

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

CORRELACIONES ENTRE PROPIEDADES BIOMECÁNICAS Y CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES EN TRES NIVELES DE ORGANIZACIÓN (FORMA DE VIDA, ÓRGANO Y TEJIDO) EN TALLOS DEL CLADO SIMARUBA (*Bursera*, BURSERACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (SISTEMÁTICA)

PRESENTA

JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: DR. MARK EARL OLSON

MÉXICO, D. F.



DICIEMBRE, 2005

0350922



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo reesposional.

NOMBRE: Julietta A. Rosell García

FECHA: 21 / NOV / 05

FIRMA: Julietta Rosell García

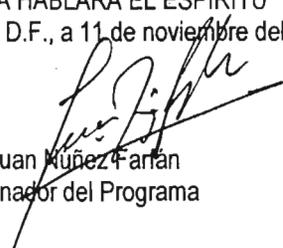
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de octubre del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del(a) alumno(a) **ROSELL GARCÍA JULIETA ALEJANDRA** con número de cuenta **95503798** con la tesis titulada: **Correlaciones entre propiedades biomecánicas y características estructurales en tres niveles de organización (forma de vida, órgano y tejido) en tallos del clado Simaruba (Bursera, Burseraceae)**, bajo la dirección del(a) **Dr. Mark Earl Olson**.

Presidente: Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns
Vocal: Dra. Susana Aurora Magallón Puebla
Secretario: Dr. Mark Earl Olson
Suplente: Dr. Carlos Díaz Ávalos
Suplente: Dr. Francisco J. Sánchez Sesma

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, D.F., a 11 de noviembre del 2005


Dr. Juan Muñoz Farrán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A mi padre, quien habría disfrutado
este proyecto tanto como nosotros

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es resultado de una coincidencia muy afortunada de eventos y personas. Debe su existencia en primer lugar al Dr. Mark Olson, quien accedió a embarcarse en un proyecto biomecánico con todos los riesgos que esto implicaba. El camino ha sido difícil, aunque muy enriquecedor y satisfactorio, y en todo momento he contado con su asesoría, visión y apoyo. Quiero agradecer la confianza que depositó en mí, todas las horas de discusión sobre este y otros proyectos, su constante orientación, su entusiasmo inagotable y todo el tiempo y esfuerzo en el laboratorio y en el campo que dedicó a este proyecto. Gracias por todo Mark.

La naturaleza interdisciplinaria del proyecto se reflejó en los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Susana Magallón, que asesoró la parte evolutiva del estudio, y el Dr. Francisco Sánchez Sesma, que asesoró la parte mecánica. Quiero agradecer el tiempo que dedicaron a revisar escritos, escuchar ponencias, pero sobre todo su asesoría invaluable y su apoyo constante. Siempre hicieron un espacio para mí en sus apretadísimas agendas. Esta tesis tampoco hubiera sido posible sin ustedes. Muchas gracias.

Quiero agradecer de manera muy especial a los revisores del manuscrito: Dr. Luis Eguiarte, Dr. Carlos Díaz, Dra. Susana Magallón, Dr. Francisco Sánchez Sesma y Dr. Mark Olson. Sus sugerencias y comentarios mejoraron notablemente este trabajo y contribuyeron a hacerlo más accesible a cualquier tipo de lector.

Para el análisis estadístico recibí mucha ayuda del Dr. Carlos Díaz, la Dra. Rebeca Aguirre y el M. en C. Salvador Zamora. Los he estado importunando con preguntas desde que los conozco. Muchas gracias por su tiempo y sus comentarios. Gracias también al Dr. Karl Niklas por haber sido la inspiración de este trabajo y por su ayuda echándolo a andar. Agradezco igualmente al Dr. Guillermo Ángeles por su ayuda y por permitirnos experimentar con la máquina universal en el Instituto de Ecología, A.C. en Xalapa.

El género *Bursera* es un grupo de plantas bastante complicado. Afortunadamente conté siempre con la orientación y la ayuda de la M. en C. Rosalinda Medina, especialista en el grupo. Muchas gracias por tu tiempo Rosalinda.

Para el montaje del dispositivo biomecánico recibí muchísima ayuda de los miembros del túnel de viento del Instituto de Ingeniería, UNAM: M. en C. Jorge López G, Ing. Nefthalí Rodríguez y el Sr. Raúl. El armado de los dispositivos quedó finalmente en manos del Sr. Carlos Villegas, quien los construyó para resistir todo tipo de clima y muchísimos viajes.

Quiero agradecer al IBUNAM y a muchos de sus miembros: Rocío González, quien con su peculiar mezcla de eficiencia y buen humor fue siempre de mucha ayuda en los trámites ante el posgrado; Gume, Andrés, Miguel, Rosario y la Sra. Alicia por su apoyo en la biblioteca. Pasé tiempo muy bonito en compañía de mis amigos del IBUNAM: Gabriela, Emilio, Carlos G., Israel, Rocío, Leonardo, Rosalinda, Monse, Valeria, Norberto, y de los amigos y compañeros del laboratorio: Angélica, Calixto, Azucena, Eva y Odette. Gracias también a mis amigos de siempre.

También quiero agradecer a mi familia, en especial a mi madre por toda su paciencia, comprensión y apoyo para que terminara este trabajo. Muchas gracias por las donaciones del equipo de medición y de todo tipo de fierritos, herencia de la familia.

Este trabajo fue apoyado por la beca de manutención CONACyT (Registro 172233), y el apoyo complementario DGEP, además del proyecto IN-229202 del programa PAPIIT. También recibió apoyo de la Botanical Society of America a través del premio Karling.

CONTENIDO

| | |
|--|----|
| RESUMEN Y ABSTRACT | 1 |
| INTRODUCCIÓN | 2 |
| EL GÉNERO <i>Bursera</i> COMO SISTEMA DE ESTUDIO | 6 |
| PROPIEDADES MECÁNICAS EXAMINADAS EN ESTE ESTUDIO | 13 |
| OBJETIVOS E HIPÓTESIS | 17 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 19 |
| NIVEL DE ORGANIZACIÓN INDIVIDUAL Y ORGÁNICO | 19 |
| 1. Métodos alométricos | 19 |
| 2. Estimación de tasas de crecimiento | 21 |
| NIVEL DE ORGANIZACIÓN TISULAR (MADERA Y CORTEZA) | 23 |
| CARACTERÍSTICAS BIOMECÁNICAS DE LAS RAMAS Y LOS TEJIDOS | 23 |
| 1. Pruebas de flexión y estimación de los parámetros mecánicos | 24 |
| 2. Análisis estadístico de los datos mecánicos | 27 |
| RESULTADOS | 30 |
| NIVEL DE ORGANIZACIÓN INDIVIDUAL Y ORGÁNICO | 30 |
| 1. Aspectos arquitectónicos generales de las especies | 30 |
| 2. Relaciones alométricas: escalamiento entre el diámetro, la longitud y el ángulo de las ramas | 31 |
| 3. Tasas de crecimiento promedio anual | 36 |
| NIVEL DE ORGANIZACIÓN TISULAR (MADERA Y CORTEZA) | 39 |
| CARACTERÍSTICAS BIOMECÁNICAS DE LAS RAMAS Y LOS TEJIDOS | 45 |
| 1. Rigidez a la flexión (<i>EI</i>) | 45 |
| 2. Segundo momento de área o momento de inercia (<i>I</i>) | 55 |
| 3. Módulo elástico o de Young (<i>E</i>) | 58 |
| DISCUSIÓN | 60 |
| NIVEL DE ORGANIZACIÓN INDIVIDUAL Y ORGÁNICO | 60 |
| 1. Relaciones alométricas: escalamiento entre el diámetro, la longitud y el ángulo de las ramas | 60 |
| 2. Tasas de crecimiento promedio anual | 64 |
| NIVEL DE ORGANIZACIÓN TISULAR (MADERA Y CORTEZA) | 66 |
| CARACTERÍSTICAS BIOMECÁNICAS DE LAS RAMAS Y LOS TEJIDOS | 67 |
| CONCLUSIONES | 72 |
| INTEGRACIÓN DE LA INFORMACIÓN BIOMECÁNICA Y ESTRUCTURAL | 72 |
| PERSPECTIVAS FUTURAS | 74 |
| LITERATURA CITADA | 78 |
| APÉNDICE I | 82 |
| APÉNDICE II | 88 |
| APÉNDICE III | 93 |
| APÉNDICE IV | 95 |

RESUMEN

Una de las presiones selectivas más importantes a nivel de los tallos de las plantas leñosas es para el sostén mecánico. No obstante, los trabajos biomecánicos en plantas no abordan este tema en un contexto filogenético. En contraste, este estudio examina biomecánicamente todas las especies de un clado de árboles tropicales (clado Simaruba, *Bursera*, Burseraceae) con una gran diversidad en morfología, anatomía y ambientes, con el fin de poner a prueba hipótesis básicas sobre el comportamiento mecánico de las ramas y su correlación con diferencias a nivel individual (tamaño, alometría, arquitectura, tasas de crecimiento), orgánico (estructura de las ramas) y tisular (proporción de madera, corteza y médula, y grado de almacenamiento de sustancias de reserva). Se encontró que las características estructurales y biomecánicas se correlacionan con condiciones ambientales y permiten identificar síndromes funcionales. Por un lado se encuentran las especies de los bosques tropicales caducifolios secos que se caracterizan por menores tasas de crecimiento, por cortezas más gruesas con mayor contenido de agua, y por maderas con mayor almacenamiento de almidón en la madera. La rigidez de las ramas y de la madera es menor, probablemente como resultado de la presencia de estas sustancias de reserva, y los individuos tienden a ser pequeños. Otro síndrome está representado por las especies de zonas riparias y bosques tropicales perennifolios, con árboles de mayor talla, mayores tasas de crecimiento, cortezas delgadas, y ramas y maderas más rígidas. Estos resultados biomecánicos proveen información funcional muy importante para estudios adaptativos que tomen en cuenta las relaciones interespecíficas dentro del clado.

ABSTRACT

One of the most important selective pressures in plant stems is that for mechanical support. Nevertheless, this issue has not been examined in a phylogenetic context in plant biomechanical studies. In contrast, this study examines all the species within a clade of tropical trees (Simaruba clade, *Bursera*, Burseraceae) with great morphological, anatomical and habitat diversity, to test basic hypothesis regarding mechanical behavior of branches, and its correlation with differences at the individual (size, architecture, allometry, growth rate), organic (branch structure) and tissue level (wood, bark and pith proportions and amount of storage tissue). Structural and biomechanical features correlate with environmental conditions and highlight functional syndromes. On one hand, species in dry tropical forests have lower growth rates, thick barks with high water storage, and wood with high storage volume. Wood and branch flexural stiffness is lower, probably as a consequence of the high level of storage, and the individuals are short. On the other hand, species from moister forests have taller trees with higher growth rates, thinner barks, and stiffer wood and branches. Biomechanical results provide vital functional data for testing adaptive hypotheses that take into account interspecific relationships.

INTRODUCCIÓN

Las plantas leñosas influyen fuertemente en los ambientes naturales sobre la Tierra. El tamaño y la densidad de los individuos, además del arreglo de sus tallos, afectan en gran medida la naturaleza de un hábitat. Por ejemplo, los bosques y los pastizales del Eje Neovolcánico comparten el clima y el tipo de suelo al ser ambientes vecinos; lo que establece la cantidad de radiación solar que llega al suelo y las otras características microambientales es la presencia o ausencia de árboles. La influencia de las plantas en sus ambientes ha recibido mucha atención en la literatura (Jones, 1983; Salati *et al.*, 1991). No obstante, el significado de las formas mismas en las plantas ha quedado poco estudiado. Se ha estudiado el efecto de formas en el ambiente, pero ¿qué significan las diferencias en forma entre las especies? ¿Qué diferencias funcionales existen entre las especies de un sitio o de un clado? ¿Qué procesos evolutivos han contribuido a la diversidad en formas de vida en las plantas? Con el fin de brindar información clave para comenzar a responder preguntas sobre la naturaleza adaptativa de la estructura de los árboles, el presente trabajo examina la relación forma-función en los tallos de un clado con una amplia gama en formas de vida en los bosques tropicales de México.

La perspectiva evolutiva es esencial para entender la relación entre la estructura y la función en los organismos. Desde la aparición de la teoría de la evolución por selección natural, se ha adjudicado la concordancia entre forma y función, una de las observaciones más contundentes en la biología, al proceso de adaptación. No obstante, el reconocimiento, origen e interpretación de las adaptaciones siguen siendo temas controversiales. Los estudios adaptativos han recibido numerosas críticas dirigidas principalmente a los siguientes puntos: 1. La manera frecuentemente arbitraria de identificar los caracteres y mantenerlos aislados unos de otros al interpretar su utilidad para el organismo; 2. La presunción de que todos los caracteres son adaptativos; 3. La presunción de que todas las características con utilidad para el organismo surgieron para su función actual (Lewontin, 1977; Gould y Lewontin, 1979; Gould y Vrba, 1982),

y que es posible extrapolar al tiempo evolutivo lo que se observa en la actualidad (Grandcolas y D'Haese 2003). El protocolo de Larson y Losos (1996) atiende a estas críticas a través de un marco filogenético en combinación con estudios detallados de la estructura y del desempeño de los caracteres. A casi diez años de la publicación de estas ideas, no existen trabajos que las apliquen en estudios adaptativos en plantas. Podrían encontrarse muchas razones, entre ellas el que seguir el protocolo resulta muy laborioso. Uno de los autores sigue optando por métodos tradicionales (reconocimiento de convergencias) para poner a prueba hipótesis adaptativas (Harmon *et al.* 2005). El retraso en la aplicación de estas ideas podría explicarse también por las particularidades del estudio de caracteres continuos. No fue posible abordarlos hasta el desarrollo de los métodos comparativos filogenéticos (MCF). Estos métodos permiten analizar estadísticamente los datos tomando en cuenta la autocorrelación por parentesco (Martins y Hansen 1996, 1997).

Para evaluar el carácter adaptativo de una característica, es necesario saber algo sobre su desempeño (Larson y Losos 1996; Le Galliard, *et al.* 2004). En el caso de las plantas, todos los tallos realizan tres funciones fundamentales: sostén mecánico, conducción y almacenamiento de agua y productos fotosintéticos. Este trabajo examina principalmente el desempeño biomecánico de las ramas y su relación con la forma y la construcción de estos tallos. Aunque conocemos mucho sobre las propiedades mecánicas de la madera a partir de ensayos sobre tablas, estamos lejos de entender la construcción mecánica de un árbol completo y la influencia de las propiedades mecánicas de la madera sobre su forma y arquitectura. Al reducir un tronco a tablas, se aísla a la madera de la corteza y de datos estructurales como el tamaño y la forma del tronco, además de que alteramos el comportamiento mecánico real al deshidratar el tejido (Niklas, 1992). Si queremos saber cómo los órganos de un árbol vivo y el árbol mismo interactúan con el ambiente (p. e., con el viento, la carga de epífitas, etc.), requerimos información que provenga de la estructura completa. Aun cuando los datos mecánicos de tablas han contribuido a esclarecer las causas próximas de las propiedades mecánicas de la madera (aunque seguimos sin entender

totalmente qué características anatómicas determinan la rigidez), estos no aportan prácticamente nada al entendimiento de los procesos evolutivos que han llevado a esa estructura. Para entender el origen de las relaciones estructura-función entre el comportamiento mecánico y las respuestas adaptativas, se deben desarrollar nuevos enfoques y metodologías sobre un sistema biológico adecuado.

