (2) el porcentaje de certeza (potencia) para detectar (3) una determinada diferencia mínima entre medias a comparar (generalmente las medias de diferentes especies), y (4) un nivel específico de significancia. Un estudio que comparó ocho especies de plantas dio un CV promedio de 22% para una variable después de medir 25 células (Olson, 2004b). Sustituyendo este CV y considerando un anova para ocho grupos, una diferencia de 10% entre medias, una potencia de 80% para detectar diferencias y un $\alpha=5\%$, se obtiene $n=80$ que contrasta fuertemente con 25. Un tamaño de muestra de 25 podría justificarse si interesa estimar la media de una variable, pero resulta insuficiente para realizar una comparación entre las ocho especies.

El CV es sencillo de utilizar pero requiere un muestreo preliminar. Este esfuerzo adicional podría invertirse en la medición, sin ninguna consideración, de 50 o 100 observaciones. Sin embargo, no explorar los niveles de variación y tomar una muestra grande, no garantiza una buena muestra y tampoco optimiza recursos, sobre todo cuando se trabaja intensamente con un sólo grupo de plantas o con un número limitado de tipos celulares. El CV es útil también para contrastar directamente la variación de uno o varios tipos celulares entre individuos, especies, ambientes o regiones de una planta, a través de alguna prueba de igualdad de CVs (Sokal y Braumann, 1980). Por último, la información acumulada sobre la variación puede sugerir hipótesis funcionales y evolutivas, como tendencias en los tipos celulares, además de contribuir a definir métodos de muestreo generales.

Además de las cuestiones relacionadas con definir tamaños de muestra, hay que localizar una zona en la madera donde las células tengan ya dimensiones adultas (hacia la periferia). Van den Oever *et al.* (1981) realizaron un muestreo preliminar midiendo células a diferentes distancias de la médula, lo que permitió definir un diámetro a partir del cual las dimensiones son más o menos constantes. Una vez definido el número de células y la zona de la preparación donde se van a medir, debe hacerse una selección aleatoria y no debe seguirse la recomendación de elegir las células más grandes (p.e. Miller, 1981 lo sugiere para los vasos) o algunas pocas "condiciones representativas". Aunque parezca contradictorio, esto se ha sugerido en condiciones de mucha variabilidad (Carlquist, 2001).

En contraste con las prácticas en anatomía de madera de plantas con flor, los estudios con gimnospermas comerciales han documentado tan bien la variación, que disponen de métodos para distribuir óptimamente los recursos de muestreo en los diversos niveles jerárquicos (Burley, 1969 y 1970; Burley *et al.*, 1970). Estos métodos determinan el número de muestras en cada nivel a partir de un muestreo preliminar, seguido de un análisis de varianza con efectos aleatorios. Después se obtienen los componentes de la varianza y para una misma diferencia mínima significativa del parámetro poblacional, se generan combinaciones alternativas de tamaño de muestra a los diferentes niveles jerárquicos (Burley y Miller, 1982). Así, Burley *et al.* (1970) han calculado medir 80 a 200 células para observar diferencias pequeñas entre muestras de una

especie que se podrían repartir en dos muestras de dos individuos, con una preparación por muestra y midiendo 20 fibras en cada una.

La implementación del análisis de componentes de la varianza, similar al anterior, sería muy útil en la anatomía comparada. Estudios preliminares que lo apliquen revelarían cómo es la distribución de la variación entre niveles jerárquicos y si difiere entre taxones. Esta información sería muy valiosa para mejorar la alocaión de recursos de muestreo (Sokal y Rohlf, 1995) y para conocer la naturaleza de la variación en la anatomía de las plantas con flor. También podría optarse por la aplicación de modelos multinivel o jerárquicos con efectos aleatorios.

En general, no hay diferencias importantes entre el muestreo para un estudio sistemático, taxonómico y uno ecológico, pues requieren abarcar variación ambiental para incluir la morfológica. Sin embargo, los caracteres sistemático/taxonómicos son usualmente cualitativos y por tanto menos susceptibles que los cuantitativos a variación ambiental. Un estudio sistemático/taxonómico demanda entonces un muestreo menos intensivo que uno ecológico.

El muestreo a nivel celular genera observaciones que se suponen independientes. Sin embargo, cada célula representa la expresión un mismo conjunto de genes y está sometida más o menos al mismo ambiente, por lo que estrictamente cada célula en una preparación es una pseudorréplica (división de la unidad experimental (el individuo)). La colecta de datos anatómicos verdaderamente independientes es inviable, pues no podría incrementarse el número de individuos para tomar únicamente dos o tres observaciones de cada uno.

Cuando el objetivo del trabajo es la caracterización anatómica de una especie, la falta de independencia tendría un efecto menor en comparación con el que tendría en estudios comparativos. Sin embargo, incluso en este último tipo de estudios, trabajar con pseudorréplicas pudiera no ser tan grave. El problema con las pseudorréplicas es que la varianza del error estimada a partir de estas "submuestras" puede ser menor que entre unidades experimentales verdaderas y elevar los estadísticos de prueba, con lo que se encuentran más diferencias significativas de las que existen. Este problema se reduciría si se demuestra que la variación en la madera al interior de los individuos es mayor que entre individuos de una misma población, tal y como parece ser el caso (p.e. Olson, 2004b).

5.1.2. APLICACIÓN DE ESTADÍSTICA DESCRIPTIVA

Asumiendo normalidad, la medida de tendencia central preferida es la media aritmética. La mediana, la moda, o modificaciones de la media tienen una aplicación mucho más restringida, aunque serían medidas más adecuadas cuando la distribución es asimétrica o hay datos extremos. Otra alternativa en estudios con gimnospermas, aplicable a estudios comparados, ha sido la media ponderada, usada para eliminar el efecto de células rotas en procesos automatizados de medición (Herman *et al.*, 1998) y cuando se conoce la variación intraindividual y los datos de una sección con características particulares se pesan por el área proporcional o volumen que ocupa en el tronco (Burley y Miller, 1982).

Calcular intervalos de confianza para la media y otros parámetros resulta fundamental. Además de proveer información de la variación, permiten comparaciones más confiables que las basadas en medias o rangos. Los intervalos de confianza debieran ser calculados también para correlaciones (Burley y Miller, 1982).

En cuanto a medidas de dispersión, el intervalo es bastante popular entre los anatomistas. Chalk y Chattaway (1935) utilizan como intervalo la media con la suma y resta de tres veces la desviación estándar. Bajo condiciones de normalidad, este intervalo contiene a más del 99% de las observaciones. El uso de este tipo de intervalos elimina parcialmente la influencia de los datos extremos. También son frecuentes, pero menos comunes, la desviación y el error estándar, aunque han sido criticados por reflejar únicamente el material medido (Carlquist, 2001). Existe una confusión conceptual entre la muestra, la población y su definición cuando se dice que “si la desviación estándar se deriva de mediciones de los vasos en la base del tallo, no aplica para la población de células de una rama, una raíz o incluso aquellas de otra base de tallo en una especie determinada para la que las condiciones ecológicas y las edades varíen” (Carlquist, 2001, pág. 43). Este tipo de críticas se aplican también para la media, aunque no se mencionan para ella. Este tipo de problemas conceptuales ha obstaculizado la aplicación crítica de técnicas estadísticas.

Ya se comentó el papel del CV en cuestiones muestrales, pero falta decir que permite comparar la variación de dos o más características anatómicas dentro de la misma especie, o el mismo carácter entre especies distintas. Enriquecería trabajos a gran escala como el de Chalk y Chattaway (1935), donde podría documentarse si los grupos taxonómicos y las variables anatómicas tienen grados de variación similares. Ellos reportan un aumento en el intervalo de la longitud de los elementos de vaso (calculado como la media \pm tres veces la desviación estándar) con el incremento de la longitud media. El CV podría revelar si la variación es constante a lo largo de la tendencia, lo que implicaría cuestiones evolutivas de canalización (Olson, *com. pers.*).

Los recursos gráficos, tan útiles para la exploración inicial de los datos, no son utilizados. Gráficos como los diagramas de cajas y bigotes permiten visualizar la distribución y podrían sugerir los grupos que ameritan comparaciones con pruebas de hipótesis. En general, la distribución de frecuencias de las variables ha sido ignorada. Aun cuando las variables continuas reciben mucha atención, su distribución de frecuencias es prácticamente ignorada. Existen recomendaciones para examinar la distribución de los datos antes de proceder a otros análisis numéricos (Burley y Miller, 1982; Ewers y Fisher, 1989), sobre todo cuando el objetivo es determinar patrones de variación anatómica al interior de los individuos o entre ambientes (Burley y Miller, 1982).