El comportamiento mecánico de una estructura tan compleja como un árbol resulta de características como su tamaño, la geometría de su tronco y de sus ramas, y de su estructura a nivel de los tejidos y de las células. Por esta razón, este trabajo examina cómo se relaciona el comportamiento mecánico con características a diferentes niveles jerárquicos de la organización de las plantas. El nivel más alto es el individual y es aproximado a través de relaciones alométricas. Esto implica determinar cómo se correlaciona la mecánica con las relaciones largo-diámetro de los tallos y con sus tasas de adelgazamiento (cambio en el diámetro de la rama por unidad de longitud). A un nivel intermedio se encuentran los órganos, en este caso las ramas, y a uno más bajo, se examinan las proporciones de las grandes regiones anatómicas en los tallos: corteza, madera y médula¹. Documentar las proporciones de estos tejidos es fundamental, puesto que se esperan grandes diferencias en sus propiedades mecánicas y por lo tanto un efecto fuerte de sus variaciones volumétricas en el comportamiento mecánico de las ramas.

La madera o xilema secundario constituye la mayor parte del tallo en muchos árboles y suele ser la región que contribuye más a su sostén mecánico (Panshin y de Zeeuw, 1980). En la mayoría de las dicotiledóneas está formada por las fibras, células cuya función principal es mecánica, y los vasos, que son los conductos que llevan el agua a las hojas. La madera también puede ser sitio de almacenamiento de agua y almidón, principalmente en las células del parénquima y en las fibras. Por su parte, la corteza puede tener fibras que brindan sostén mecánico, pero en las especies estudiadas en este trabajo del género *Bursera* está formada

¹ Estas zonas suelen denominarse tejidos aunque no cumplen estrictamente con la definición de estar formadas por el mismo tipo celular. Por el contrario, la madera y la corteza representan conjuntos de tipos celulares sumamente heterogéneos.

principalmente por parénquima de paredes celulares delgadas y repleto de agua y almidón (obs. pers.). La corteza exfoliante característica de algunas especies del género *Bursera* es en realidad la capa más externa y delgada de la corteza y se denomina felema. La corteza total es de 10 a 20 veces más gruesa que esta capa. Finalmente, la médula es la zona central de los tallos y es la más uniforme de las tres zonas anatómicas, pues está compuesta exclusivamente de parénquima con paredes delgadas². Estas enormes diferencias en construcción hacen suponer que las propiedades mecánicas entre los tejidos serán muy distintas. Uno de los objetivos más importantes de este trabajo es caracterizar estas propiedades. La corteza ha sido muy poco estudiada desde el punto de vista mecánico (Niklas, 1999), aunque es determinante, junto con la madera, en el comportamiento mecánico de los tallos en los árboles vivos.

Aun cuando los trabajos con aproximación biomecánica han cobrado importancia en los últimos años, en su mayor parte se enfocan al análisis de una sola especie, y en ocasiones se comparan dos o más, pero casi no existen trabajos biomecánicos con un contexto filogenético (Speck, *et al.*, 2003). Para este trabajo se eligió un clado con ocho especies arbóreas con una alta variación en tamaño, arquitectura, proporción de tejidos (médula, madera y corteza) y anatomía. La selección de un grupo de especies cercanamente emparentadas con mucha variación entre ellas permite poner a prueba hipótesis adaptativas que tomen en cuenta el efecto del parentesco. Otro sesgo en los análisis biomecánicos está en el tipo de ambientes donde crecen las plantas estudiadas. El bosque tropical caducifolio ha sido prácticamente ignorado en los estudios biomecánicos pues casi todos analizan especies de zonas templadas (p. e. Mattheck y Kubler, 1997; Mattheck, 1998; Niklas, *et al.*, 2000; Spatz y Bruechert, 2001), del trópico húmedo (p. e. Fisher y Honda, 1979; Rowe y Speck, 1996; Sterck y Bongers, 1998) o especies de importancia económica y cultivares (p. e. Alméras, *et al.*, 2000). Sin embargo, el trópico seco presenta la

² La escasez de la médula, su posición en el centro del tallo, cerca de lo que se conoce en mecánica estructural como eje neutro (zona no sometida a tensión ni compresión), y su estructura parecida al uncel hacen pensar que no tiene ningún papel mecánico en los tallos.

máxima diversidad en formas de vida, muchas de las cuales son exclusivas de estos ambientes o tienen una menor representación y relevancia en los bosques húmedos (Medina, 1995).

Algunas investigaciones han mostrado que la diversidad anatómica y ontogenética en plantas ha sido subestimada al excluir al trópico seco (Olson y Carlquist, 2001; Olson, 2003). Es muy probable que esta misma situación se presente en la estimación de la diversidad de adaptaciones biomecánicas en las plantas superiores. Muchas de las especies de estos ambientes presentan estrategias de almacenamiento que no se encuentran en plantas de bosques templados o tropicales húmedos. Una de estas estrategias es el almacén de material de reserva (p. e., agua y almidón) en los tallos, y es uno de los mecanismos que presentan las especies de *Bursera* seleccionadas para enfrentar condiciones adversas.

Aunque el enfoque de este trabajo es principalmente biomecánico, no se deja de lado el aspecto funcional del almacenamiento en los tallos (la tercera función de los tallos, la conducción, ha sido mucho más estudiado, e.g. Hacke y Sperry, 2001). Al incluir el clado especies tanto de ambientes húmedos como de localidades muy secas, se cubre una amplia gama de fenologías relacionadas con el nivel de humedad a lo largo del año. Este trabajo presenta información que sugiere que factores que favorecen más almacenamiento de agua y productos fotosintéticos son favorecidos en ambientes secos y que estos factores impactan de manera directa el desempeño mecánico de las ramas y la forma misma del árbol.

EL GÉNERO *Bursera* COMO SISTEMA DE ESTUDIO

Para examinar las complejas interacciones entre los diferentes niveles jerárquicos mencionados y las propiedades mecánicas, *Bursera* provee un sistema ideal. El género incluye especies con un alto grado de variación en formas de vida, desde árboles de 35 metros en el bosque tropical subcaducifolio y pequeños arbustos desérticos, hasta epífitas en bosques húmedos. El género es representativo del bosque tropical caducifolio mexicano y abarca aproximadamente 100 especies de árboles y arbustos que se distribuyen desde California hasta

Sudamérica. La radiación del género ha sido extraordinaria en el trópico seco mexicano, en donde el 80% de todas las especies se encuentra presente. La más alta diversidad se encuentra en la Depresión del Balsas (Rzedowski y Kruse, 1979).

Las reconstrucciones filogenéticas con base en datos moleculares más recientes indican que el taxón actualmente reconocido como *Bursera* engloba dos géneros (Fig. 1). El primero incluye a *Bursera* subg. *Bursera*, que agrupa a las especies con corteza exfoliante y es el grupo hermano de *Commiphora*, género casi restringido al viejo mundo. El otro género corresponde a lo que actualmente se conoce como *Bursera* subg. *Bullockia*, usualmente carente de la corteza exfoliante y grupo hermano del clado anterior, por lo que seguramente será renombrado como *Elaphrium* (Weeks y Simpson, 2001, 2002).

Las ocho especies seleccionadas para este estudio forman parte de *Bursera* subg. *Bursera* y constituyen un clado con buen apoyo de acuerdo a reconstrucciones filogenéticas recientes basadas en caracteres moleculares (Becerra y Venable, 1999; Becerra, 2003) (Fig. 1).

Comúnmente estos árboles se conocen como “mulatos” y el nombre del clado se deriva del epíteto de su especie más ampliamente distribuida (*B. simaruba*). Este grupo incluye especies distribuidas en ambientes que abarcan un intervalo de humedad muy extenso, desde bosque tropical caducifolio muy seco hasta selva alta perennifolia. La diversidad arquitectónica también es amplia e incluye árboles muy altos con ramas rectas (p. e., *Bursera acuminata*), especies con ejes arqueados y coronas anchas y redondeadas (p. e., *B. grandifolia*) y árboles con ramas de crecimiento sinuoso y apoyadas en ramas vecinas (*B. instabilis*). Algunas especies son muy similares en arquitectura pero difieren fuertemente en tamaño (p. e., *B. simaruba* y *B. longipes*) (Figs. 2 a 4). Las diferencias arquitectónicas y en tamaño más importantes entre especies se incluyen en el Cuadro 1.

Todas las especies analizadas presentan en mayor o menor grado cicatrices anulares en las ramas que resultan de la parte final del crecimiento anual, tal y como sucede con otras especies de plantas (Pérez y Franco, 2000). El conteo de estos anillos permite conocer la edad de

cualquier porción de la rama. Con esto puede darse seguimiento a los diversos parámetros de interés a lo largo del desarrollo ontogenético de las ramas, ventaja que no se presenta frecuentemente en los estudios biomecánicos en plantas.

La presencia de esta diversidad ambiental, en tamaño y arquitectura, relacionada con una abundancia diferencial de los tejidos complejos (madera, corteza y médula) y otras variaciones anatómicas, hacen de este clado un sistema idóneo para conocer las relaciones entre las propiedades mecánicas de la madera y las variables mencionadas. Permiten además abordar el análisis de manera jerárquica a diferentes niveles de la organización de las plantas partiendo del individuo completo (representado por la forma de vida y algunas propiedades alométricas), pasando por el órgano (estudio de las propiedades a nivel de las ramas), hasta llegar al nivel tisular (proporción de tejidos complejos). Los objetivos, hipótesis y el análisis siguen esta secuencia de presentación y de discusión.

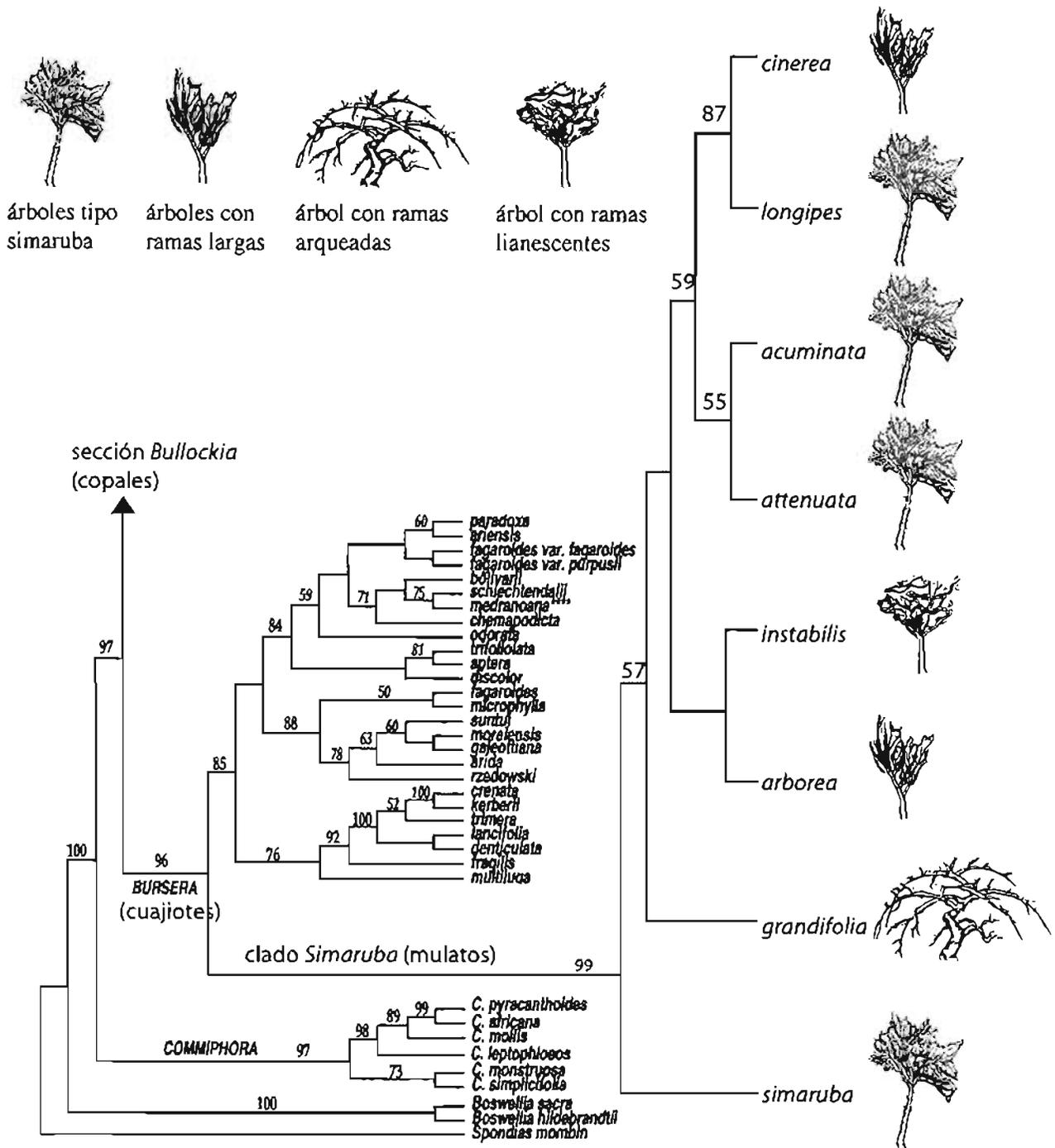


Figura 1. Relaciones filogenéticas de las especies del clado *Simaruba* y su contexto dentro de *Bursera* s.l., basado en secuencias de ITS1, ITS2 y 5.8s. Los números sobre las ramas son valores porcentuales de bootstrap (Becerra 2003). En esta reconstrucción, *Commiphora* es el grupo hermano del clado subg. *Bursera* + *Bullockia*. El clado *Simaruba* se encuentra en el subgénero *Bursera* y es el taxón hermano del resto del subgénero. La mayoría de las especies del clado son árboles de tamaño variable con arquitectura y relaciones alométricas similares. Aquí se les denomina “árboles tipo simaruba” por la especie con distribución más amplia dentro del clado (*B. simaruba*). Además, se destacan especies con formas llamativas, como los árboles con ramas más largas de lo esperado dado su diámetro basal, un árbol con ramas corpulentas y arqueadas (*B. grandifolia*), y el árbol con ramas lianescentes (*B. instabilis*).