Conocer la distribución de las variables es importante por diversas razones. En primer lugar, un histograma da idea de la variabilidad y puede ser útil al momento de definir los tamaños de muestra. La forma de la distribución también indica las medidas de tendencia central más adecuadas. La tercera razón es que muestra desviaciones de la normalidad, la necesidad de transformar la variable y la transformación más adecuada. Sobre este punto, cabe mencionar que la normalidad es un supuesto verificado pocas veces, por lo que es rara la aplicación de una transformación. Cuando se efectúe, es necesario mencionar el tipo de transformación para acumular información sobre la distribución que tienden a presentar las variables.

Estas tendencias en distribución pueden informar de la naturaleza funcional de la variable anatómica o de estrategias fisiológicas y/o ecológicas de las células de la madera. Por ejemplo, la distribución del tamaño de los vasos puede ser indicativa del hábitat de la planta. Muchos vasos delgados y pocos anchos, es decir una distribución del diámetro de vasos sesgada a la derecha, puede reflejar un ambiente con muchos riesgos para la conducción de agua en el tallo. Una distribución sesgada a la izquierda pudiera reflejar condiciones en donde los embolismos no son un riesgo latente. Hipótesis como esta podrían someterse a prueba documentando diferencias en la distribución de la variable eligiendo especies que ocupen ambientes contrastantes.

Podría irse un paso más allá y explorar la distribución conjunta de dos o más caracteres anatómicos. Por ejemplo, podría indagarse si en plantas de zonas secas el diámetro de los vasos con una distribución sesgada a la derecha se acompaña de una distribución con sesgo a la izquierda para la altura de los radios. Aumentando el número de especies se puede analizar la distribución de los caracteres en floras completas. Fahn *et al.* (1986) realizan histogramas de la distribución de algunos caracteres y encuentran distribuciones muy diferentes a la normal y asimétricas en su mayoría, reflejando probablemente estrategias ecológicas diversas en las plantas. Metcalfe y Chalk (1983) hacen lo mismo para todas las angiospermas con una muestra de entre 500 y 1800 especies. Las distribuciones son muy asimétricas a la derecha en algunos casos (longitud y diámetro de elementos de vaso) y en otros existe una mayor tendencia hacia la normalidad (p.e. número de radios, largo de fibras). Los resultados a estos niveles podrían emplearse en el estudio de tendencias evolutivas de características anatómicas.

La presencia de bimodalidad marcada o ligera, o incluso de multimodalidad, es otro ejemplo de ausencia de normalidad. Su existencia puede sugerirse por un histograma, y la búsqueda de las alternativas más adecuadas para detectar esta condición es sin duda una línea de investigación importante. Por todo lo anterior, no es recomendable que la normalidad sea supuesta sin examinación. Su ausencia es frecuente y ha sido reportada por varios autores (p.e. Ewers y Fisher, 1989). Aplicar una prueba estadística paramétrica basada en el supuesto de normalidad en estas condiciones puede llevar a conclusiones erróneas.

5.1.3. APLICACIÓN DE PRUEBAS ESTADÍSTICAS

Toda la información anatómica, sin importar la naturaleza de la variable o su escala, es susceptible de análisis estadístico. Sin embargo, los anatomistas han tenido un espectro restringido de técnicas para el análisis de sus datos, que básicamente se reduce a pruebas paramétricas para variables cuantitativas. Los datos cualitativos han sido abordados solamente con estadística descriptiva, con excepción de los trabajos ya mencionados (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000 y 2002).

Típicamente un investigador utiliza la prueba usada por otros autores al contar con el mismo tipo de información y las preguntas a contestar. Si es necesario, hace ajustes a sus datos y escalas, y si no dispone de más conocimiento, todo se restringe a estadística descriptiva. Las prácticas permanecen inalteradas en los grupos de trabajo y hay publicaciones clásicas que han limitado las posibilidades estadísticas de trabajos posteriores. Como resultado, se aplica estadística inadecuada o insuficiente para responder las preguntas de interés, o se desperdicia la información que podría responder preguntas no formuladas por desconocimiento del análisis que permitiría contestarlas. Es a este tipo de investigaciones que van dirigidas las recomendaciones y propuestas de este trabajo.

Una vez definidos los objetivos, la estadística participa activamente en el diseño de protocolos de investigación (Méndez, 1981). Su ausencia en el diseño de estudios anatómicos puede percibirse inmediatamente al revisar el análisis estadístico empleado o el muestreo. No es apreciable una retroalimentación entre el planteamiento de hipótesis y el diseño de un análisis estadístico que permita ponerlas a prueba. Cuando la hay, está restringida por el reducido espectro de técnicas estadísticas manejadas. En condiciones ideales, el anatomista podría traducir sus preguntas anatómicas a términos estadísticos. Si su pregunta supera la gama de técnicas que conoce, sería capaz de exponer el problema a un estadístico. En cualquier caso, entre mayor sea la claridad conceptual y la diversificación de técnicas estadísticas que conozca el anatomista, mayores serán las posibilidades para plantear hipótesis y aplicar estadística.

La potencialidad de aplicación de técnicas estadísticas en anatomía de la madera es enorme. Esta sección de la tesina busca llamar la atención hacia aspectos que demandan pronta atención. La mayor parte de las sugerencias solamente se esbozan y también se plantean preguntas, esperando que sean retomadas en investigaciones futuras. Muchas de las propuestas y sugerencias se aplican a los dos enfoques anatómicos (sistemático/taxonómico y ecológico), aunque la atención se centra en el enfoque ecológico.

Al ser la descripción de las maderas un objetivo de la anatomía taxonómica, conviene discutir la participación de la estadística para mejorar dichas descripciones. Además del uso de estadísticas descriptivas que reflejen la variabilidad y la distribución de los datos, sería deseable incorporar en la descripción la anatomía de al menos dos muestras. Habría que compararlas para determinar si las diferencias son significativas o si son parte de la variación intrínseca del tejido, para después fusionar toda la información en una única descripción.

Antes de continuar con las propuestas y sugerencias, es deseable discutir aspectos sobre el tipo de variables y las escalas de medición en anatomía. Se ha mencionado la tradición de convertir variables continuas en cualitativas, ya sea por iniciativa del investigador o por recomendación de las listas para la toma de datos (LAWA, 1989). Aun cuando se han emitido recomendaciones desde la primera versión de la lista LAWA (1981) para tratar algunas variables de manera cuantitativa y no en categorías como lo sugiere ésta (Gasson, 1987), la tendencia a la categorización sigue siendo fuerte.

Lo anterior tiene dos consecuencias principales. Por un lado hay una pérdida de información para los usuarios posteriores de los datos. Por ejemplo, de acuerdo con la lista de la LAWA, la variable agrupamiento de vasos se expresará como “vasos exclusivamente solitarios” cuando un 90% o más de los vasos no se rodeen de otros. Al reportar únicamente la categoría, se pierde el porcentaje verdadero. Es frecuente que el anatomista reúna datos inéditos con publicados, y se enfrenta al problema de homogeneizar la información. Si los datos publicados están categorizados, el investigador está forzado a hacer lo mismo con su información. Esto lleva a la segunda consecuencia de la categorización: los análisis aplicables se restringen. Es típico encontrar anovas con variables categorizadas definiendo los grupos a comparar, cuando sería posible un análisis de regresión, por citar solamente un ejemplo. Esta tendencia a categorizar se da también entre variables ambientales (precipitación, altitud, etc.). Cuando es necesario categorizar una variable, se recomienda reportar las bases de datos con ambas escalas.

Las pruebas t de student y el anova son comunes en anatomía, al igual que los problemas conceptuales y de aplicación relacionados con ellas. Por ejemplo, Sidisaya y Baas (1998) afirman que “se utilizó el análisis de varianza para calcular los niveles de significancia de las correlaciones entre caracteres anatómicos y hábitat”. Es usual una sobreinterpretación de los resultados de un anova o una mala interpretación, como en este caso donde pretende conocer la magnitud de una correlación aplicándolo. Como ejemplo de problemas de aplicación están las violaciones recurrentes de normalidad y homoscedasticidad, sobre todo cuando se comparan grupos de tamaño muy pequeño.

Existen diseños en anova que podrían ser muy útiles en anatomía de madera para controlar factores de confusión y que no han sido utilizados. Como ejemplo podemos citar el diseño con bloques. Supongamos que se quieren comparar las dimensiones celulares entre diferentes regiones de la planta (raíz, tronco y ramas) dentro de una misma especie. Cada individuo podría representar un bloque para disminuir el ruido derivado de variación interindividual.

Hay factores de confusión que no pueden controlarse pero son susceptibles de medirse y considerarse a través de un análisis de covarianza (ancova). Supongamos que se compara el diámetro de los vasos de cuatro especies, para lo que se seleccionan individuos de edades y diámetros de tallo distintos. Como el diámetro de los vasos aumenta hacia la periferia del tallo, las mediciones se toman en esta zona de la madera y se registra la distancia al centro del tallo. Para la comparación interespecífica hay que controlar el factor de confusión diámetro del tronco (o la edad), mismo que se puede medir. Un ancova permitiría comparar entre especies controlando por las diferencias existentes entre el diámetro de las plantas (Sokal y Rohlf, 1995).