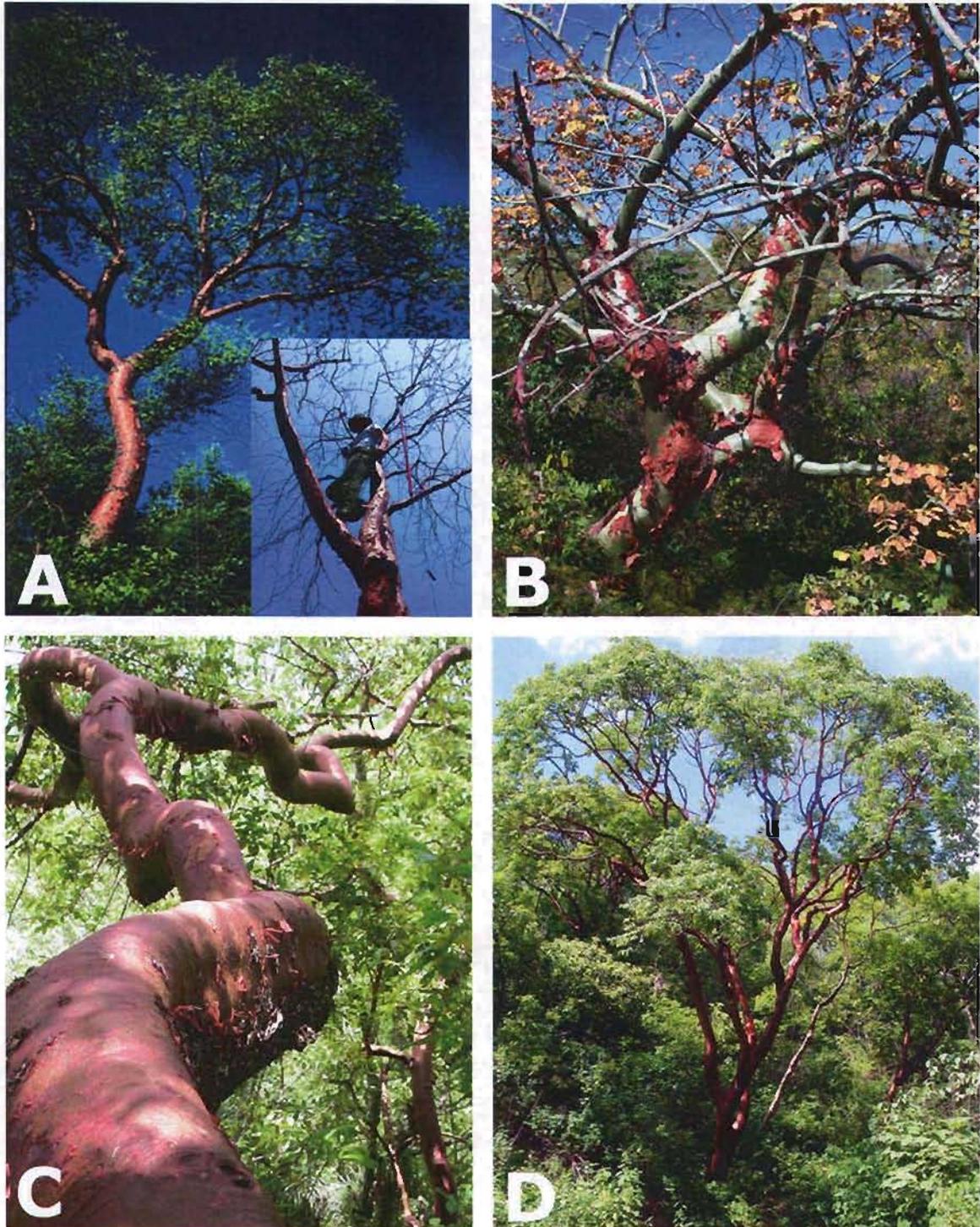


Figura 2. Formas de vida de las especies del clado Simaruba de zonas secas. A. *Bursera longipes*, la especie más pequeña del clado. El recuadro pequeño muestra su tamaño reducido. B. *B. grandifolia*, mostrando su abundante ramificación desde la base y sus ramas gruesas y arqueadas. C, D. *B. cinerea*. C. Larga rama horizontal; nótese la forma elíptica de la rama en corte transversal, que incrementa su momento de inercia. D. Hábito, mostrando la ramificación desde la base de los troncos largos.

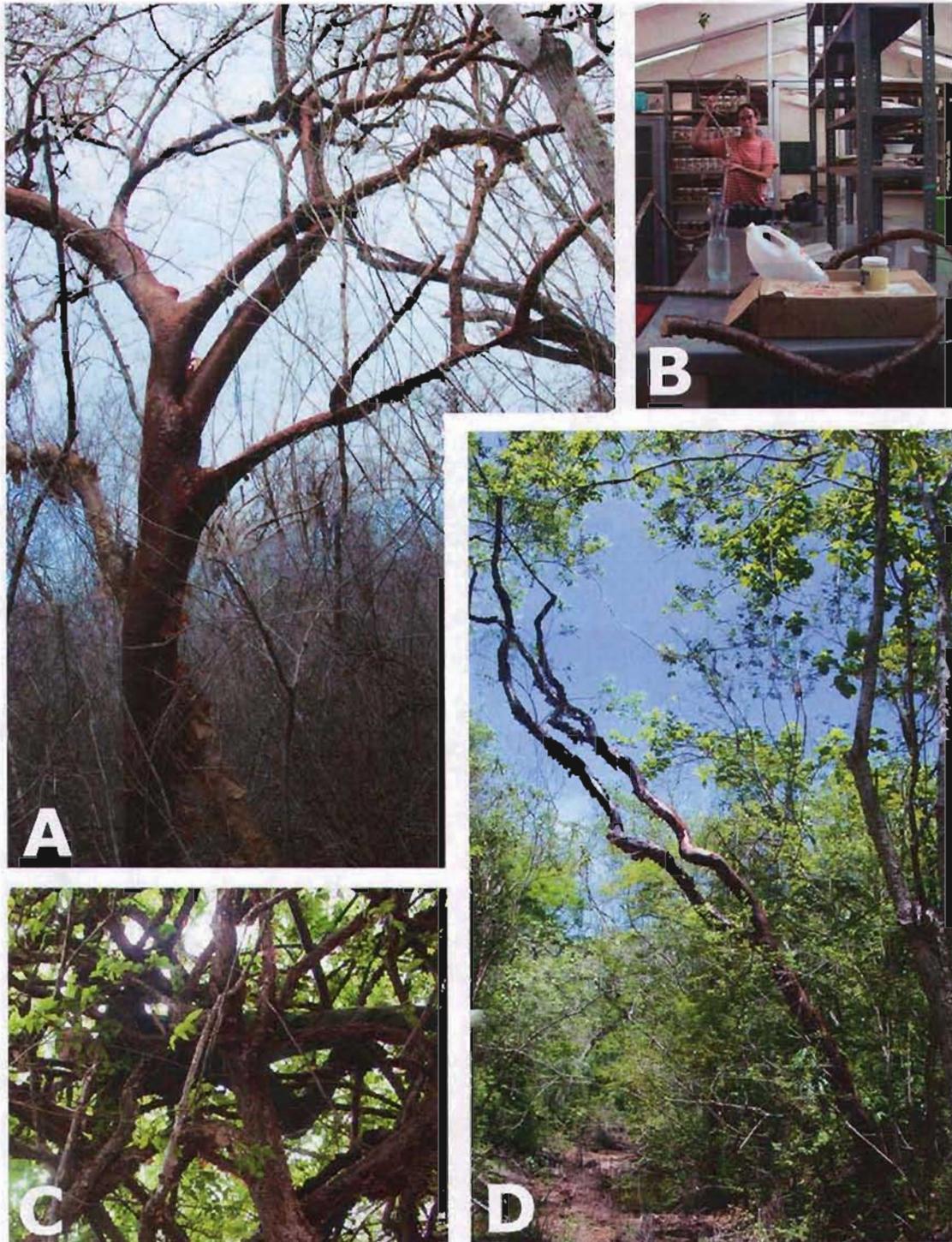


Figura 3. *Bursera instabilis* y *B. arborea*: las especies más divergentes del estudio. A-C. *B. instabilis*. A. Hábito mostrando ramas basales que se autosostienen. B. Rama lianescente que no puede sostener su propio peso. C. Vista de la copa desde la tierra, mostrando las ramas lianescentes que caracterizan a los individuos viejos. Nótese la persona acostada en esta copa. D. *B. arborea*, hábito, mostrando su tronco muy largo y delgado.

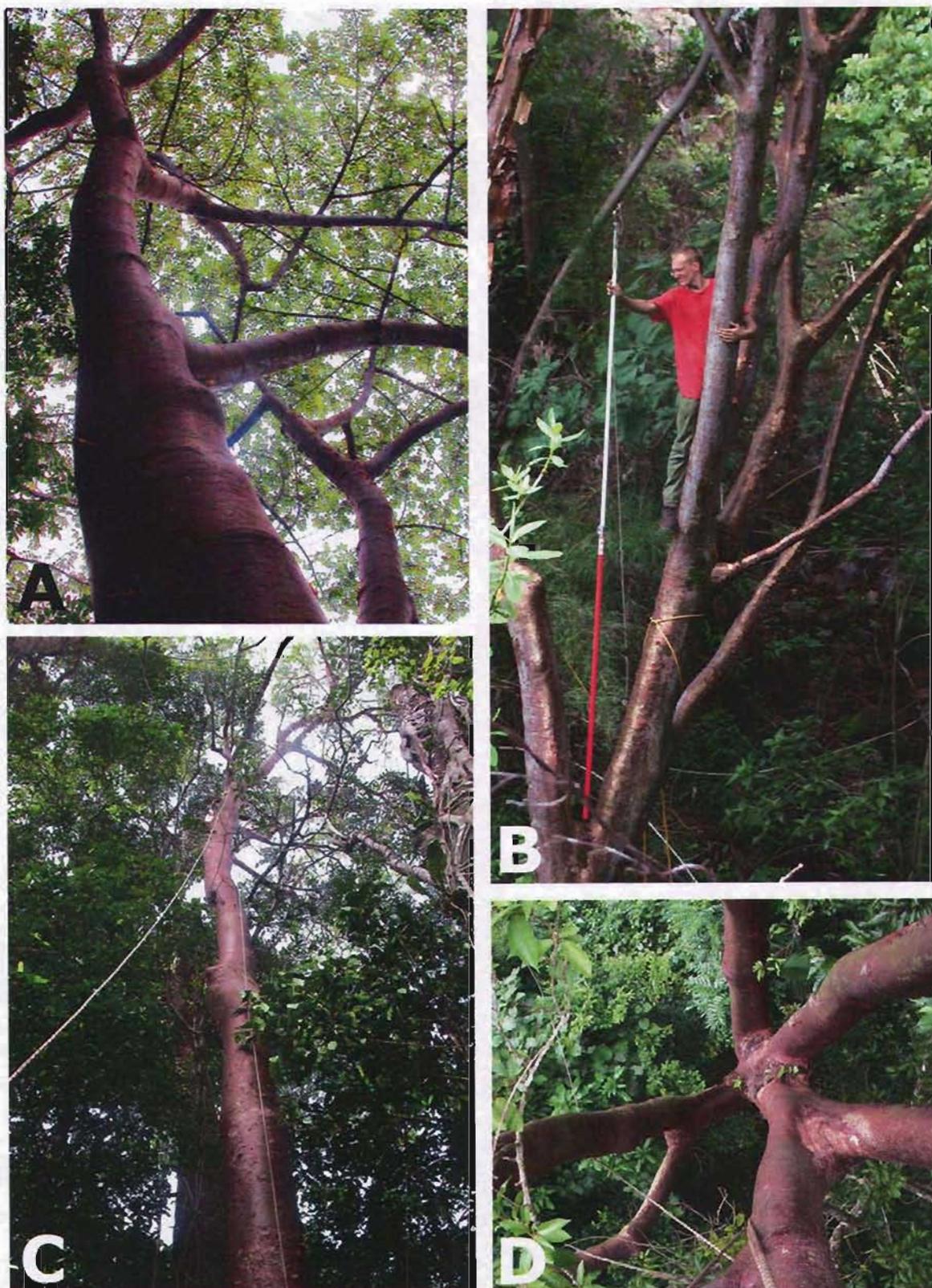


Figura 4. Especies de ambientes más húmedos. A. *B. attenuata*, mostrando un tronco principal muy alto ramificado en su último tercio. B. *B. acuminata*, con ramas largas y delgadas. C. *B. simaruba*, mostrando el tronco principal muy alto, ramificando después de los 15 metros de altura. D. Base de la copa de *B. simaruba*.

Cuadro 1. Diferencias más importantes y distribución de las ocho especies seleccionadas. Tomado de Toledo (1982), McVaugh y Rzedowski (1965), Rzedowski y Guevara-Féfer (1992), Rzedowski *et al.* (2004) y de material de herbario. La información sobre arquitectura se deriva de observaciones en el campo. A: altura, D: diámetro, generalmente a la altura del pecho, BT: bosque tropical.

| Especie | Tamaño (m) | Hábito | Distribución | Hábitat |
|-----------------------|-------------------------------|--|---|--|
| <i>B. longipes</i> | A: 3-10(13)m D: 14-25 cm | Árbol de baja estatura, con ramas cortas, rectas. | Depresión oriental del Balsas | BT caducifolio, 400-1400 msnm |
| <i>B. instabilis</i> | A: 5-8 m D: 12-30 cm | Árbol de baja estatura, con ramas rectas cuando jóvenes, que se toman sinuosas con la edad y se recargan en las ramas vecinas. | Costa del Pacífico desde Jalisco hasta Oaxaca | BT caducifolio y BT sub-caducifolio, baja elevación. |
| <i>B. arborea</i> | A: 3-12 m D: 20-35 cm | Árbol o arbusto de baja estatura, con ramas cortas y rectas, con tendencia a ser erectas. | Costa del Pacífico desde Sinaloa hasta Oaxaca | BT caducifolio, baja elevación |
| <i>B. grandifolia</i> | A: 2.5-18 m D: 50 cm | Árbol de baja estatura, con ramas arqueadas, copa grande y redondeada. | Desde Sonora y SO de Chihuahua hasta Chiapas | BT caducifolio |
| <i>B. attenuata</i> | A: 5-15 m D: 35-45 cm | Árbol de estatura mediana, con ramas rectas, largas formando copas grandes. | Sinaloa y Nayarit | Selva mediana subperennifolia, bajas elevaciones (600 a 1000 msnm) |
| <i>B. cinerea</i> | A: 15(20) m D: hasta 30 cm | Árbol alto, con ramas largas, rectas y erectas. | Oaxaca y Veracruz | BT caducifolio, altitudes entre 1100 y 1700 m |
| <i>B. acuminata</i> | A: 5-25 m D: 40-80 cm | Árbol de gran estatura, con ramas rectas, largas que forman copas grandes. | Jalisco y Michoacán | Selva mediana subperennifolia, |
| <i>B. simaruba</i> | A: 4-30(35)m D: hasta 1m | Árbol de corteza externa rojiza, café rojiza o verdosa, exfoliante en tiras delgadas. Tiende a ser la especie más alta del grupo, posee ramas rectas y largas. | Amplia, desde N de México y extremo SE de EEUU, Centroamérica y las Antillas, hasta N de Brasil. En México desde Sonora y Tamaulipas a Chiapas y Yucatán. | BT perennifolio y subcaducifolio, márgenes del bosque mesófilo de montaña y encinares, entre 400 y 1200 msnm |

PROPIEDADES MECÁNICAS EXAMINADAS EN ESTE ESTUDIO

El comportamiento mecánico de las ramas será estudiado a partir de la rigidez a la flexión (EI), del momento de inercia (I) y del módulo elástico o de Young (E). El primer parámetro describe la resistencia de la estructura a ser flexionada, misma que depende del tamaño y la geometría de dicha estructura y de las características mecánicas del material. El momento de

inercia es el parámetro mecánico que refleja la geometría del área que tiene un corte transversal de la estructura y toma en cuenta el plano en que se estará flexionando ésta. Más allá de una simple medida del tamaño o de la forma, el momento de inercia refleja la disposición del material en el espacio y cómo contribuye ésta a la resistencia de la estructura a ser flexionada en una dirección determinada. Por ejemplo, una barra maciza de acero con forma circular y con radio igual a un cm tiene un área en corte transversal de 3.14 cm^2 . Un tubo con la misma cantidad de acero tiene un radio externo de 1.41 cm y uno interno de un cm. La experiencia práctica diría que es más fácil doblar la barra maciza, y esto sucede así por las grandes diferencias en el momento de inercia. Para la barra sólida I es equivalente a 0.785 cm^4 , mientras que para la tubular es 2.32 cm^4 , tres veces mayor que para la barra sólida. Con la misma cantidad de material, la configuración tubular será una estructura mucho más resistente a la flexión (Fig. 5C).

Cuando la barra se flexiona, aplicando presión desde arriba, la región inferior sufre tensión y la superior está sometida a compresión. Estos esfuerzos disminuyen hasta llegar a la zona central de la barra, en donde no está presente ni la tensión ni la compresión. Esa región se conoce como eje neutro. Entre más alejado de este eje esté el material de la estructura, mejor será la resistencia de la misma a la flexión. Es por esto que la barra tubular tiene una rigidez mayor a la flexión que la sólida. Una misma estructura también puede presentar diferente rigidez según el plano en el que se realice la flexión. Para anticipar el comportamiento de una estructura en flexión hay que ubicar al eje neutro (Fig. 5A). En una rama, la región más periférica está ocupada por la corteza, que es por lo tanto la zona con mayor concentración de esfuerzos por tensión y compresión. La ubicación de un tejido sin refuerzo mecánico en la zona de mayores esfuerzos durante la flexión es intrigante. En este trabajo, se examina el papel de la corteza y su contribución a la mecánica de la rama.

Los árboles y muchas otras estructuras vivas tienen momentos de inercia que cambian constantemente de acuerdo a sus necesidades mecánicas. La madera se produce a lo largo de toda

la vida de un árbol y es posible conocer las fuerzas mecánicas a las que estuvo sometido un tronco observando su configuración tridimensional (Fig. 5B) (Matheck, 1998).

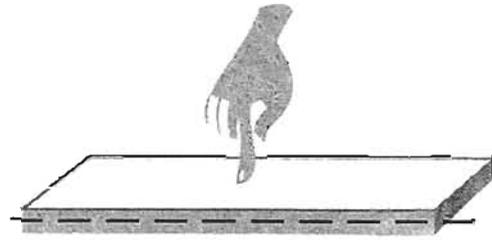
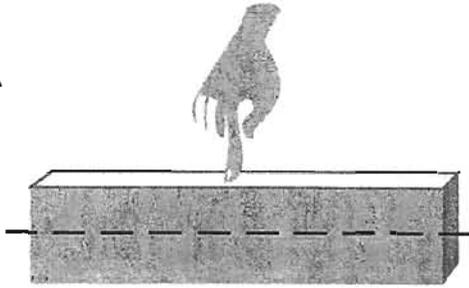
En contraste con el momento de inercia, que refleja características geométricas de la estructura en cuestión, el módulo elástico o de Young (E) es una propiedad del material, independientemente de la forma o el tamaño de la estructura. Suele expresarse en unidades de fuerza por unidad de área, usualmente Newtons sobre metro cuadrado (N/m^2). En las plantas, el módulo elástico refleja las características anatómicas del tejido (Niklas, 1992).

El producto del momento de inercia y del módulo elástico da como resultado la rigidez de la estructura. La rigidez describe muy bien elementos ingenieriles como las vigas. Estas estructuras suelen estar hechas de un único material homogéneo. Los árboles son estructuras mucho más complejas. La corteza y la madera difieren notablemente en su estructura anatómica y, en las pocas comparaciones que se han hecho, también en su comportamiento mecánico (Niklas, 1999). Al hablar de las propiedades mecánicas a nivel de la estructura, este trabajo se refiere a las propiedades de la rama completa. Así, al mencionar la rigidez a la flexión estructural (EI_{estr}) se estará refiriendo a la rigidez del tallo completo. Cuando se mencione el módulo elástico de la estructura (E_{estr}), se estará implicando el módulo del tejido que resultaría de mezclar la madera y la corteza en un tejido mixto (Speck y Rowe, 1999). El momento de inercia estructural (I_{estr}) estará definido por las dimensiones de la rama considerando todos sus componentes tisulares. Estos mismos parámetros se calculan para la madera y para la corteza. Este trabajo será la primera contribución que examine todas estas propiedades mecánicas en los miembros de un clado.

Es más difícil doblar la misma tabla orientada así....

....que así...

A



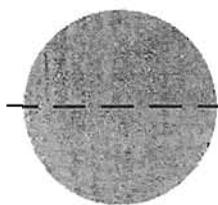
...porque tiene más material alejado del eje neutro (línea rayada)



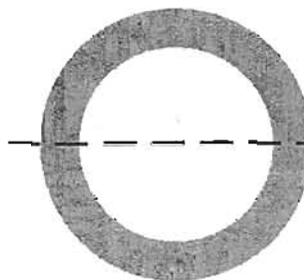
B Los árboles ajustan sus momentos de inercia; este copal (*Bursera* subg. *Bullockia*) tiene ramas que se aproximan a una viga en forma de *I*. Las ramas han crecido preferencialmente en las zonas inferior y superior, produciendo estructuras análogas a la tabla arriba a la izquierda. Esta construcción es mucho más ligera que la de una rama redonda con el mismo momento de inercia y económica en términos de productos fotosintéticos.

C

Dos estructuras cilíndricas de acero de área idéntica en sección transversal: el tubo, con más material alejado del eje neutro, tiene un valor de I casi tres veces más grande que la barra sólida.



$$I = 0.785 \text{ cm}^4$$



$$I = 2.32 \text{ cm}^4$$

Figura 5. El momento de inercia (I).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Además de ser el primer trabajo comparativo en biomecánica y extender el estudio de la biomecánica en plantas a especies del bosque tropical caducifolio, este proyecto explora las relaciones entre las propiedades mecánicas y las características propias de varios niveles de organización de una planta: el nivel tisular, orgánico e individual. Las hipótesis del estudio y los objetivos particulares asociados a cada una de ellas, pueden ser agrupadas de la siguiente manera:

1. Correlaciones forma de vida-tejido (almacenamiento/sostén)

Se espera que el grado de corpulencia de los tallos (evaluado con la relación alométrica diámetro:largo) esté asociado con una mayor proporción de tejido para almacenamiento de agua en relación al tejido de sostén. Aquellas especies de áreas más húmedas tendrán menos tejido de almacenamiento y por tanto una mayor altura que sus contrapartes en áreas con menor disponibilidad de agua (p. e. el bosque húmedo de *Bursera simaruba* vs. la zona seca ocupada por *B. longipes* o *B. grandifolia*).

Objetivos de este grupo de hipótesis: Determinar las relaciones que existen entre el tamaño de la planta, su grado de corpulencia y la proporción de tejidos de almacenamiento y sostén. Todo esto a nivel de las ramas.

2. Correlaciones forma de vida-órgano-características biomecánicas

La forma de vida tiene repercusiones en las características biomecánicas de una planta que pueden ser evaluadas a nivel del órgano (de la estructura en términos propios de la ingeniería), en este caso en la rama. Se espera que las relaciones alométricas caracterizadas por un incremento considerable en el diámetro por unidad de longitud sean indicadoras de estructuras menos rígidas (bajos módulos elásticos estructurales). En consecuencia ramas de menor rigidez tenderán a desviarse menos de la vertical que ramas más rígidas.

Objetivos de este grupo de hipótesis: Conocer las relaciones entre el grado de corpulencia (grosor), la postura de las ramas (ángulo respecto de la vertical) y la rigidez estructural a este nivel.

3. Correlaciones tejido (madera/médula/corteza)-características biomecánicas

El arreglo de los tipos celulares determina en parte las propiedades biomecánicas a nivel de la estructura, esto es de la rama. Se propone que las proporciones madera:corteza estén correlacionadas con las propiedades mecánicas de la estructura. Es de esperar que tallos con corteza muy abundante presenten madera más flexible y que las especies con madera parenquimatosa tengan tallos gruesos, de menor rigidez y una corteza con fuerte aportación al sostén de las ramas jóvenes.

Objetivos de este grupo de hipótesis: Determinar las correlaciones entre la rigidez y la proporción de los distintos tejidos (madera y corteza). Medir los módulos de la madera y de la corteza y realizar comparaciones entre las especies seleccionadas y con datos publicados para otros grupos de plantas.

4. Correlaciones entre el comportamiento mecánico y la edad y características alométricas como el diámetro de la rama

Se someterá a prueba la hipótesis de que el comportamiento mecánico estará más correlacionado con el diámetro de la rama que con su edad absoluta.

Objetivos de esta hipótesis: Estimar la edad de cada segmento de rama sometido a pruebas biomecánicas y medir variables alométricas de cada segmento. Realizar los análisis mecánicos y los relativos a las características estructurales considerando a la edad por un lado y al diámetro por el otro, comparando los ajustes obtenidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Esta sección sigue un orden descendiente en cuanto al nivel de organización. Comienza con los materiales y métodos utilizados para abordar el nivel individual y orgánico, que consistieron básicamente en métodos para estimar relaciones alométricas y tasas de crecimiento en las ramas. Le sigue la parte correspondiente al nivel de tejidos, en donde se cuantifica su área porcentual. Por último, se describen los métodos biomecánicos utilizados para determinar el comportamiento a nivel de las ramas y los tejidos, además de detallar el análisis estadístico de estos datos.

Para la colecta del material, la toma de mediciones alométricas y la realización de pruebas biomecánicas, se realizaron salidas de campo a las localidades mencionadas en el Apéndice III, que también incluye la lista de colectas. Todas las muestras tienen un respaldo que será depositado en el Herbario Nacional (MEXU).

NIVEL DE ORGANIZACIÓN INDIVIDUAL Y ORGÁNICO

1. MÉTODOS ALOMÉTRICOS

La información alométrica es el criterio principal para evaluar la corpulencia y junto con la abundancia de la corteza y la arquitectura general del árbol, permitió diferenciar entre formas de vida.

Para cada especie se seleccionaron tres o cuatro árboles adultos en buen estado. Sobre estos individuos se realizaron mediciones alométricas en el tronco y en las tres primeras ramas encontradas a partir de la base (ramas de mayor edad). Se registró el diámetro basal del tronco por encima de cualquier ensanchamiento local y el ángulo formado con la vertical, además de la altura del tronco hasta la primera ramificación. En las ramas se midió el diámetro basal (estimado a partir del perímetro), el ángulo de la base respecto de la vertical y la longitud desde la base hasta el ápice. Las mediciones fueron realizadas directamente sobre el árbol, evitando el error que

conllevar hacer estimaciones sobre fotografías. Para medir las variables fue necesario trepar al árbol utilizando equipo de ascenso. Solamente en los casos en donde la rama era inaccesible (menos de 10%) se utilizaron fotos para estimar la longitud total. Se midieron 26 árboles y 78 ramas para las ocho especies.

De cada individuo se seleccionaron cuatro o cinco ramas rectas para las pruebas biomecánicas, con una longitud variable según la especie. En cada una se midió el diámetro, la longitud total y el ángulo formado con la vertical. En caso de presentar forma elíptica en corte transversal, los diámetros en el eje mayor y menor fueron registrados. Estos datos fueron reunidos con aquellos de las ramas principales (de mayor edad) para el cálculo de las relaciones alométricas entre el diámetro, la longitud y el ángulo.

Reuniendo los datos de las tres ramas más basales de cada árbol y las podadas para pruebas mecánicas, se obtuvieron matrices de correlación (Pearson) con todas las combinaciones entre las variables diámetro, largo y ángulo de las ramas. La información de diámetro (D) y longitud total (L) se sometió a análisis de regresión lineal simple (LS) y de eje mayor reducido (modelo II o RMA , Sokal y Rohlf, 1995) para calcular los exponentes de escalamiento. A partir de LS se obtienen los parámetros para RMA , regresión que considera la existencia de errores de medición en ambas variables, y no solamente en la dependiente, tal y como lo supone la regresión LS . Los datos se transformaron logarítmicamente dada la diferencia en órdenes de magnitud de las variables y el incremento en el coeficiente de correlación observado después de la transformación (Niklas, 1994). La relación alométrica queda entonces tipo Huxley (Niklas, 1994):

$$L = \beta D^\alpha$$

que después de la transformación queda como:

$$\log L = \log \beta + \alpha \log D$$

donde,

D : diámetro de la rama

L : longitud de la rama

α : exponente de escalamiento

β : coeficiente de escalamiento

Para los exponentes de escalamiento (α_{LS} y α_{RMA}) de cada especie se calculó un intervalo de confianza del 95%. Adicionalmente, dichos exponentes se sometieron a comparaciones no planeadas de coeficientes de regresión utilizando el método de Tukey-Kramer (Sokal y Rohlf, 1995). Un nivel de significancia global de 0.28 fue utilizado para obtener niveles de significancia de 0.01 para las pruebas individuales. El valor de β no se presenta transformado a escala lineal. El término β no fue comparado, por lo que no se hacen las correcciones correspondientes por el sesgo que surge al transformar los datos (Niklas, 1994). Los exponentes de escalamiento son también comparados con exponentes para otros grupos de plantas reportados en la literatura.

2. ESTIMACIÓN DE TASAS DE CRECIMIENTO

En las ramas destinadas a las pruebas biomecánicas se contabilizaron las cicatrices anulares a simple vista. La edad total calculada fue corroborada contando los anillos de crecimiento de la madera siempre que fue posible y con ayuda de una lupa. Una vez conocida la edad en cualquier punto de la rama, se midieron el diámetro y la longitud de segmentos a intervalos trianuales (ocasionalmente anuales) para determinar las tasas de crecimiento en longitud y diámetro de cada rama.