Ameritan una mayor exploración las técnicas de análisis multivariado, todas con muchas posibilidades de aplicación en anatomía (Burley y Miller, 1982). El análisis de correspondencias, por ejemplo, podría dar información gráfica de la asociación entre caracteres y variables ambientales cualitativas en estudios ecoanatómicos. También sería pertinente explorar las opciones del análisis discriminante y de correlación canónica. En la misma línea de estudios de anatomía ecológica hacen falta métodos que permitan considerar la representación desigual de grupos taxonómicos en una flora. En general, existen grupos de plantas dominantes y otros menos representados en un mismo ambiente, lo que produce sesgos inevitables en los resultados a nivel de la flora (p.e. Fahn *et al.*, 1986). Sería deseable adaptar los métodos estadísticos que ya existen para estudios ecológicos, para considerar este efecto.

Uno de los resultados más inquietantes del diagnóstico de la aplicación estadística en anatomía de madera es el relativo a las variables cualitativas. Sería lógico imaginar que la existencia de numerosas variables genuinamente cualitativas y la tendencia a volver cualitativas muchas de las continuas, hubiera llevado inevitablemente a una diversificación de técnicas para su análisis. Desafortunadamente, esto no ha sucedido y se ha perdido buena parte de la valiosa información que guardan estos caracteres. Un grupo de herramientas muy importante, la estadística no paramétrica, es ignorado por completo en las publicaciones revisadas. Además de permitir el manejo de variables en escalas nominal y ordinal, la estadística no paramétrica representa una alternativa a su contraparte paramétrica cuando hay incumplimiento de los supuestos.

Salvo los dos antecedentes que buscan asociaciones estadísticamente significativas entre caracteres cualitativos (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000), no hay trabajos con pruebas estadísticas para estas variables. Si la tradición es generar porcentajes o proporciones, podrían al menos compararse a través de un prueba (Sokal y Rohlf, 1995). La asociación de caracteres, tan importante para el enfoque ecológico, puede explorarse con pruebas ji-cuadrada, análisis de residuos de Pearson, entre otros. Estas pruebas permitirían a cualquier anatomista construir grupos de caracteres asociados de manera rápida y eficiente, actividad que ha estado restringida para los anatomistas de más experiencia. Además, se explorarían asociaciones, que por ligeras, pudieran pasar desapercibidas en un análisis "a ojo".

Más allá de las medidas de asociación, existen modelos aplicables a las variables anatómicas cualitativas. Uno es la regresión logística, un modelo con gran potencial puesto que la mayoría de los caracteres anatómicos categóricos son binarios (presencia/ausencia). Junto con el signo y la magnitud de los coeficientes asociados a las covariables, los cocientes de momios, riesgos relativos y diferencias de proporciones, permiten interpretar las asociaciones entre la variable de respuesta y la(s) explicativa(s). La implementación de este modelo en cualquier paquete estadístico y su fácil aplicación lo hacen una muy buena alternativa al análisis tradicional de datos anatómicos categóricos. Los ajustes logísticos pueden dar información novedosa, tal y como se ilustra en la siguiente sección. Otra alternativa para analizar datos cualitativos son los modelos log-lineales. En éstos no existe una variable de respuesta y un subconjunto de variables explicativas. Están enfocados a determinar qué variables cualitativas están asociadas.

5.2. ANÁLISIS DE LA BASE DE DATOS CARLQUIST-HOEKMAN

A continuación se comparan los resultados del ajuste de los modelos logísticos con lo encontrado originalmente por Carlquist y Hoekman (1985). Algunos de estos resultados implican la detección de asociaciones, muchas de las cuales se han discutido en la literatura habiendo sido detectados empíricamente, es decir, sin respaldo estadístico (p.e. Carlquist y Hoekman, 1985; Carlquist, 2001; Baas, *et al.*, 1983). Por ello, documentar estadísticamente su presencia es muy importante, aunque se trate de una asociación identificada previamente.

La correlación significativa entre el diámetro promedio de vasos (VD) y su densidad (V/M) podría parecer un resultado intuitivo. Entre más anchos son los vasos, se espera menor densidad por razones, al menos, espaciales. Aun cuando se ha discutido ya esta asociación (p.e. Carlquist, 2001), no hay significancia estadística que acompañe las observaciones, y se suele mencionar que la asociación no es perfectamente inversa. Sin embargo, el coeficiente de correlación de Spearman (-0.75) y la Figura 3 muestran que la asociación es fuerte pero no lineal.

De igual manera, la correlación entre la densidad (VD) y el número promedio de vasos por grupo (V/G) es esperada, pues entre más abundantes son los vasos, más tendencia habrá al contacto entre ellos y por tanto, al agrupamiento. A diferencia de la primera, esta correlación es más bien débil, aunque significativa al 5% y amerita su cálculo en otros estudios. La Figura 5 exhibe la dispersión de las especies según su VD y V/G y muestra que la mayor parte tiene un agrupamiento bajo y diámetro variable.

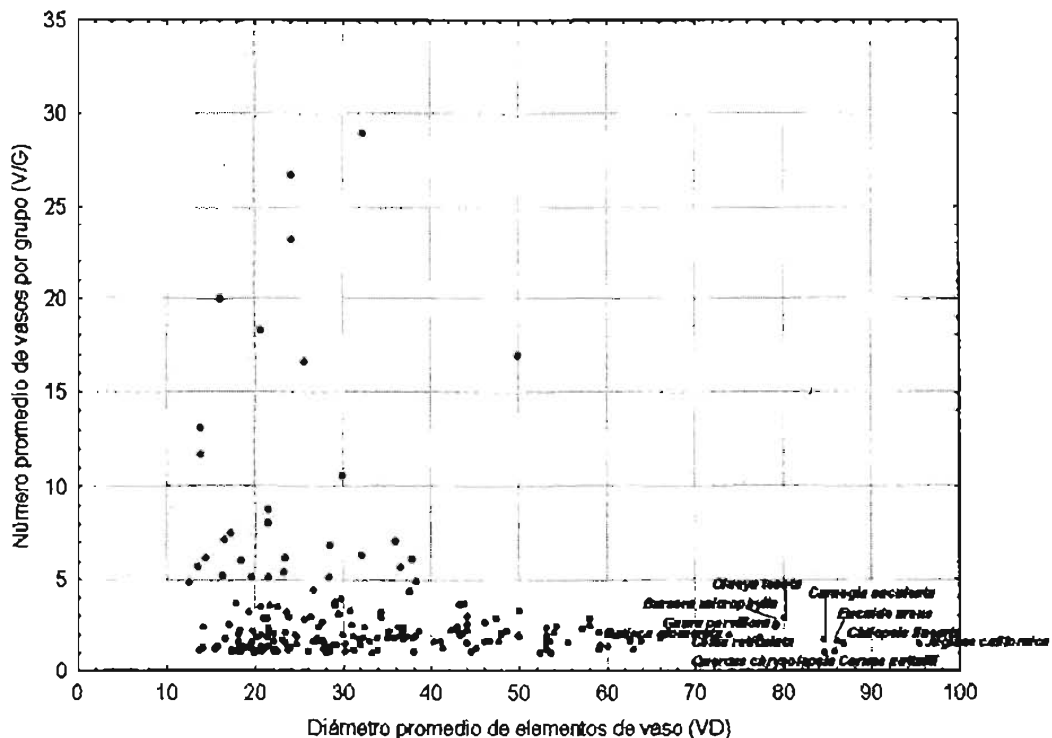


Figura 5. Gráfica de VD y V/G, sin datos extremos para VD (186) y V/G (150). Los puntos con etiqueta de especie están discutidos en el texto.

La región de la gráfica donde el diámetro es grande y el agrupamiento bajo se relaciona con ambientes de poco estrés hídrico, por lo que se espera encontrar especies de ambientes másicos o cuya madera experimente internamente estas condiciones, aun en ambientes externos secos, como las suculentas. En efecto, hay plantas con bajo estrés hídrico por su suculencia (*Carnegia succulenta*, *Bursera microphylla*), o por la presencia de células conductoras subsidiarias. Así, encontramos árboles siempre verdes con I (*Quercus chrysolepsis*, *Celtis reticulata*), árboles con A (*Chilopsis linearis*, *Olneya tesota*) o con T (*Cornus nuttallii*), además de hierbas (*Eucnide urens*, *Datisca glomerata*, *Gaura parviflora*).