Para cada rama se realizaron regresiones lineales simples con la edad como variable explicativa y el diámetro o la longitud acumulada como variables de respuesta:

$$\text{diámetro} = \beta_0 + \beta_1 \text{edad}$$

$$\text{longitud acumulada} = \beta_0 + \beta_1 \text{edad}$$

El coeficiente asociado a la edad (β_1) es la tasa de crecimiento. Como los datos provienen de mediciones a lo largo de una misma rama, existe autocorrelación entre ellos. Para estimar

parámetros corregidos por la presencia de este problema, se construyeron matrices de varianzas y covarianzas para cada rama con la siguiente estructura:

| EDAD | 3 | 6 | 9 | 12 | 15 | 18 | ... | n |
|-------------|-----------------|-----------------|-----------------|------------------|------------------|------------------|------------|-----------------|
| 3 | σ^2_3 | $\sigma_{3,6}$ | $\sigma_{3,9}$ | $\sigma_{3,12}$ | $\sigma_{3,15}$ | $\sigma_{3,18}$ | ... | $\sigma_{3,n}$ |
| 6 | $\sigma_{6,3}$ | σ^2_6 | $\sigma_{6,9}$ | $\sigma_{6,12}$ | $\sigma_{6,15}$ | $\sigma_{6,18}$ | ... | $\sigma_{6,n}$ |
| 9 | $\sigma_{9,3}$ | $\sigma_{9,6}$ | σ^2_9 | $\sigma_{9,12}$ | $\sigma_{9,15}$ | $\sigma_{9,18}$ | ... | $\sigma_{9,n}$ |
| 12 | $\sigma_{12,3}$ | $\sigma_{12,6}$ | $\sigma_{12,9}$ | σ^2_{12} | $\sigma_{12,15}$ | $\sigma_{12,18}$ | ... | $\sigma_{12,n}$ |
| 15 | $\sigma_{15,3}$ | $\sigma_{15,6}$ | $\sigma_{15,9}$ | $\sigma_{15,12}$ | σ^2_{15} | $\sigma_{15,18}$ | ... | $\sigma_{15,n}$ |
| 18 | $\sigma_{18,3}$ | $\sigma_{18,6}$ | $\sigma_{18,9}$ | $\sigma_{18,12}$ | $\sigma_{18,15}$ | σ^2_{18} | ... | $\sigma_{18,n}$ |
| ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ | ⋮ |
| n | $\sigma_{n,3}$ | $\sigma_{n,6}$ | $\sigma_{n,9}$ | $\sigma_{n,12}$ | $\sigma_{n,15}$ | $\sigma_{n,18}$ | ... | σ^2_n |

Como generalmente se midieron los incrementos en diámetro o longitud acumulada cada tres años, se estimó una varianza para la muestra formada por todos los datos de edad 3 de las ramas pertenecientes a una misma especie. Ese dato se colocó en la entrada marcada como σ^2_3 . De la misma manera, se calcularon las varianzas para los datos de edad 6 (σ^2_6), 9 (σ^2_9), 12 (σ^2_{12}), etc., que fueron colocadas en la diagonal de la matriz.

En las entradas fuera de la diagonal se ubicaron los estimados de autocovarianza. En general, la autocovarianza es una medida de la dependencia entre los datos que forman una secuencia en una serie de tiempo. En este caso describe la estructura de la dependencia entre las medidas tomadas a lo largo de una misma rama. Para reflejar esta dependencia se obtuvieron las autocovarianzas promedio a diferentes rezagos a partir de los datos de una misma rama. Por ejemplo, la autocovarianza promedio a rezago uno fue colocada en las entradas en que hay una unidad de distancia (tres años) entre las edades, es decir, en las entradas $\sigma_{3,6}$, $\sigma_{6,9}$, $\sigma_{9,12}$, $\sigma_{12,15}$, $\sigma_{15,18}$, etc. La autocovarianza promedio a rezago dos se insertó en las entradas $\sigma_{3,9}$, $\sigma_{6,12}$, $\sigma_{9,15}$, $\sigma_{12,18}$, etc. Se hizo esto con las autocovarianzas a los diferentes rezagos hasta llenar el triángulo superior, que por tratarse de una matriz simétrica, fue reflejado en el triángulo inferior. Este procedimiento se siguió tanto para las tasas de crecimiento en diámetro como para las tasas de crecimiento en longitud. Cabe mencionar que no fue posible promediar las autocovarianzas a un mismo rezago entre las diferentes ramas por no presentar éstas patrones de autocorrelación similares.

Ya con las matrices construidas, se estimaron los parámetros de regresión para cada una de las ramas. Las tasas de crecimiento estimadas (β_i) para cada rama fueron sometidas a análisis de varianza para encontrar diferencias interespecíficas en el crecimiento anual en diámetro y en longitud. Los análisis estadísticos de esta sección fueron realizados con el paquete S-Plus 2000.

NIVEL DE ORGANIZACIÓN TISULAR (MADERA Y CORTEZA)

En general, los tallos estudiados tienen una forma externa bastante circular en un corte transversal, geometría que se conserva en la región de la madera y de la médula. Para evaluar la abundancia de los tres tejidos, se registraron los diámetros de la madera, la corteza y la médula en tallos de diferentes diámetros y edad (los registros se tomaron en los segmentos probados mecánicamente que serán descritos en la siguiente sección). Estos diámetros fueron medidos para cuantificar las áreas absolutas y las áreas porcentuales por tejido, y para conocer cómo cambian a lo largo del desarrollo ontogenético de la rama. Cuando ésta presentó una forma elíptica en corte transversal, se trabajó con el promedio de los ejes mayor y menor para los cálculos. Las comparaciones interespecíficas se realizaron a través de la prueba de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras. Esta prueba, además de detectar diferencias en la medida de localización del conjunto de datos (la “media”), es sensible a diferencias en la forma general de las distribuciones de las dos muestras (dispersión, sesgo, etc.) (Sokal y Rohlf, 1995). Se evaluó así, si el área porcentual tenía una dinámica de cambio parecida y valores medios similares entre especies. Un nivel de significancia global de 0.28 fue utilizado para obtener niveles de significancia de 0.01 en las pruebas individuales.

CARACTERÍSTICAS BIOMECÁNICAS DE LAS RAMAS Y LOS TEJIDOS

Esta sección describe los métodos para evaluar las propiedades mecánicas a nivel de la rama (orgánico) y de los tejidos. Sin embargo, debe recordarse que las propiedades en estos

niveles tienen repercusión en las características mecánicas del individuo completo. No fueron extraídas vigas de los troncos principales por las dificultades prácticas para hacerlo y por no sacrificar árboles completos para este estudio. Sin embargo, basar las observaciones en las ramas tiene la ventaja de tomar en cuenta más variación interespecífica de la que se puede observar en los troncos, además de que es posible dar un seguimiento ontogenético preciso y detallado de los parámetros mecánicos.

1. PRUEBAS DE FLEXIÓN Y ESTIMACIÓN DE LOS PARÁMETROS MECÁNICOS

Cada rama colectada para pruebas mecánicas (entre cuatro y cinco por individuo) se dividió en segmentos con relación 1:20 entre el diámetro y la longitud, proporción que minimiza el cortante en las pruebas de flexión. Los segmentos más cercanos a la base (y por lo tanto más gruesos) fueron cortados en cuartos para realizar las pruebas mecánicas, lo que permitió probar segmentos de una menor longitud al reducir el diámetro a la mitad. Con la reducción de la longitud y el diámetro, disminuyó también el intervalo de edad del segmento y se alcanzó mayor resolución en el seguimiento del cambio de los parámetros biomecánicos con la edad. El corte de las ramas en cuartos se hizo con una sierra de banda en carpinterías cercanas a las localidades.

Los segmentos fueron sometidos a pruebas de flexión en tres puntos (Niklas, 1992; Vincent, 1992) para determinar la rigidez a la flexión y el módulo elástico de los diferentes tejidos. Todas las pruebas se llevaron a cabo en el campo. Se utilizó un dispositivo que consta de dos soportes metálicos con distancia variable para sostener el segmento y un tercero que porta un micrómetro digital para medir la deflexión al aumentar el peso manualmente en la parte media de la viga. Los pesos utilizados variaron según la resistencia del segmento a ser flexionado (Fig. 6).

Primero se realizó una prueba con la viga intacta y posteriormente otra con el mismo segmento una vez que se removió la corteza. La rigidez a la flexión (EI) se expresa en Nm^2 y fue obtenida a partir de líneas de regresión resultantes de graficar la fuerza contra la deflexión máxima (Rowe y Speck, 1996) (Fig. 6) utilizando la siguiente fórmula:

$$EI = \frac{L^3}{48m}$$

donde,

I = momento de inercia (m^4)

E = módulo elástico o módulo de Young (N/m^2)

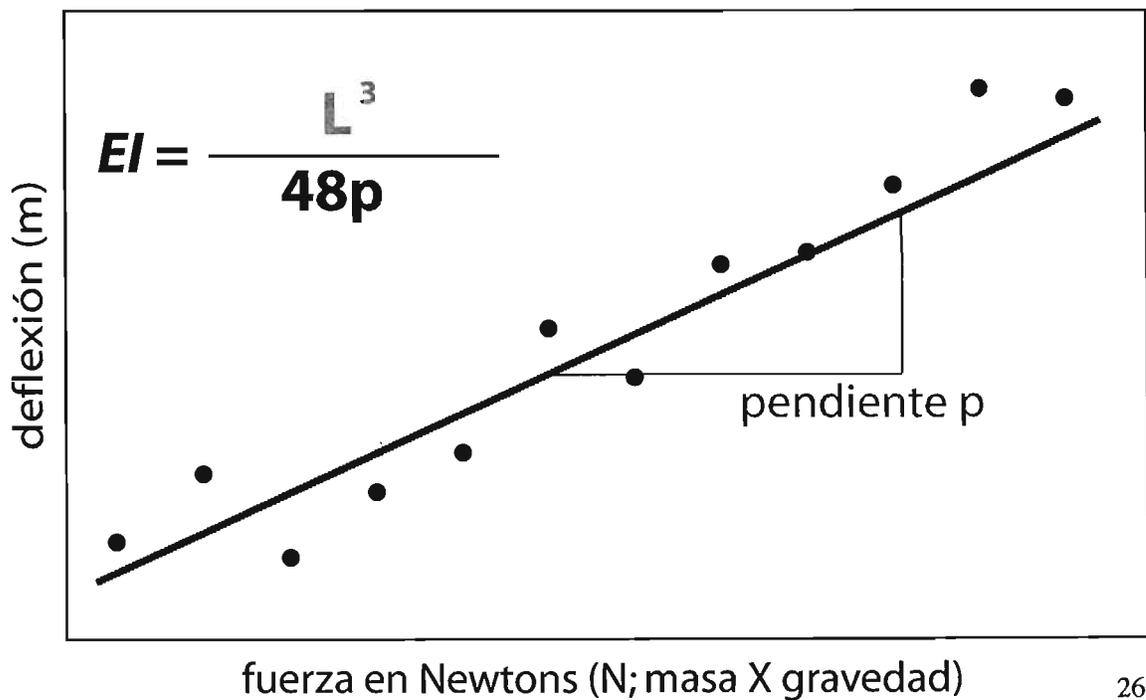
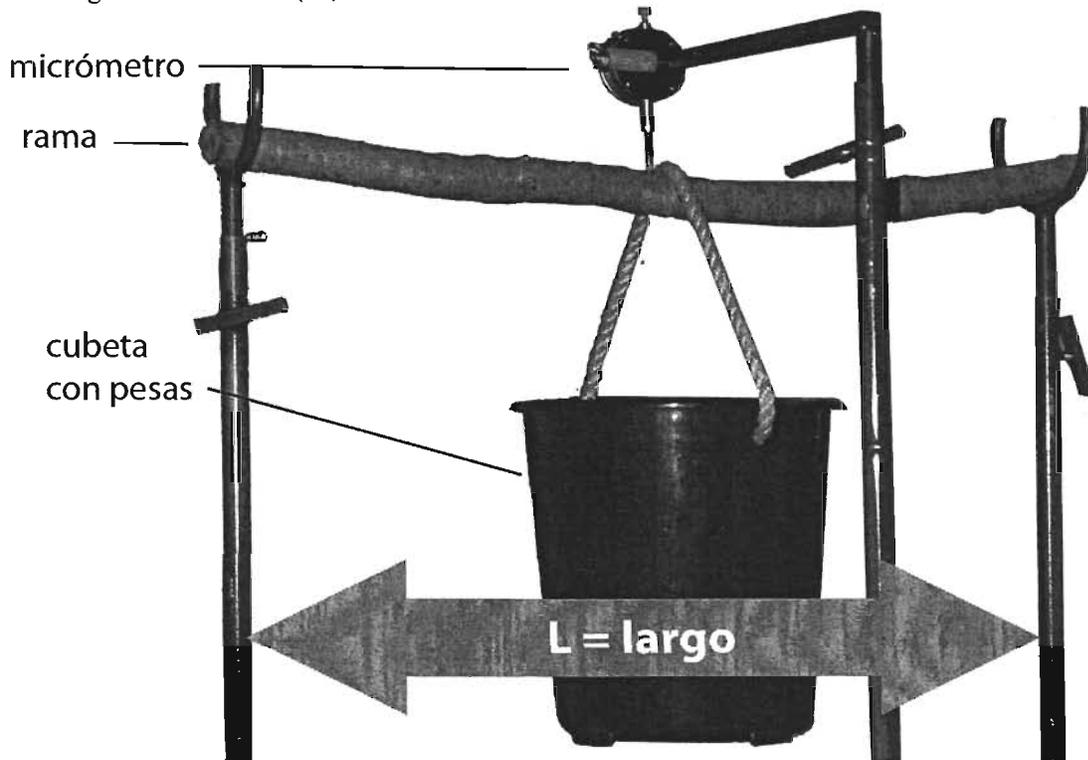
L = longitud libre del segmento sometido a prueba (m)

m = pendiente de la recta ajustada al graficar la fuerza contra la deflexión máxima

La primera prueba (con el segmento de rama intacto) permitió el cálculo de la rigidez a la flexión a nivel estructural (EI_{estr}), mientras que a partir de los resultados de la segunda (segmento descortezado) se obtuvo la rigidez a la flexión para la madera (EI_{mad}). Las pruebas se realizaron dentro los límites elásticos del comportamiento mecánico de los tejidos, puesto que no se observaron deformaciones permanentes ni rompimiento, y solamente se consideraron pruebas donde el coeficiente de correlación de la gráfica fuera 0.98 o mayor. La rigidez a la flexión de la corteza (EI_{cor}) fue estimada a partir de la diferencia entre la rigidez estructural y la de la madera ($EI_{cor} = EI_{estr} - EI_{mad}$) (Niklas, 1999).

A partir de EI es posible calcular el módulo elástico o de Young (E), una medida de la habilidad del material para resistir fuerzas de flexión, si se conoce el momento de inercia (I), una medida de la contribución del área transversal, la geometría y la forma a la habilidad de resistir fuerzas de flexión (Niklas, 1992). Los diámetros o radios de las zonas ocupadas por la corteza, la madera y la médula fueron registrados en los dos extremos de cada segmento. Los valores apicales y basales fueron promediados y utilizados en el cálculo de I , idealizando secciones circulares y circulares huecas, elípticas y elípticas huecas, además de sectores circulares y de semianillos. Las fórmulas utilizadas fueron derivadas con ayuda del Dr. Sánchez Sesma y extraídas de Pisarenko *et al.* (1979) y pueden consultarse en el Apéndice IV, junto con los tejidos para los que fue aplicada cada una de ellas.

Figura 6. Pruebas de flexión en tres puntos. Abajo se ve el dispositivo para las pruebas mecánicas realizadas. Las ramas fueron colocadas entre los soportes y el largo de prueba (la distancia entre los soportes, L) fue anotado. Se agregaron pesos conocidos en la cubeta colocada en el punto medio de las ramas. La deflexión resultante de la adición de cada peso fue registrada con un micrómetro. La deflexión fue graficada contra el peso y se estimó la pendiente de la recta resultante. El largo de prueba y la pendiente fueron sustituidas en la ecuación para estimar la rigidez a la flexión (EI).



Una vez calculada la rigidez (EI) a partir de las pruebas de flexión y el momento de inercia (I) con las fórmulas mencionadas, se dividió la primera entre el segundo para estimar el módulo elástico (E). Se calcularon de esta manera el módulo elástico estructural (E_{estr} , Speck y Rowe, 1999), de la madera (E_{mad}) y de la corteza (E_{cor}).

A los todos los valores de los diversos parámetros biomecánicos se les asignó una edad de acuerdo a la edad media del segmento utilizado para derivarlos. Se cuenta con muestras conservadas en alcohol al 70%, tomadas generalmente de la parte media de cada segmento, para un posterior análisis anatómico detallado.

2. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS MECÁNICOS

Dada la estrecha correlación entre la edad y el diámetro del segmento, los análisis estadísticos de los datos biomecánicos fueron realizados tomando a una o a otro como variable independiente. Comparar estos ajustes permitió responder si las ramas tienen características estructurales y biomecánicas que son consecuencia de la edad o si se explican mejor como resultado de características alométricas como el diámetro.

2.1. Análisis de la rigidez a la flexión (EI)

Los segmentos de las regiones más viejas de la rama, y por tanto las de mayor diámetro, fueron divididos longitudinalmente en cuatro secciones y una de ellas fue probada mecánicamente. Con estos resultados se estimó la rigidez a la flexión, el momento de inercia y el módulo elástico. La rigidez así calculada refiere a la estructura formada por un cuarto de segmento y no al segmento completo. Para estimar la rigidez que tendría este último, se estimó el momento de inercia del segmento intacto y se multiplicó por el módulo elástico estimado a partir del cuarto de segmento. Este estimado es finalmente el dato manejado en los casos donde el segmento fue dividido en cuartos. Para los segmentos sin dividir, la rigidez fue calculada directamente de la prueba de flexión.

Conocer qué especie tiene las ramas más rígidas parecería una pregunta sencilla pero existieron detalles que complicaron el análisis para responderla. Como la rigidez a la flexión varía

entre especies y covaría con el diámetro o la edad del segmento, se realizaron análisis de covarianza (ancova). En general, la rigidez disminuye hacia los extremos de la rama (hacia diámetros y edades menores). Los modelos incluyeron a *EI* como variable independiente y al diámetro o la edad como covariable continua y a la especie como factor. Los datos continuos fueron transformados logarítmicamente (\log_{10}) para alcanzar relaciones lineales y los modelos quedaron como sigue:

$$\log_{10}EI = \beta_0 + \beta_1 \log_{10}Diámetro + \beta_2 Especie + \beta_3 \log_{10}Diámetro * Especie$$

$$\log_{10}EI = \beta_0 + \beta_1 \log_{10}Edad + \beta_2 Especie + \beta_3 \log_{10}Edad * Especie$$

Al ajustar cada análisis de covarianza se determinó si el término de interacción (el que multiplica a la covariable y al factor) fue significativo. Cuando no lo fue, las pendientes de las rectas descritas por la relación entre la variable de respuesta y la covariable fueron iguales entre especies, y se evaluó el efecto de la especie con la significancia de la beta asociada al factor especie. Si existió efecto de la especie (diferencias interespecíficas), se utilizó un procedimiento de comparaciones múltiples estándar (casi siempre Tukey HSD para diseños desbalanceados) para conocer las especies que difieren en rigidez (Quinn y Keough, 2002).

Cuando el término de interacción fue significativamente distinto de cero, hubo heterogeneidad de pendientes, es decir, las pendientes de la recta de $\log_{10}EI$ sobre el diámetro (o la edad) fueron distintas entre especies. En estos casos, fue necesario reajustar el modelo con un diseño de pendientes separadas. Cuando el efecto de la especie fue significativo, se realizaron las comparaciones con el procedimiento de Wilcox (1987), que es una modificación del método de Johnson-Neyman (Quinn y Keough, 2002). Este procedimiento compara especies por pares e identifica el rango de la covariable para el que las media del par de especies es distinta. Quedan fuera del rango las regiones de la covariable en donde ocurre el cruce de las rectas de regresión con pendientes diferentes. El procedimiento de Wilcox se implementó a través del programa Wilcox.exe de Andrew Constable (www.zoology.unimelb.au/qkstats).

Los análisis de covarianza suponen homoscedasticidad (igualdad de varianzas), normalidad y rangos similares para la covariable en las diferentes especies. La igualdad de varianzas fue verificada con la prueba de Levene y la normalidad de los errores a través de gráficas de residuos. Un gran inconveniente surgió por los rangos variables de la covariable (tanto en diámetro como en edad) en las distintas especies, pues son causantes de heteroscedasticidad. Por esta razón, se decidió dividir el rango de la covariable en dos o tres secciones (en un caso existen cuatro) y ajustar el mismo número de ancovas. El rango fue dividido de forma que se optimizara el tamaño muestral (sin dejar grupos pequeños para alguna de las especies), la presencia de homoscedasticidad y la igualdad de pendientes. Si en un intervalo alguna especie estuvo presente con cinco observaciones o menos, se eliminó del análisis. Lo descrito en esta sección se aplicó a los tres tipos de rigidez a la flexión medidos (estructural, de la madera y de la corteza). Los ancovas fueron ajustados con Statistica v. 6.0. (Statsoft, 2001).

2.2. Análisis del momento de inercia (I)

Los momentos de inercia de cada segmento fueron graficados contra el diámetro y la edad del segmento, previa transformación logarítmica de todas las variables. Los momentos de inercia estructural, de la madera y la corteza dependen del diámetro estructural de los segmentos, de hecho el primero tiene una relación funcional perfecta con el diámetro. Por esta razón, únicamente se presenta un análisis cualitativo de las gráficas de los momentos de inercia contra el diámetro o la edad como variables independientes.

2.3. Análisis del módulo elástico o de Young (E)

Se analizó si el incremento en diámetro se acompañó de un aumento en alguno de los módulos elásticos (estructural, de la madera o de la corteza). Para ello se realizaron gráficas de barras con error estándar para los valores de E en diferentes intervalos de diámetro y de edad, para cada especie. Al no existir tendencias claras de aumento, se realizaron comparaciones interespecíficas a través de análisis de varianza (anova) y comparaciones múltiples (Tukey para diseños desbalanceados). Los anovas fueron corridos en Statistica v.6.0.

RESULTADOS

Los resultados son presentados por nivel de organización biológica. En primer lugar se encuentran los resultados para el nivel individual y orgánico, con observaciones sobre la arquitectura de las diferentes especies, los aspectos alométricos y los resultados sobre las tasas de crecimiento. Le sigue el nivel tisular y finalmente se encuentran los resultados sobre las características mecánicas de las ramas (rigidez a la flexión, momento de inercia y módulo elástico estructural) y de los tejidos (rigidez a la flexión, momentos de inercia y módulos elásticos de la madera y la corteza).

NIVEL DE ORGANIZACIÓN INDIVIDUAL Y ORGÁNICO

1. ASPECTOS ARQUITECTÓNICOS GENERALES DE LAS ESPECIES

A pesar de pertenecer a un mismo clado, las especies tienen fuertes diferencias estructurales y arquitectónicas. Existen diferencias notables en el tamaño de los árboles de las distintas especies. Algunas están representadas por individuos pequeños de aproximadamente cuatro o cinco metros (*Bursera longipes*, *B. instabilis*) y otras por árboles de hasta 20 o 30 m de altura (*B. simaruba*, *B. acuminata*). La talla se asocia estrechamente con las características ambientales de las especies: los árboles más pequeños se encuentran en las regiones más secas, mientras que los más altos ocupan las localidades de mayor precipitación.

Además de diferencias en el tamaño, también hay fuertes contrastes en la arquitectura de algunas especies. Con excepción de *B. grandifolia* y *B. instabilis*, los tallos del clado son bastante rectos y se adelgazan con tasas más o menos constantes. En *B. grandifolia* las ramas tienden a formar arcos dando a la copa un aspecto particular (Fig 2B). Las ramas en *B. instabilis* se distinguen de las del resto de las especies por entrelazarse y apoyarse mutuamente para formar una copa muy densa (Fig. 3C). Esta arquitectura y otras características estructurales que se

describirán más adelante hacen a los tallos de *B. instabilis* órganos muy diferentes dentro del clado y poco comunes en el mundo de los árboles en general.

Las características arquitectónicas de las otras especies son muy semejantes, y las variaciones ocurren principalmente a nivel del tamaño sobre todo entre *B. acuminata*, *B. arborea*, *B. simaruba* y *B. longipes* (Figs. 2 a 4). Estas últimas dos especies de la lista son los extremos en cuanto a la dimensión y también en cuanto al grado de humedad de los ambientes que ocupan. Más adelante se discutirá que a pesar de las semejanzas arquitectónicas entre las dos especies, existen notables diferencias a nivel estructural y en construcción mecánica.

Las ramas de todas las especies son casi circulares en un corte transversal, aunque tienden a una geometría elíptica en su zona más basal. Esto es relativamente común en estructuras vivas que experimentan un papel mecánico de viga en voladizo (Mattheck, 1998) (Fig. 5B). Aunque todas poseen tallos con abundante corteza y médula muy reducida, el grosor de la corteza es bastante variable y se asocia con los niveles de precipitación ambiental. La abundancia de la corteza es uno de los criterios para diferenciar formas de vida y determina el grado de suculencia de la especie.

2. RELACIONES ALOMÉTRICAS: ESCALAMIENTO ENTRE EL DIÁMETRO, LA LONGITUD Y EL ÁNGULO DE LAS RAMAS

Las características alométricas son el criterio propuesto, junto con el grado de suculencia, para definir las formas de vida en *Bursera*. Las relaciones alométricas permitieron comparar la forma en que escaló una variable morfológica respecto de otra, a través de modelos de regresión simple. Antes de realizar los ajustes, se examinó la existencia de correlación entre los pares de variables (Cuadro 2). Estas correlaciones incluyeron los datos de las tres ramas más viejas medidas por individuo (con diámetro medido en la zona de unión con el tronco) y los de aquellas destinadas a las pruebas mecánicas (diámetro medido en la base de la rama cortada). Las variables presentaron coeficientes de correlación más altos con esta muestra mixta que al analizar los conjuntos de ramas por separado.

Cuadro 2. Correlación de Pearson entre variables alométricas por especie. D:diámetro, L:longitud, áng: ángulo respecto de la vertical. Se resalta lo significativo a un nivel $\alpha=0.05$.

| Especie | n | D:L | $\log_{10}D:\log_{10}L$ | n | áng:D | áng:L |
|-----------------------|----|-------------|-------------------------|----|-------------|-------------|
| <i>B. grandifolia</i> | 13 | 0.97 | 0.98 | 13 | -0.21 | -0.12 |
| <i>B. longipes</i> | 21 | 0.97 | 0.99 | 20 | -0.2 | -0.17 |
| <i>B. instabilis</i> | 21 | 0.76 | 0.83 | 15 | 0.37 | 0.67 |
| <i>B. arborea</i> | 22 | 0.93 | 0.89 | 9 | -0.11 | 0 |
| <i>B. acuminata</i> | 24 | 0.76 | 0.85 | 13 | -0.3 | -0.32 |
| <i>B. attenuata</i> | 23 | 0.91 | 0.91 | 18 | -0.5 | -0.39 |
| <i>B. cinerea</i> | 21 | 0.93 | 0.94 | 19 | -0.15 | -0.24 |
| <i>B. simaruba</i> | 21 | 0.9 | 0.88 | 19 | -0.41 | -0.45 |

Las asociaciones fueron generalmente muy altas entre el diámetro y la longitud total (y entre estas mismas variables transformadas), pero la fuerza de la correlación bajó al relacionar cualquiera de estas variables con el ángulo, e incluso se perdió totalmente la significancia de la correlación. Por esta razón, se obtuvieron las relaciones alométricas solamente para el diámetro y la longitud total de las ramas al interior de cada especie. Las gráficas de dispersión y las rectas ajustadas para esta relación alométrica (con ambas variables transformadas logarítmicamente) se muestra en la Figura 7. Esta recta fue ajustada a través de un modelo de regresión tipo I (*LS*) y su pendiente corresponde al exponente de escalamiento (α). El cambio del \log_{10} de la longitud total por unidad de \log_{10} del diámetro es indicado por α . Exponenciando la ecuación de la recta ajustada se eliminan los logaritmos y α se vuelve el exponente que relaciona a L y a D de manera directa. De ahí el nombre de exponente de escalamiento (v. Introducción). Los exponentes para las diferentes especies fueron obtenidos de los ajustes de regresión tipo I tipo I (*LS*) y II (*RMA*) y se presentan en el Cuadro 3. El grado de traslape entre los intervalos de confianza al 95% para los exponentes de escalamiento de las distintas especies puede apreciarse en la Figura 8.

Las comparaciones no planeadas entre los exponentes de escalamiento realizadas a un nivel de significancia individual de 0.01 y global de 0.28 detectaron diferencias entre dos parejas de especies: *B. instabilis* y *B. arborea*, y *B. instabilis* y *B. cinerea* (celdas negras en el Cuadro 4). La primera presenta el exponente más pequeño, mientras que *B. arborea* posee el más elevado, seguida de *B. cinerea*. Para un mismo diámetro, la especie con un exponente de escalamiento más

alto tiene ramas de mayor longitud, mientras que aquella con un exponente más pequeño posee ramas más cortas. Así, *B. arborea* es la especie con ramas más largas para su diámetro basal.