La ausencia de ciertas correlaciones es igualmente informativa. Por ejemplo, la falta de correlación entre el largo de los elementos de vaso (VL) y su diámetro (VD) sugiere que estas características responden de manera independiente a los procesos evolutivos. El registro repetido de la existencia o falta de correlación entre variables puede contribuir a detectar asociaciones estrechas, por lo que es fundamental reportar esta información en los estudios anatómicos.

5.2.1. TRAQUEIDA VASICÉNTRICA (I) COMO VARIABLE DE RESPUESTA

No es inesperada la ausencia de traqueidas vasicéntricas (I) y placas de perforación escalariforme en una misma especie. Basta recordar que este tipo de placas es característico de ambientes másicos, en donde la seguridad conductiva conferida por I no resulta tan importante como en ambientes secos. Carlquist y Hoekman (1985) reconocen ya esta asociación negativa, aunque no la cuantifican.

Otra asociación intuitiva pero no documentada con anterioridad es la existente entre la presencia de anillos de crecimiento y de I. Podría tratarse de una asociación indirecta, a través de una o más variables de confusión, siendo ambos caracteres indicadores de condiciones xeromórficas. Los cocientes de momios permiten reconocer que la asociación es muy importante con anillos verdaderamente anulares y es también fuerte, pero menor, con los de naturaleza semianular. Los anillos verdaderamente anulares se asocian más con condiciones xeromórficas que los semianulares o la porosidad difusa, quizás por ello reflejan mayor asociación con I, otra variable indicadora de xeromorfía.

Otra asociación novedosa y fuerte es la que existe entre la traqueida vasicéntrica y la forma de crecimiento. Los cocientes de momios permiten decir que las traqueidas verdaderas son mucho más frecuentes en arbustos que en árboles o hierbas, en donde ocurren en menos del 20% de las especies. También son más frecuentes en subarbustos en comparación con árboles o hierbas e igualmente frecuentes en arbustos que en subarbustos. Hay diversos factores a considerar al interpretar este resultado. En primer lugar, la presencia de I en los árboles parece fuertemente influida por el parentesco, p.e. están en árboles de la familia Fagaceae. Debe considerarse también si se trata de árboles siempre verdes, puesto que I se presenta en este tipo de arbustos, a diferencia de la traqueida vascular (A), presente en los deciduos. No hay información fenológica disponible en la base, por lo que no es posible corroborar esta idea.

Carlquist y Hoekman (1985) han sugerido que la escultura helicoidal es frecuente en áreas secas y común en la madera tardía. Su distribución hace pensar que incrementa la seguridad al aumentar el área en las paredes de los vasos, lo que podría dar más fuerza de unión entre el agua y dichas paredes (Carlquist, 1983). Existe un debate en torno a si esta escultura ha evolucionado para incrementar tasas de conducción, como sugieren los experimentos de Jeje y Zimmermann (1979), o si más bien contribuye al llenado de vasos embolizados (Carlquist, 2001). Su presencia en madera tardía apoya la hipótesis de seguridad según Carlquist (2001), pues se produce en la época de crecimiento más estresante para la planta.

El presente análisis indica que si la escultura se encuentra en la madera tardía, hay tendencia a que se presente igualmente en la madera temprana, asociación que no había sido registrada anteriormente (Cuadro 15). Es de esperar su presencia en madera temprana y tardía cuando la planta ocupa ambientes muy secos o fríos (donde el agua está congelada y no disponible, y hay por lo tanto estrés hídrico) con riesgos de cavitación durante todo el año. Respalda la hipótesis de seguridad el que las especies con escultura helicoidal presentan también traqueidas vasicéntricas (Cuadros 16a y 16b), indicadoras igualmente de condiciones xeromórficas (p.e. Carlquist y Hoekman, 1985 y este trabajo). De la misma manera, apoya la hipótesis el que las especies tengan la escultura en la madera tardía y no en la temprana, justo como se esperaría si fungieran como conductos alternativos en condiciones de embolismo (Cuadro 15).

El papel de las traqueidas vasicéntricas como células de conducción en condiciones estresantes está sustentada también por las variables continuas. Para el diámetro promedio de los elementos de vaso (VD) hay una disminución en presencia de la traqueida vasicéntrica, lo que podría explicarse ecológicamente, pues ambos fenómenos están asociados a condiciones secas (Cuadro 16b). No obstante, la asociación entre el hábito e I produce un factor de confusión. Se ha planteado que el diámetro de los elementos de vaso podría correlacionarse directamente con el tamaño de la planta (Gartner, 1995). Si los arbustos tienden a presentar vasos más angostos y traqueidas vasicéntricas, la asociación entre I y VD sería indirecta. Son necesarios más estudios enfocados a profundizar en esta asociación.

La relación negativa entre la densidad de vasos (V/M) y la presencia de I también tendría explicaciones de tipo ecológico. Al disminuir el número de vasos, podría incrementar la importancia de las células conductoras subsidiarias, en este caso I. En cuanto al número de elementos de vaso por grupo (V/G), el ajuste logístico indica que la probabilidad de encontrar I aumenta con el agrupamiento (Cuadro 16b). Se pueden invocar cuestiones de seguridad, pues I y V/G son mecanismos para incrementarla. El artículo de Carlquist y Hoekman (1985) menciona que el agrupamiento disminuye solamente si las traqueidas vasicéntricas son muy abundantes. Al faltar información de la abundancia de las células, no hay posibilidad de verificar esta aseveración, aunque considerando únicamente la presencia de I, parece tratarse de una relación positiva y no negativa como lo menciona dicho trabajo.

La Figura 6 muestra la distribución de vasos por grupo en presencia de I, T y “otro” tipo de célula subsidiaria (incluye A o ninguna célula subsidiaria). Es claro el desplazamiento de la distribución de V/G hacia un mayor agrupamiento en presencia de T. En ausencia de T y presencia de I o de “otro” tipo de célula subsidiaria (incluye A ó ninguna célula subsidiaria) hay un claro desplazamiento de la distribución de V/G hacia un mayor agrupamiento (Figura 6). De acuerdo a los resultados de la prueba de Mann-Whitney, existen diferencias entre el agrupamiento cuando está presente T (y por lo tanto ausente I y A) y cuando está presente I (y por lo tanto ausente T y A) ($p=0.001$). También las hay cuando hay presencia de T (y ausencia de I y A) respecto de la categoría “otro” (y ausencia de I y T) ($p<0.001$). Hay entonces diferencias fuertes en agrupamiento en presencia y ausencia de T, independientemente del tipo de célula conductora subsidiaria (I, A ó ninguna).

Carlquist (2001) ha mencionado que si una madera presenta I tendrá menor agrupamiento en comparación con aquella que presenta únicamente fibras, es decir, que no presenta T, ni I. La Figura 6 no muestra grandes diferencias entre el agrupamiento en especies con I y con otro tipo de célula subsidiaria (A ó ninguna célula subsidiaria), y la prueba estadística de Mann-Whitney lo demuestra ($p=0.764$). No parece existir la reducción a la que hace referencia Carlquist. Tampoco

hay diferencias en el agrupamiento de taxones con I en comparación de especies sin célula subsidiaria ($p=0.389$), ni con aquellas que únicamente presentan A ($p=0.408$).

Se ha propuesto que V/G aumenta con el grado de sequía (Carlquist, 2001). No obstante, el incremento del número de vasos formando un grupo, y el consecuente aumento en seguridad, parece estar limitado como lo sugiere la asimetría y la caída en la frecuencia después de los cuatro vasos por grupo (Figura 6). Un argumento de seguridad explicaría que dado un número fijo de vasos y un ambiente de mucho embolismo con potencial para deshabilitar a todo un grupo de vasos, podría ser más conveniente tener un agrupamiento bajo y muchos grupos, que presentar pocos grupos con alto agrupamiento. Esta misma estrategia podría resultar de necesidades de optimización de abastecimiento mínimo de agua a todas las regiones del tronco. Esta hipótesis puede esbozarse solamente en presencia de un histograma, ilustrando la importancia de conocer la distribución de los datos.

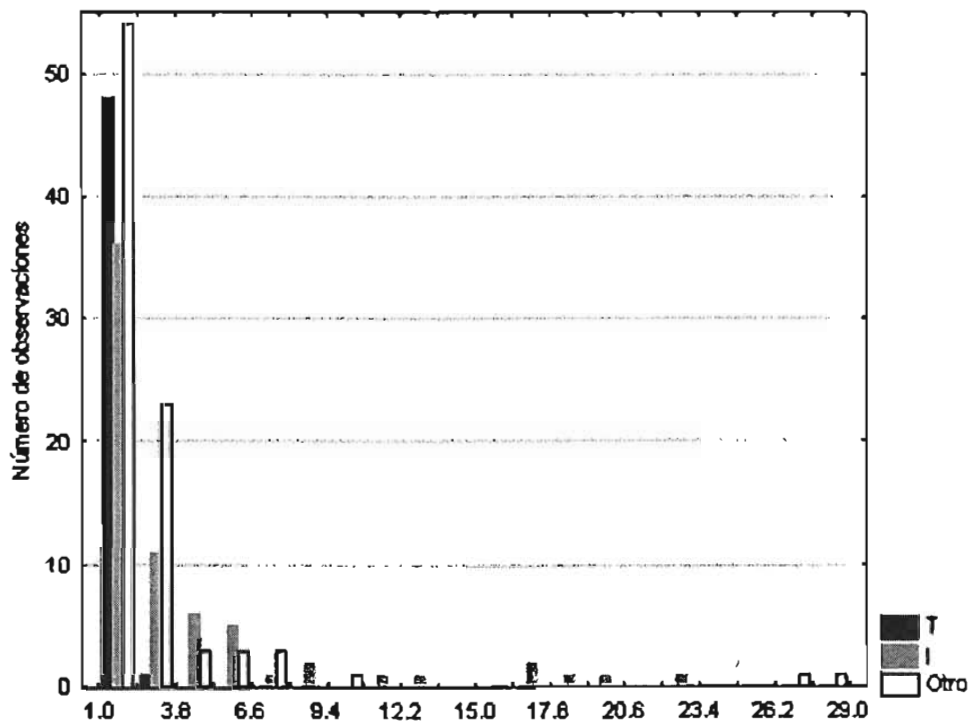


Figura 6. Distribución de V/G según el tipo de célula conductora subsidiaria. Se eliminó el dato extremo para V/G igual a 150.

El agrupamiento es una variable muy importante en el tema de la traqueida verdadera y vasicéntrica. Las intrincadas relaciones entre el agrupamiento, la presencia de T y de I demuestran las formas diversas en que puede alcanzarse seguridad en la conducción (Carlquist y Hoekman, 1985). Desafortunadamente no hay un buen registro de caracteres que permita poner a prueba preguntas más detalladas sobre el agrupamiento y los elementos traqueales imperforados. Por ejemplo, registrar la abundancia y no solamente la presencia/ausencia parece indispensable para detectar tendencias más claras en el agrupamiento en presencia de T o de I.

Una de las ventajas de ajustar un modelo es la capacidad para detectar datos atípicos. El ajuste logístico detecta a *Baccharis glutinosa* y *Fremontodendron californicum* como datos atípicos por su alto valor de agrupamiento y ausencia de I. Dejando fuera a *Romneya coulteri* con su valor extremo (150), las dos especies mencionadas presentan los dos valores máximos de agrupamiento de toda la base. A partir de los 11 vasos por grupo, todas las especies presentan I, hasta llegar a valores de 26.7 (*F. californicum*) y 29 (*B. glutinosa*), donde deja de estar presente I. La traqueida vasicéntrica podría resultar muy importante cuando el agrupamiento es bajo y dejar la seguridad en manos del agrupamiento cuando éste es muy alto. Hay únicamente dos datos con esta situación y está el caso extremo de *R. coulteri* con I, pero vale la pena explorar estas hipótesis y resaltar que surgen de la aplicación de modelos logísticos a los datos.

5.2.2. TRAQUEIDA VERDADERA (T) COMO VARIABLE DE RESPUESTA

La asociación entre la presencia de la traqueida verdadera (T) y de la placa de perforación escalariforme (Esc) ha sido reportada previamente como débil (Carlquist y Hoekman, 1985) en contraste con la magnitud alta encontrada en este trabajo (Cuadro 18). Existe un paradigma en anatomía de la madera que sugiere que ambas características representan relictos preservados en ambientes méxicos. Esto significaría una relación indirecta, aunque cabe la posibilidad de una relación funcional entre estas características.

En cuanto a las variables continuas, es notable la relevancia de V/G para predecir la presencia de T. Se ha discutido mucho la asociación fuertemente negativa entre estas dos variables (Carlquist, 2001), y se habla de que T se asocia con vasos solitarios o casi solitarios. Se ha propuesto que las traqueidas verdaderas y el agrupamiento de vasos tienen un papel muy importante en la seguridad del sistema conductivo, pues permiten el transporte de agua, aún en condiciones de embolismo en los vasos. En el caso de las traqueidas, es fundamental recordar que ocupan gran parte del volumen total convirtiendo al grueso de la madera en células de conducción. Cuando los vasos están agrupados y se presenta un embolismo en uno de ellos, la conducción se mantiene a través de los vasos restantes en el grupo (Carlquist, 2001). Así, la función de T y del agrupamiento resulta similar y es de esperar la fuerte asimetría a la derecha en la distribución de V/G en presencia de T (Figura 6). Se dice incluso que T es un mecanismo de seguridad más efectivo que el agrupamiento, ya que éste se presenta solamente en ausencia de T (Carlquist, 2001).

En este caso, el ajuste logístico detecta a *Symphoricarpos mollis*, una especie con alto valor de V/G para la que se ha reportado la presencia de T. Surgen con esto las siguientes preguntas: ¿son las células de *Symphoricarpos mollis* (especie atípica con alto V/G y presencia de T) realmente traqueidas conductivas? ¿Presenta una estrategia distinta del resto de las especies? Este es otro ejemplo de cómo el ajuste del modelo logístico sugiere sistemas de estudio interesantes, en este caso revela a *S. mollis* como una especie que sale del patrón general, y por lo tanto, como un sistema ideal para investigar con detalle el papel conductivo y de seguridad de las traqueidas verdaderas.

Las placas de perforación escalariforme parecen ofrecer mayor resistencia al paso del agua que una placa simple (Carlquist, 2001), por lo que se disponen en orientación diagonal alargando los extremos de los elementos de vaso dándoles una mayor longitud total. Si la presencia de este tipo de placas se asocia con la de la traqueida verdadera, la asociación entre la longitud de los elementos de vaso y la presencia de T puede ser indirecta. Del mismo modo puede tratarse de otra asociación indirecta aquella debida a la ocurrencia simultánea de una placa escalariforme (y por tanto tendencia a la presencia de T) y elementos de vaso más largos en zonas méxicas.

5.2.3. TRAQUEIDA VASCULAR (A) COMO VARIABLE DE RESPUESTA

El modelo logístico para predecir la presencia/ausencia de A tiene un poder de discriminación muy bajo, por lo que no se pueden hacer interpretaciones confiables. De haber incluido el hábitat (HA) como variable, A habría presentado asociación con ambientes malacófilos pues parece frecuente en arbustos de estos ambientes.

Para el modelo logístico resultan datos atípicos *Sambucus mexicana* y *Betula fontinalis*, ambos con elementos de vaso muy largos y sin A. De nuevo, el modelo es muy útil para ubicar especies que se desvían del comportamiento regular del resto de los datos y detecta sistemas de estudio futuros.

El caso de la traqueida vascular es un ejemplo ideal para mostrar los problemas de una codificación incorrecta. Los coeficientes asociados a las dos variables son marginalmente significativos al incluir todas las especies. Es imposible saber hacia qué lado se inclinarían los resultados con un registro correcto de la presencia de A. El poder discriminatorio del modelo seguramente se incrementaría también. Carlquist y Hoekman (1985) intentaron simplificar la interpretación asignando un tipo de célula conductora subsidiaria principal a cada especie. Esta práctica tipológica puede ser inevitable en ausencia de técnicas estadísticas que permitan manejar múltiples variables.

6. CONCLUSIONES

La anatomía comparada de la madera ha encontrado patrones con prácticas que datan de los inicios de la disciplina. Muchos de los resultados se han confirmado reiteradamente, lo que hace parecer innecesario un cambio en sus métodos tradicionales. La aplicación estadística superficial ha permitido develar patrones fuertes, pero los más sutiles han quedado escondidos. Hay que considerar también las malas prácticas estadísticas que habrían podido llevar a conclusiones erróneas. Los problemas se incrementan a escalas menores, en donde las diferencias son más pequeñas y su detección a partir de estadística descriptiva es más difícil.

Medidas muy sencillas mejorarían sustancialmente la práctica estadística en anatomía comparada de la madera. Por ejemplo, en lo que respecta al muestreo, acciones como la toma de más de un individuo para describir la anatomía de una especie o para realizar comparaciones, no implican un esfuerzo muy grande y permiten involucrar diversidad. Cambios pequeños en la manera de tomar los datos, medir las células y analizar la información darían más comparabilidad, significado y robustez a las generalizaciones y conclusiones anatómicas.

Dado el estado de sofisticación estadística en el campo, existen muchas oportunidades para la aplicación estadística. Este trabajo abarca un diagnóstico y únicamente algunas propuestas puntuales, aunque ha detectado varios temas que aguardan una investigación más detallada. Las propuestas desarrolladas aquí tienen que ver con el análisis de datos cualitativos, en particular con el ajuste de modelos logísticos.