Al considerar los exponentes de la regresión tipo II (α_{RMA}) no se encontró ninguna diferencia. Estos exponentes son siempre mayores que los de tipo I (α_{LS}), pues los primeros resultan de la división de α_{LS} entre el coeficiente de determinación (R^2). Entre más lejano a uno sea R^2 (menor porcentaje de la variación de la longitud de la rama explicada por el diámetro), más grande será α_{RMA} . Todas las especies experimentaron este incremento puesto que ninguno de los ajustes resultó en un coeficiente de determinación igual a uno. Dos especies estuvieron fuertemente impactadas por bajos R^2 : *B. instabilis* y *B. simaruba*, con valores iguales a 0.83 y 0.78, respectivamente. Esto provocó que el exponente más pequeño del clado y el que difiere significativamente de los dos más altos, el α_{LS} de *B. instabilis*, aumentara mucho al convertirlo a α_{RMA} y perdiera las diferencias significativas mencionadas.

Cuadro 3. Ajuste del modelo $\log_{10}Longitud\ total = \beta + \alpha \log_{10}Diámetro$ con regresión tipo I (mínimos cuadrados, LS) y II (eje mayor reducido, RMA). n: tamaño muestral; R^2 : coeficiente de determinación; α : exponente de escalamiento; EE: error estándar; β : coeficiente de escalamiento; I.C. 95%: intervalo de confianza al 95%.

| Especie | n | R^2 | α_{LS} | EE α_{LS} | β_{LS} | I.C. 95% α_{LS} | α_{RMA} | I.C. 95% α_{RMA} | β_{RMA} |
|-----------------------|----|-------|---------------|------------------|--------------|------------------------|----------------|-------------------------|---------------|
| <i>B. grandifolia</i> | 11 | 0.989 | 0.628 | 0.02196 | 1.960 | 0.578-0.678 | 0.631 | 0.582-0.680 | 1.961 |
| <i>B. longipes</i> | 20 | 0.978 | 0.651 | 0.02329 | 1.944 | 0.603-0.700 | 0.658 | 0.609-0.707 | 1.939 |
| <i>B. instabilis</i> | 19 | 0.828 | 0.498 | 0.05510 | 2.257 | 0.382-0.614 | 0.602 | 0.486-0.718 | 2.156 |
| <i>B. arborea</i> | 20 | 0.916 | 0.832 | 0.05941 | 1.912 | 0.708-0.957 | 0.870 | 0.746-0.994 | 1.882 |
| <i>B. acuminata</i> | 23 | 0.841 | 0.639 | 0.06057 | 2.097 | 0.513-0.765 | 0.697 | 0.571-0.823 | 2.040 |
| <i>B. attenuata</i> | 22 | 0.864 | 0.599 | 0.05318 | 2.120 | 0.489-0.710 | 0.644 | 0.534-0.754 | 2.075 |
| <i>B. cinerea</i> | 19 | 0.961 | 0.796 | 0.03882 | 1.909 | 0.714-0.878 | 0.812 | 0.731-0.893 | 1.890 |
| <i>B. simaruba</i> | 21 | 0.778 | 0.630 | 0.07712 | 2.111 | 0.469-0.791 | 0.714 | 0.553-0.875 | 2.021 |

Como medida exploratoria para rastrear otros pares de exponentes con tendencia a la diferencia, se realizaron comparaciones estrictamente pareadas con un nivel de significancia de 0.025 (Cuadro 4). Con este relajamiento del nivel de significancia (de 0.01 a 0.025), más pares de especies resultaron con diferencias (celdas grises en el Cuadro 4). Algunos de los exponentes ubicados en la región central de la Figura 8 se volvieron significativamente distintos de los

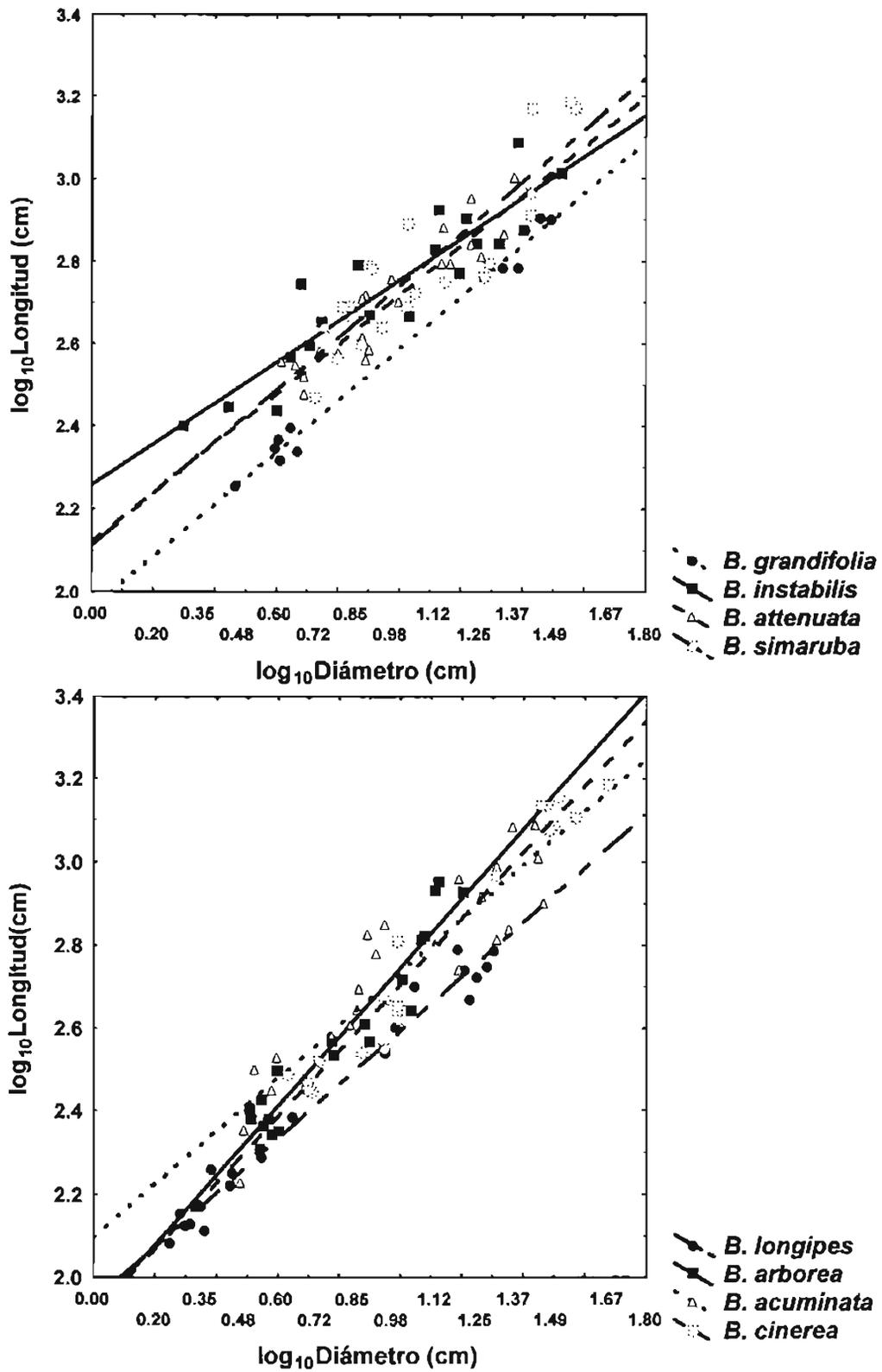


Figura 7. Relación alométrica entre el \log_{10} diámetro y \log_{10} longitud total de las ramas en las especies del clado Simaruba. La pendiente de las rectas ajustadas corresponde al exponente de escalamiento entre el diámetro y la longitud total propio de cada especie.

exponentes más altos y los más pequeños. De esta manera *B. longipes* difirió de *B. instabilis*, *B. cinerea* y *B. arborea*; *B. grandifolia* y *B. acuminata* tuvieron un exponente distinto estadísticamente de los de *B. arborea* y *B. cinerea*.

Cuadro 4. Diferencias significativas en los exponentes de escalamiento (α) entre pares de especies a un nivel global $\alpha=0.28$ e individual $\alpha=0.01$ (celdas negras); parejas con diferencias significativas a un nivel $\alpha=0.025$ en comparaciones estrictamente pareadas (celdas grises).

| Especie | <i>B. longipes</i> | <i>B. instabilis</i> | <i>B. arborea</i> | <i>B. acuminata</i> | <i>B. attenuata</i> | <i>B. cinerea</i> | <i>B. simaruba</i> |
|-----------------------|--------------------|----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|-------------------|--------------------|
| <i>B. grandifolia</i> | | | | | | | |
| <i>B. longipes</i> | | | | | | | |
| <i>B. instabilis</i> | | | | | | | |
| <i>B. arborea</i> | | | | | | | |
| <i>B. acuminata</i> | | | | | | | |
| <i>B. attenuata</i> | | | | | | | |
| <i>B. cinerea</i> | | | | | | | |
| <i>B. simaruba</i> | | | | | | | |

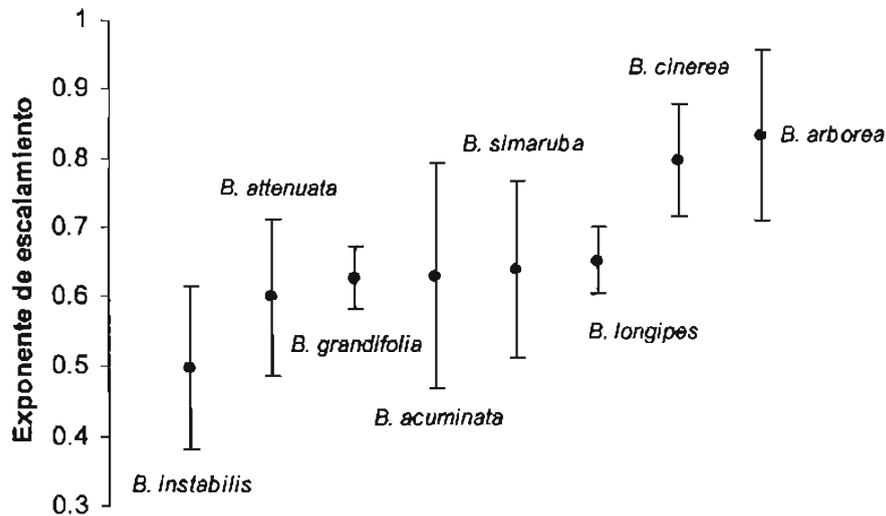


Figura 8. Estimadores puntuales e intervalos de confianza al 95% para los exponentes de escalamiento de las diferentes especies (α). El exponente de escalamiento indica la relación entre el diámetro y la longitud de las ramas. Dado un diámetro fijo, el largo de las ramas se incrementa para mayores valores de α .

3. TASAS DE CRECIMIENTO PROMEDIO ANUAL

Las tasas de incremento en longitud y en diámetro de las ramas pudieron determinarse gracias a las cicatrices anuales en los tallos. La edad estimada con estas cicatrices concordó bastante bien con la indicada por los anillos en la madera de las ramas. La excepción fue *Bursera cinerea*, en la que las cicatrices sugirieron una edad muy superior al número de anillos en la madera. Para mantener el mismo método de estimación entre las especies, se prefirió la edad estimada a partir de los tallos por encima de la obtenida de la madera.

Mayores tasas de crecimiento en longitud se acompañan de tasas más altas de aumento en diámetro (Cuadro 5). Al ordenar las tasas en longitud y diámetro en orden creciente, se observa que el orden es casi idéntico para las dos tasas, salvo por la inversión de posición de *B. acuminata* y *B. arborea*, y de *B. attenuata* y *B. instabilis* (Figura 9).

Cuadro 5. Tasas de crecimiento promedio en longitud y diámetro (cm/año) para las diferentes especies de *Bursera*. EE: error estándar para la media; I.C. 95%: intervalo de confianza al 95%.

| Especie | Crecimiento en longitud | | | | Crecimiento en diámetro | | | |
|-----------------------|-------------------------|------------------------|-------|---------------------------|-------------------------|------------------------|-------|---------------------------|
| | n | Tasa promedio (cm/año) | EE | I.C. al 95% tasa promedio | n | Tasa promedio (cm/año) | EE | I.C. al 95% tasa promedio |
| <i>B. grandifolia</i> | 7 | 9.13 | 1.927 | (5.284, 12.970) | 7 | 0.13 | 0.038 | (0.058, 0.210) |
| <i>B. longipes</i> | 11 | 4.48 | 1.537 | (1.413, 7.544) | 11 | 0.06 | 0.030 | (-0.001, 0.120) |
| <i>B. instabilis</i> | 6 | 27.78 | 2.082 | (23.627, 31.929) | 7 | 0.30 | 0.038 | (0.219, 0.371) |
| <i>B. arborea</i> | 10 | 17.20 | 1.612 | (13.981, 20.411) | 9 | 0.21 | 0.034 | (0.141, 0.275) |
| <i>B. acuminata</i> | 9 | 15.41 | 1.700 | (12.024, 18.802) | 11 | 0.23 | 0.030 | (0.168, 0.289) |
| <i>B. attenuata</i> | 13 | 21.98 | 1.414 | (19.162, 24.802) | 13 | 0.38 | 0.028 | (0.324, 0.435) |
| <i>B. cinerea</i> | 12 | 10.98 | 1.472 | (8.047, 13.917) | 13 | 0.20 | 0.028 | (0.143, 0.254) |
| <i>B. simaruba</i> | 11 | 38.35 | 1.537 | (35.281, 41.412) | 10 | 0.58 | 0.032 | (0.511, 0.639) |

El análisis de varianza sobre las tasas de crecimiento en longitud sugiere diferencias significativas entre especies ($F_{(7,71)} = 60.412$, $p < 0.001$), al igual que aquel sobre las tasas de crecimiento en diámetro ($F_{(7,73)} = 47.84$, $p < 0.001$). Cabe mencionar que para cumplir los supuestos del análisis de varianza (homoscedasticidad y normalidad) fue necesario transformar con raíz

cuadrada los datos de crecimiento en largo y logarítmicamente los correspondientes al crecimiento en grosor.