Los modelos logísticos superan a las tablas de contingencia o a un análisis de residuos de Pearson por las siguientes razones: (1) permiten probar la significancia de un número considerable de variables simultáneamente; (2) detectan casos (especies, poblaciones, individuos o muestras) que se comportan de manera atípica o influyente, mismos que pueden sugerir nuevas hipótesis y convertirse en sistemas para investigaciones futuras; (3) permiten predecir la presencia de cierto carácter anatómico a partir de los valores de otras variables, si éste no ha sido observado, puede sugerir revisar nuevamente la madera; (4) el tipo de asociación (negativa o positiva) se obtiene directamente con el signo del coeficiente y (5) su magnitud se obtiene fácilmente a partir de los coeficientes del modelo (cociente de momios).

En particular, la aplicación de estas técnicas para datos cualitativos a la base de Carlquist-Hoekman arrojó resultados muy importantes en relación con los tres tipos de traqueidas analizadas (verdaderas, vasicéntricas y vasculares) y su papel como conductos subsidiarios en la madera. Muchas asociaciones reportadas previamente sugerían que estas traqueidas adquieren un rol conductivo en caso de falla en los elementos de vaso, pero no eran muy claras las relaciones con otras características que pudieran acompañar y/o apoyar en esta tarea de mantener la conducción de agua. Corroborando ciertas asociaciones, descubriendo muchas otras nuevas y detectando especies atípicas, este trabajo es un avance muy significativo para documentar las finas y complejas relaciones que ocurren a nivel anatómico entre las células de la madera.

Algunas de las correlaciones y asociaciones encontradas coinciden con lo reportado por Carlquist y Hoekman (1985), con la ventaja de que ahora cuentan con un respaldo estadístico sólido. Así, se corrobora la correlación entre el diámetro de los elementos de vaso y su densidad, y entre su densidad y el número de vasos por grupo. También se confirmó la asociación negativa entre las traqueidas verdaderas y el agrupamiento, que si bien había sido reportada en varias ocasiones, se desconocía lo fuerte que es en la flora del sur de California.

Son muy importantes las asociaciones inéditas pues todas contribuyen a entender más sobre la naturaleza funcional del carácter anatómico y adicionalmente señalan caracteres que merecen más atención en el futuro. Dichas asociaciones incluyen aquellas positivas entre la traqueida verdadera y la longitud de los elementos de vaso, entre la traqueida vasicéntrica y el tipo de anillo de crecimiento, y entre este último tipo de traqueida y el hábito de la planta. En los dos últimos casos, fue posible determinar qué categorías dentro de estas variables estaban más relacionadas con la presencia de una traqueida vasicéntrica. Así, se sabe ahora que hay una presencia más fuerte de esta traqueida en madera con anillos estrictamente anulares, en comparación con aquellos semianulares o de porosidad difusa, y en arbustos o subarbustos en contraste con árboles o hierbas. Era igualmente desconocido que la presencia de escultura helicoidal en madera temprana y su presencia en madera tardía estuvieran relacionadas entre sí, y también con la presencia de traqueidas vasicéntricas. Esta observación apoya las hipótesis que han interpretado esta escultura como un carácter de seguridad. Las asociaciones negativas entre las traqueidas vasicéntricas y el diámetro y la densidad de los elementos de vaso, características fuertemente xeromórficas, apoyan la idea de que estas traqueidas son conductos subsidiarios de mucha importancia.

La detección de datos atípicos fue una aportación muy importante de los modelos logísticos. Varias especies se revelaron como modelos ideales de investigación por salir de los patrones generales y quizás presentar estrategias novedas para enfrentar condiciones secas. También pudiera tratarse de reportes falsos de ausencia o presencia de alguno de los tipos de traqueidas. Estas células son difíciles de identificar y pueden pasar inadvertidas en muchos casos. Sea para revisar nuevamente su madera o para elegir las como sistema de estudio, las especies atípicas ameritan recibir atención prioritaria.

El analizar nuevamente de una base de datos conocida mostró la importancia de capturar y codificar adecuadamente los caracteres y de presentarlos de manera cruda, sin modificaciones. Los ajustes para la traqueida verdadera estuvieron en los límites de la significancia, posiblemente debido a la mala codificación de su presencia en la base original. Tampoco fue posible conocer la verdadera relación entre la presencia de esta traqueida y la vasicéntrica, células que pueden estar presentes simultáneamente en la madera, pero que fueron codificadas como excluyentes. Problemas así obstaculizan el análisis de la gran cantidad de datos anatómicos existentes, aunque pueden evitarse fácilmente.

Este trabajo ha contribuido a esclarecer el papel funcional de las traqueidas vasicéntricas, verdaderas y vasculares en la madera de las angiospermas. Ha mostrado que la presencia diferencial de estas células en combinación con otras características anatómicas puede estar reflejando diferentes niveles de seguridad y estrategias que tienen las plantas para mantener el flujo de agua en temporadas o ambientes secos. Las relaciones ecológicas entre estas traqueidas y los elementos de vaso parecen ser complejas e involucrar no solo cuestiones de presencia o ausencia, sino también de abundancia. Las técnicas abordadas aquí se vuelven indispensables para introducirse en esta discusión y en otras, puesto que estas traqueidas son únicamente tres ejemplos entre las decenas de caracteres anatómicos que se pueden analizar de la misma manera y que seguramente guardan información ecológica valiosa.

Finalmente, cabe comentar que un aspecto no incluido en este análisis, pero que recibe cada vez más atención en estudios comparados, es la influencia del parentesco en la similitud de las especies. Las relaciones de parentesco se traducen en una no independencia de los datos, con lo que se viola este supuesto estadístico básico. Para resolver este problema, se ha propuesto incluir la información del parentesco en el término del error en un modelo lineal generalizado (Hansen y Martins, 1996; Martins y Hansen, 1997). Aunque se ha sugerido seguir esta misma estrategia y

desarrollar un modelo logístico filogenético a partir de un modelo lineal generalizado (Martins y Hansen, 1997), existen varios problemas para estructurar el término de error (Aguirre, R. *com. pers.*). De contarse con el modelo apropiado, la base Carlquist-Hoekman debería ser analizada tomando en cuenta el parentesco entre las especies, además de la distancia relativa que las separa.

7. LITERATURA CITADA

- Agresti, A. 2002. *Categorical Data Analysis*. John Wiley & Sons, Nueva Jersey. 734 pp.
- Aguilar, S., Barajas-Morales, J. y D. Tejero-Díez. 2000. *Anatomía de maderas de México: especies de un bosque mesófilo de montaña*. Publicaciones Especiales del IBUNAM no.17. 87 pp.
- Alves E. S. y V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21(1): 3-30.
- Alves E. S. y V. Angyalossy-Alfonso. 2002. Ecological trends in the wood anatomy of some brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. *IAWA Journal* 23(4): 391-418.
- Arias, S. y T. Terrazas. 2001. Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* 72(2): 157-169.
- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy - history and perspectives. En Baas, P. (Ed.). *New perspectives in wood anatomy*. Martinus Nijhoff Publishers, The Netherlands: 23-58.
- Baas, P., Werker, E. y A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. *IAWA bulletin* n.s. 4(2-3): 141-159.
- Bailey, I. W. y W. W. Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells: I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 54: 149-204
- Barajas-Morales, J., Ángeles, G. y P. Solís. 1997. *Anatomía de maderas de México: especies de una selva alta perennifolia I*. Publicaciones Especiales del IBUNAM no. 16. 126 pp.
- Barajas-Morales, J. y C. León. 1989. *Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia*. Publicaciones Especiales del IBUNAM no. 1. 126 pp.
- Burley, J. 1969. Tracheid length variation in a single tree of *Pinus kesiya* Royle ex Gord. *Wood Science and Technology* 3: 109-116.
- Burley, J. 1970. Variation in wood properties of *Pinus kesiya* Royle ex Gordon (syn. *P. khasya* Royle; *P. insularis* Endlicher); eighteen trees of Burma provenance grown in Zambia. *Wood Science and Technology* 4: 255-266.
- Burley, J. y R. B. Miller. 1982. The application of statistics and computing in wood anatomy. En Baas, P. (Ed.). *New perspectives in wood anatomy*. Martinus Nijhoff Publishers, The Netherlands: 223-242.
- Burley, J., Posner, T. y P. Waters. 1970. Sampling techniques for measurement of fibre length in *Eucalyptus* species. *Wood Science and Technology* 4: 240-245.
- Carlquist, S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso* 9(4): 499-553.
- Carlquist, S. 1983. Wood anatomy of Onagraceae: further species; root anatomy; significance of vestured pits and allied structures in dicotyledons. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 755-769.
- Carlquist, S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10(4): 505-525.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer. 436 pp.
- Carlquist, S. 1989. Wood and bark anatomy of the New World species of *Ephedra*. *Aliso* 12: 441-483.
- Carlquist, S. 1991. Wood and bark anatomy of *Ticodendron*: comments on relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78(1): 96-104.
- Carlquist, S. 1992. Wood, bark, and pith anatomy of Old World species of *Ephedra* and summary for the genus. *Aliso* 13(2): 255-295.

- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer. 448 pp.
- Carlquist, S. 2003. Wood anatomy of Polygonaceae: analysis of a family with exceptional wood diversity. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 25-51.
- Carlquist, S. y D. A. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bulletin* n.s. 6(4): 319-347.
- Carlquist, S., Morrell, P. L. y S. R. Manchester. 1993. Wood anatomy of Sabiaceae (S. L.); ecological and systematic implications. *Aliso* 13(4): 521-549.
- Chalk, L. y M. M. Chattaway. 1935. Factors affecting dimensional variation of vessel members. *Tropical Woods* 41: 17-37.
- Chattaway, M. M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20-28.
- Ewers, F. y J. B. Fisher. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany* 76(5): 645-656.
- Fahn, A., Werker, E. y P. Baas. 1986. *Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions*. The Israel Academy of Sciences and Humanities, Israel. 221pp.
- Frost, F. H. 1930. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. I. Origin of vessel. *Botanical Gazette* 89: 67-94.
- Gartner, B. L. 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic and mechanical consequences. En Gartner, B. L. (Ed.). *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. Academic Press: 125-149.
- Gasson, P. 1987. Interpretation and choice of vessel characters in the IAWA standard list. *IAWA Bulletin* n.s. 8(3): 233-235.
- Hansen, T. F. y E. P. Martins. 1996. Translating between microevolutionary process and macroevolutionary patterns: The correlation structure. *Evolution* 50: 1404-1417.
- Herman, M., Dutilleul, P. y T. Avella-Shaw. 1998. Intra-ring and inter-ring variations of tracheid length in fast-grown versus slow-grown Norway spruces (*Picea abies*). *IAWA Journal* 19(1): 3-23
- Hogeweg, P. y J. Koek-Norman. 1975. Wood anatomical classification using iterative character weighing. *Acta Botanica Neerlandica* 24: 269-283.
- Hosmer, D. W. y S. Lemeshow. 2000. *Applied logistic regression*. Wiley & Sons. EEUU. 367 pp.
- IAWA Committee. 1981. Standard list of characters suitable for computerized hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s. 2: 99-110.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s.10(3): 219-332.
- Jansen, S., Robbrecht, E., Beeckman, H. y E. Smets. 2002. A survey of the systematic wood anatomy of the Rubiaceae. *IAWA Journal* 23(1): 1-67.
- Jeje, A. A. y M. H. Zimmermann. 1979. Resistance to water flow in vessels. *Journal of Experimental Botany* 30: 817-827.
- Kitin, P., Funada, R., Sano, Y., Beeckman, H. y J. Ohtani. 1999. Variations in the lengths of fusiform cambial cells and vessel elements in *Kalopanax pictus*. *Annals of Botany* 84: 621-632.
- Koek-Norman, J. y P. Hogeweg. 1974. The wood anatomy of Vanguerieae, Cinchoneae, Condamineae and Rondeletiae (Rubiaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 23: 627-653.
- Koek-Norman, J., Hogeweg, P., van Maanen, W. H. M., y B. J. H. ter Welle. 1979. Wood anatomy of the Blakeae (Melastomataceae). *Acta Botanica Neerlandica* 28: 21-43.
- Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J., Neter, J. y W. Li. 2005. *Applied Linear Statistical Models*. McGraw Hill, Singapur. 1396 pp.
- LogXact5, v.5.0.1. Cytel Software Corporation 1996-2003.

- Martins, E. P. y T. F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist* 149: 646-667.
- Méndez, I. 1981. *La estadística y la biología*. Monografías del Instituto de Investigaciones en Matemáticas Aplicadas y en Sistemas, UNAM. Comunicación técnica no. 53. 41pp.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1983. *Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and the conclusion of the general introduction*. Vol 2. Clarendon Press, Oxford. 297 pp.
- Miller, R. B. 1981. Explanation of coding procedure. *IAWA Bulletin* n. s. 2(2-3): 111-145.
- Niklas, K. J. 1992. *Plant Biomechanics*. Cambridge University Press, EEUU. 607 pp.
- Noshiro, S. y P. Baas. 1998. Systematic wood anatomy of Cornaceae and allies. *IAWA Journal* 19(1): 43-97.
- Olson, M. E. 2004a. Homology and tipology in comparative wood anatomy. *IAWA Journal*. En prensa.
- Olson, M. E. 2004b. Wood, bark and pith anatomy in *Pittocaulon* (~*Senecio*, Asteraceae): water storage and systematics. *Journal of the Torrey Botanical Society*. En prensa.
- Olson, M. E. 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.
- Rendle, B. J. y S. H. Clarke. 1934. The problem of variation in the structure of wood. *Tropical Woods* 38: 1-8.
- Sidisaya, K. y P. Baas. 1998. Ecological and systematic wood anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). *IAWA Journal* 19 (2): 207-229.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification*. W. H. Freeman and Company, EEUU. 573 pp.
- Sokal, R. R. y C. A. Braumann. 1980. Significance tests for coefficients of variation and variability profiles. *Systematic Zoology* 29: 50-66
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company, EEUU. 887 pp.
- Stata v. 8.0. Stata Corporation. 1984-2003. <http://www.stata.com>.
- Stern, W. L. y S. Greene. 1958. Some aspects of variation in wood. *Tropical Woods* 108: 65-71.
- Vales, M. A. y K. Babos. 1977. Wood anatomy of *Ceratopyxis* Hooker f. ex Hooker (Rubiaceae), a monotypic endemic genus of West Cuba. *Acta Bot Acad Sci Hung* 23: 275-283.
- Van den Oever L., Bass, P. y M. Zandee. 1981. Comparative wood anatomy of *Symplocos* and latitude of provenance. *IAWA Bulletin* n.s. 2:3-24.
- Van der Graaff, N. A. y P. Baas. 1974. Wood anatomical variation in relation to latitude and altitude. *Blumea* 22:101-121.
- Van Vliet, G. J. C. M. 1979. Wood anatomy of the Combretaceae. *Blumea* 25: 141-223.
- Wheeler, E. A. y P. Baas. 1998. Wood identification – a review. *IAWA Journal* 19(3): 241-264.

8. GLOSARIO

Agrupamiento: condición de los *vasos* al reunirse en grupos de dos o más. Cuando se presentan en conjuntos, los vasos se interconectan, permitiendo flujos alternos en caso de problemas de *embolismo* en alguno de ellos. Los vasos solitarios son la condición opuesta. Ver Figura 5.

Anillos de crecimiento: zonas anulares en la madera causadas por la actividad estacional del *cámbium vascular*. Cada anillo tiene una capa de *madera temprana* y otra de *madera tardía*, con diferencias a nivel celular, lo que les da una coloración diferente que evidencia los anillos. Se distinguen tres condiciones para los anillos: *porosidad difusa*, *anular* y *semianular*.

Cámbium vascular: región anular en el tallo de algunas plantas (árboles, arbustos y algunas hierbas) formada por células meristemáticas (células indiferenciadas que producen diversos tipos celulares) que dan origen a las células de la madera.

Cavitación: al ascender el agua desde las raíces de una planta hasta sus hojas, se forman largas columnas de agua que fluyen a través de los *vasos*. A pesar de que las raíces filtran el agua removiendo partículas finas que pudieran fungir como núcleos de formación de burbujas, esta formación ocurre de manera regular e inhabilita temporalmente el vaso donde se presenta. A la ruptura de la columna de agua por la formación de burbujas se le denomina cavitación.

Dimorfismo: bimodalidad en la distribución del tamaño de una variable anatómica.

Elemento de vaso: célula conductora más importante en las plantas con flor (angiospermas). Son células alargadas, con paredes secundarias (engrosadas con lignina), pequeñas perforaciones en las paredes (punteaduras) y perforaciones en los extremos (*placas de perforación*), a partir de las cuales se unen entre sí longitudinalmente para formar *vasos*. Las punteaduras permiten los contactos entre vasos. Aunque son las células conductoras más eficientes en la madera, no son las únicas. Ver Figura 5

Elementos traqueales imperforados (ETI): son células de pared secundaria (engrosadas con lignina) que no tienen perforaciones, a diferencia de los *elementos de vaso*. El grupo incluye a las *traqueidas verdaderas*, las fibras libriformes, las fibrotraqueidas, las *traqueidas vasicéntricas* y las *traqueidas vasculares*.

Embolismo: es el llenado de los *vasos* con aire cuando se presenta *cavitación*, este llenado inhabilita temporalmente al *vaso*. Existen membranas en las perforaciones que comunican a un vaso con otro. Cuando se forman burbujas en un vaso, estas membranas sirven de barrera para impedir que las burbujas entren en otros vasos. Cuando hay embolismo y se inhabilita un *vaso*, el agua fluye por vasos contiguos, si éstos se encuentran agrupados, o se conduce a través de otras células como algunas entre los llamados *elementos traqueales imperforados*.

Escultura helicoidal: depositación heterogénea de material con un patrón helicoidal en las paredes de los *elementos de vaso*.

Familia: nivel de la jerarquía taxonómica que agrupa *géneros* afines.

Fenético: relacionado con la escuela fenética de clasificación que tiene como principio relacionar a organismos de acuerdo a su grado de similitud total..

Fibra libriforme: célula de importancia mecánica que ocupa una buena parte del volumen de una madera en ausencia de *traqueidas verdaderas*. Ver Figura 5.

Fibrotraqueida: célula de importancia mecánica que ocupa una buena parte del volumen de una madera en ausencia de *traqueidas verdaderas*. Ver Figura 5.

Flora: listado de especies de plantas para toda una región.

Flórula: listado de especies de plantas para una localidad de tamaño pequeño a mediano.

Género: nivel de la jerarquía taxonómica que agrupa especies afines.

Hábito: forma de crecimiento de una planta, p.e. árbol, arbusto, liana, hierba, etc.

Herbario: colección de ejemplares de plantas prensadas. Cada ejemplar contiene una porción de una rama con hojas, usualmente con flores y/o frutos, el nombre científico, una descripción de la planta de donde se tomó la muestra y del ambiente que ocupa, además de la localidad donde

fue encontrada la planta. Los herbarios representan una fuente de material para diversos tipos de trabajos, incluyendo los anatómicos.

Madera tardía: porción de madera dentro de un *anillo de crecimiento* que se produce en la época desfavorable de crecimiento para la planta (baja disponibilidad de agua). Es más densa que la *madera temprana* adyacente, sus células son más angostas y tienen paredes gruesas

Madera temprana: porción de madera dentro de un *anillo de crecimiento* producida en la época favorable de crecimiento para la planta (con más disponibilidad de agua). Es menos densa que la *madera tardía* adyacente, sus células son más anchas y tienen paredes delgadas.

Mésico: término aplicado a condiciones ambientales con alta disponibilidad de agua. Cuando las plantas almacenan agua en sus tallos (p.e. las suculentas), presentan ambientes méxicos internos, aun cuando el ambiente externo sea *xérico*.

Placa de perforación: perforación en los extremos de las células conductoras (*elementos de vaso*). Pueden ser *simples* o *escalariformes*.

Placa de perforación escalariforme: perforación en los extremos de los *elementos de vaso* que presentan barras de lignina. Ver Figura 5.

Placa de perforación simple: perforación en los extremos de los *elementos de vaso* en donde no se presentan barras de lignina. Ver Figura 5.

Porosidad anular: condición de los *anillos de crecimiento* en donde las diferencias en tamaño de los *elementos de vaso* o poros son muy marcadas entre la *madera tardía* y *temprana*, lo que produce capas anulares conspicuas.

Porosidad difusa: condición donde los *elementos de vaso* o poros son uniformes en tamaño y distribución en toda la madera. Puede interpretarse como ausencia de *anillos de crecimiento*.

Porosidad semianular: condición de los *anillos de crecimiento* donde los *elementos de vaso* son apreciable pero no marcadamente mayores en la *madera temprana* que la *tardía*.

Sinapomorfia: carácter derivado que dos o más taxones comparten y que se postula ha evolucionado en su ancestro común.

Sistemática: disciplina de la Biología que agrupa y clasifica a los organismos reconstruyendo sus relaciones evolutivas (filogenéticas).

Taxón: grupo o categoría, a cualquier nivel jerárquico, en un sistema de clasificación de organismos.

Taxonomía: disciplina de la Biología que incluye aspectos teóricos y técnicas para nombrar, describir y clasificar organismos.

Traqueida vascular: célula que se presenta en ausencia de *traqueidas verdaderas*. Son parecidas a estas últimas, aunque son mucho menos abundantes, también son conductoras y se ubican al final de un *anillo de crecimiento* (en la *madera tardía*). Parecen dar seguridad en situaciones de *embolismo* hacia el final de la época de crecimiento, donde la baja en disponibilidad de agua hace más frecuente este fenómeno. Su ubicación y su presencia común en especies deciduas (que pierden las hojas en la época de secas) hacen pensar que protegen el abastecimiento de agua para el *cámbium*, más que para las hojas. Ver Figura 5.

Traqueida vasicéntrica: célula que se presenta en ausencia de *traqueidas verdaderas*. Son similares a estas últimas, aunque menos abundantes, también son conductoras y se entremezclan con los *vasos*, a los que son adyacentes. Se interpretan como células de seguridad cuando no hay traqueidas verdaderas. En caso de *embolismo*, las traqueidas vasicéntricas sustituyen al vaso que rodean en cuanto a función, por lo que mantienen el mismo patrón de conducción dado por éste. También parecen unirse al vaso en agregaciones diagonales interconectando a muchos o a la mayoría de los vasos en una red que ayuda a mantener la conducción cuando hay embolismo. Ver Figura 5.

Traqueida verdadera: célula conductora alargada y con pared secundaria (engrosada con lignina). Es menos eficiente que un *elemento de vaso* para conducir agua, pero son menos susceptibles que éste a un *embolismo*, por lo que se puede decir que son más seguras. Cuando presentes, son abundantes y en un situación de embolismo en los *vasos*, no se suspende la

conducción, aunque sí hay un cambio importante en el volumen de agua transportado. Se han interpretado como células primitivas y relictuales en ambientes *mésicos* (con disponibilidad de agua), y al presentarse en ambientes *xéricos* (con baja disponibilidad de agua y alto riesgo de embolismo) se interpretan como células de seguridad. Ver Figura 5.

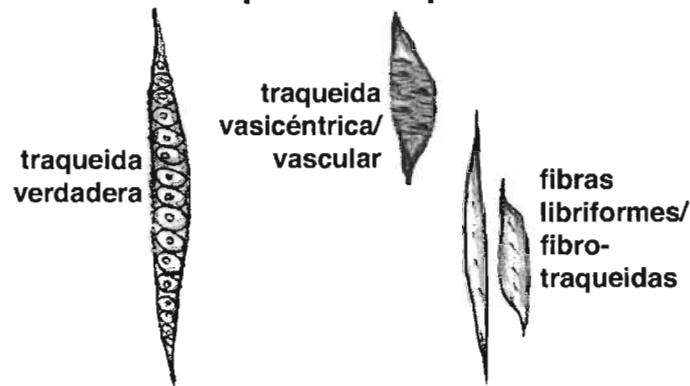
Vaso: serie de *elementos de vaso* unidos longitudinalmente por sus extremos. Son los conductos por donde asciende el agua desde las raíces. Ver Figura 5.

Xérico: término aplicado a condiciones ambientales con baja disponibilidad de agua. Esta escasez se puede deber a poca precipitación o a que el agua se encuentra en una forma no disponible para las plantas, p.e. cuando se encuentra congelada.

Xilema: conjunto de células de diferente naturaleza que forman la madera.

Xiloteca: colección de muestras de madera secas de diversas especies. Cada ejemplar tiene asociado información del nombre científico de la especie, una descripción de la planta de donde se tomó la muestra y del ambiente que ocupa, además de la localidad donde fue encontrada la planta. Las xilotecas representan una fuente de material muy importante para los trabajos anatómicos de madera.

Elementos traqueales no perforados



Elementos de vaso

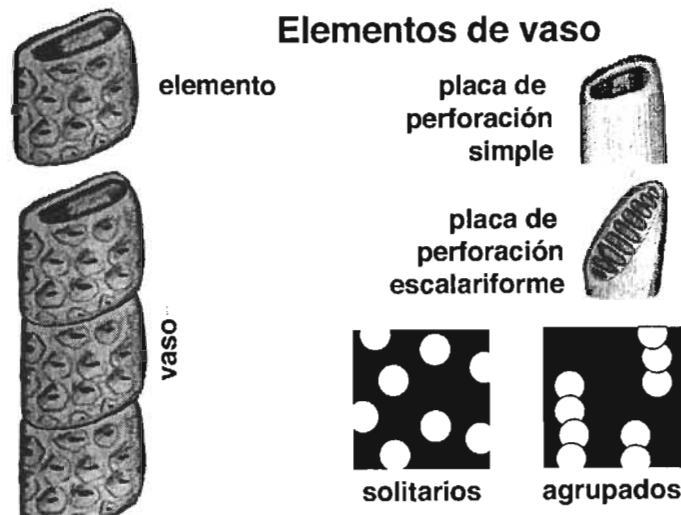


Figura 5. Elementos traqueales imperforados y elementos de vaso.