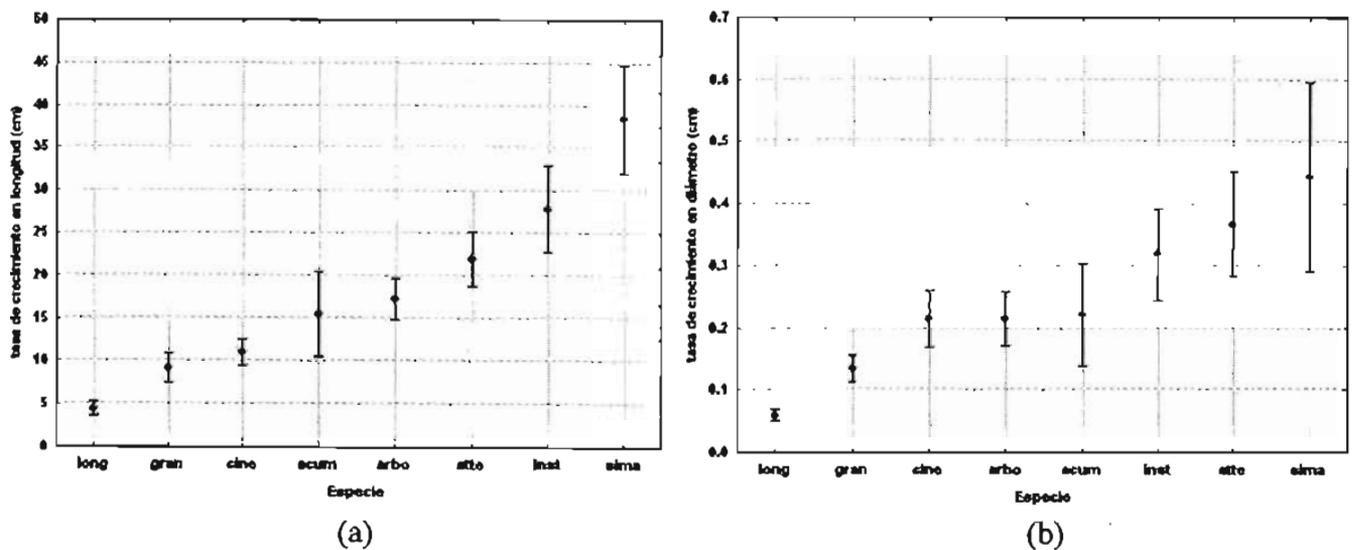


Figura 9. Tasas de crecimiento promedio y su intervalo de confianza al 95% para (a) la longitud y (b) el diámetro.

Los grupos homogéneos (con medias sin diferencias significativas) obtenidos por la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para diseños desbalanceados se muestran en el Cuadro 6. *B. longipes* se caracteriza por tener las tasas mínimas, que son significativamente distintas de las demás tasas. Las especies restantes forman un continuo comenzando con las especies de las zonas secas (*B. grandifolia* y *B. cinerea*), pasando por las especies de zonas más húmedas (*B. acuminata*, *B. arborea*, *B. attenuata*) hasta llegar a la especie de la selva alta (*B. simaruba*). Resulta sorprendente la ubicación de *B. instabilis* entre las especies con las tasas más altas. Esta especie fue colectada en un bosque tropical caducifolio (Chamela, Jalisco), lo que aunado a su condición suculenta habría hecho pensar que tendría tasas más parecidas a las otras especies de ambientes afines (secos).

Cuadro 6. Especies sin diferencias significativas en cuanto a tasas de crecimiento en longitud y diámetro según la prueba de Tukey para un diseño desbalanceado a un nivel $\alpha=0.05$.

| | Crecimiento en longitud | | | | | | Crecimiento en diámetro | | | | |
|-----------------------|-------------------------|---|---|---|---|---|-------------------------|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| <i>B. longipes</i> | ■ | | | | | | ■ | | | | |
| <i>B. grandifolia</i> | | ■ | | | | | | ■ | | | |
| <i>B. cinerea</i> | | | ■ | | | | | | ■ | | |
| <i>B. acuminata</i> | | | | ■ | | | | | | ■ | |
| <i>B. arborea</i> | | | | | ■ | | | | | | ■ |
| <i>B. attenuata</i> | | | | | | ■ | | | | | ■ |
| <i>B. instabilis</i> | | | | | | | ■ | | | ■ | |
| <i>B. simaruba</i> | | | | | | | | | | | ■ |

La diversidad de ambientes ocupada por las especies de *Bursera* se refleja en la precipitación presente en cada una de las localidades (IMTA, 1995). Las tasas de crecimiento se correlacionan fuertemente con la cantidad de lluvia en cada localidad (Cuadro 7).

Cuadro 7. Datos de precipitación de las estaciones meteorológicas más cercanas a las localidades de colecta (IMTA, 1995), y correlación de Pearson entre estos parámetros climáticos y las tasas de crecimiento en longitud (L) y diámetro (D).

| Especie | Estación meteorológica más cercana | Precipitación total anual | Precipitación media mensual | Precipitación total estación lluvias |
|---------------------------------------|------------------------------------|---------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|
| <i>B. grandifolia</i> | Jojutla, Mor. | 894.5 | 74.5 | 733.9 |
| <i>B. longipes</i> | Xochipala, Gro. | 1104.2 | 100.4 | 738.3 |
| <i>B. instabilis</i> | Cuitzmala, Jal. | 1388.8 | 126.3 | 976.1 |
| <i>B. arborea</i> | Cuitzmala, Jal. | 1388.8 | 126.3 | 976.1 |
| <i>B. acuminata</i> | Uruapan, Mich. | 1609.6 | 134.1 | 1440.4 |
| <i>B. attenuata</i> | Tepic, Nay. | 1836.8 | 167.0 | 1392.2 |
| <i>B. cinerea</i> | Jayacatlán, Oax. | 633.4 | 52.8 | 501.8 |
| <i>B. simaruba</i> | Sontecomapan, Ver. | 3903.0 | 325.3 | 2859.3 |
| Correlación con tasa crecimiento en L | | 0.85 | 0.86 | 0.83 |
| Correlación con tasa crecimiento en D | | 0.89 | 0.89 | 0.89 |

NIVEL DE ORGANIZACIÓN TISULAR (MADERA Y CORTEZA)

Las áreas porcentuales por tejido (madera, corteza y médula) de las ramas probadas mecánicamente se muestran en la Figura 10. En las porciones más jóvenes de la rama (diámetros pequeños) la corteza es más abundante que la madera y ocupa un área porcentual mayor, mientras que es únicamente en estos diámetros que la médula es un tejido con representación importante. Tempranamente en la rama la situación se invierte y la madera adquiere un área porcentual mayor. El diámetro en el que ocurre esta inversión varía ligeramente entre especies, pero suele ser un centímetro. A partir de este punto la médula se reduce tanto que no excede de 5% en área porcentual.

Con base en las gráficas de la Figura 10 pueden distinguirse tres grupos de especies. En el primero la madera y la corteza ocupan un área porcentual equivalente a lo largo de casi toda la rama. Solamente *B. grandifolia* se clasifica en este grupo. Se desconoce si por encima de los cinco cm de diámetro la madera adquiere más área porcentual que la corteza. Sin importar si las áreas se mantienen iguales o si el área de la madera supera a la de la corteza, las ramas de *B. grandifolia* se distinguen de las ramas de diámetro equivalente de las especies restantes por áreas porcentuales de corteza y madera muy parecidas. En el segundo conjunto, las áreas porcentuales de madera y corteza son similares, aunque el primer tejido es ligeramente más abundante. A éste pertenecen *B. longipes* y *B. cinerea*. El tercer grupo contiene al resto de las especies y se distingue por un área porcentual para la madera marcadamente mayor que la correspondiente a la corteza. Estas diferencias alcanzan su máximo en *B. simaruba*.

La médula es un tejido con un porcentaje prácticamente insignificante en los tallos, por lo que el área se reparte básicamente entre la corteza y la madera. Al comparar las áreas porcentuales de estos dos tejidos, se observa que si una especie resulta con mayor área porcentual de corteza, tiene siempre un área menor de madera (Cuadros 8 y 9).

La especie con mayor área porcentual de corteza es *B. grandifolia* (Fig. 10). Tienen un área porcentual de corteza similar y muy alta *B. longipes* y *B. cinerea*. Les sigue el grupo de especies formado por *B. attenuata*, *B. acuminata*, *B. arborea* y *B. instabilis*. Dentro de este grupo, hay diferencias significativas, pero no es posible asignar una posición inmutable para cada especie pues sus medidas de localización son tan cercanas que la prueba Kolmogorov-Smirnov se torna más sensible a otras características de la distribución de los datos (Cuadro 8). Estas especies tienen áreas porcentuales de corteza muy parecidas. La especie con la menor proporción de corteza en sus tallos es *B. simaruba*.

En lo que toca al área porcentual de la madera es *B. simaruba* la especie con mayor valor, seguida de *B. instabilis*. Sigue un grupo de especies con *B. attenuata*, *B. acuminata* y *B. arborea* sin diferencias en la proporción del tejido mencionado. *B. longipes* y *B. cinerea* no difieren en su área porcentual, pero están por debajo del grupo y por encima de *B. grandifolia*, la especie con el área porcentual de madera más pequeña del clado (Fig. 10).

Cuadro 8. Comparación del área porcentual de corteza por pares de especies a través de la prueba Kolmogorov-Smirnov. =: sin diferencias significativas, ↑: con diferencias significativas siendo mayor la especie de la columna, ←: con diferencias significativas siendo mayor la especie del renglón. Nivel de significancia global $\alpha=0.14$ e individual $\alpha=0.005$. Se incluye la medida de localización de los datos para cada especie.

| Especie | <i>B. grandifolia</i> | <i>B. longipes</i> | <i>B. instabilis</i> | <i>B. arborea</i> | <i>B. acuminata</i> | <i>B. attenuata</i> | <i>B. cinerea</i> | <i>B. simaruba</i> |
|------------------------|-----------------------|--------------------|----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|-------------------|--------------------|
| <i>B. grandifolia</i> | | ← | ← | ← | ← | ← | ← | ← |
| <i>B. longipes</i> | ↑ | | ← | ← | ← | ← | = | ← |
| <i>B. instabilis</i> | ↑ | ↑ | | = | ↑ | ↑ | ↑ | ← |
| <i>B. arborea</i> | ↑ | ↑ | = | | = | = | ↑ | ← |
| <i>B. acuminata</i> | ↑ | ↑ | ← | = | | = | ↑ | ← |
| <i>B. attenuata</i> | ↑ | ↑ | ← | = | = | | ↑ | ← |
| <i>B. cinerea</i> | ↑ | = | ← | ← | ← | ← | | ← |
| <i>B. simaruba</i> | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | |
| Medida de localización | 56.78 | 49.29 | 34.19 | 39.25 | 39.13 | 39.9 | 46.51 | 27.94 |

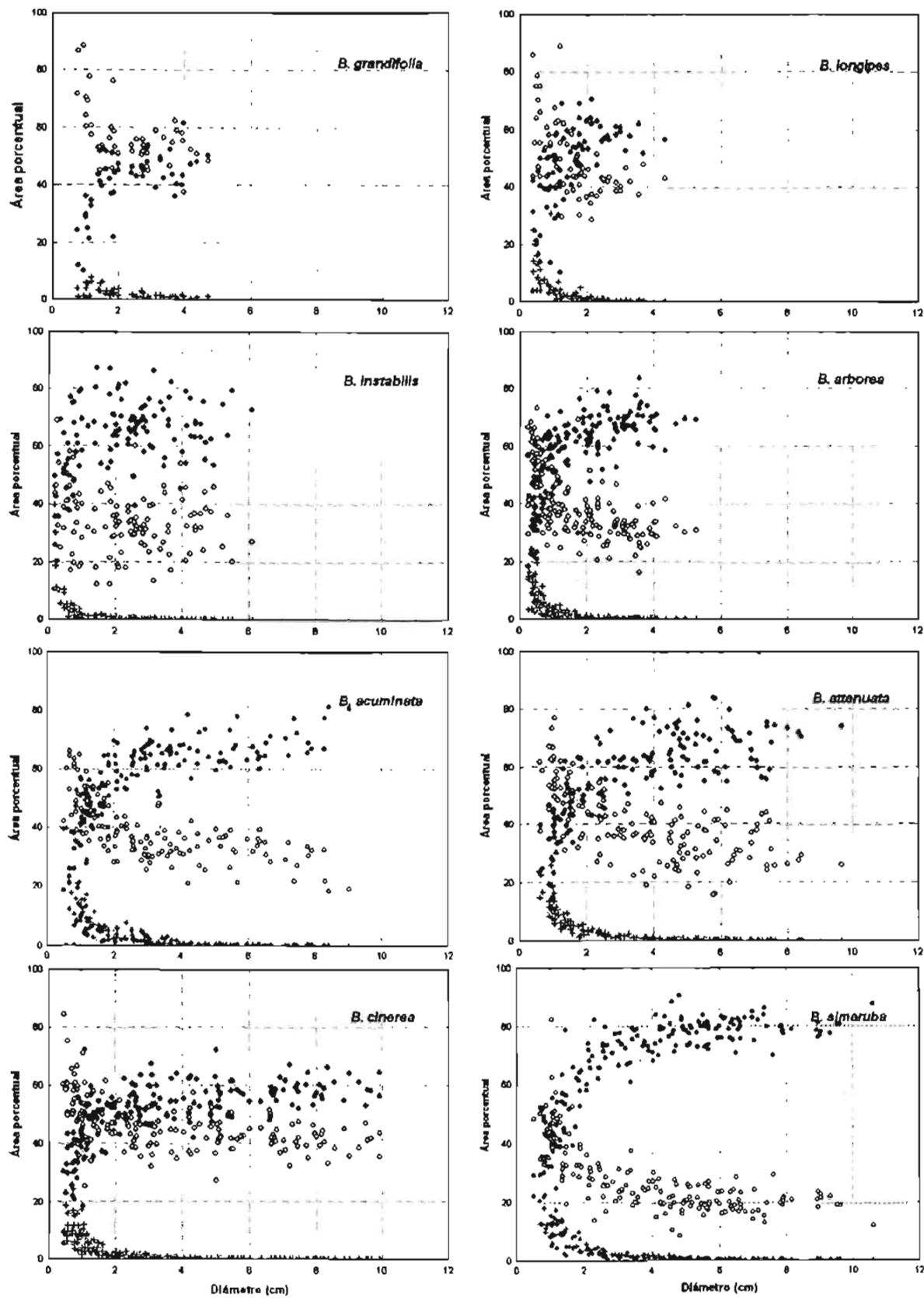


Figura 10. Áreas porcentuales de corteza (○), madera (●) y médula (+) a lo largo de la rama para las diferentes especies.

Cuadro 9. Comparación del área porcentual de madera por pares de especies a través de la prueba Kolmogorov-Smirnov. =: sin diferencias significativas, ↑: con diferencias significativas siendo mayor la especie de la columna, ←: con diferencias significativas siendo mayor la especie del renglón. Nivel de significancia global $\alpha=0.14$ e individual $\alpha=0.005$. Se incluye la medida de localización de los datos para cada especie.

| Especie | <i>B. grandifolia</i> | <i>B. longipes</i> | <i>B. instabilis</i> | <i>B. arborea</i> | <i>B. acuminata</i> | <i>B. attenuata</i> | <i>B. cinerea</i> | <i>B. simaruba</i> |
|------------------------|-----------------------|--------------------|----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|-------------------|--------------------|
| <i>B. grandifolia</i> | | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ |
| <i>B. longipes</i> | ← | | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | = | ↑ |
| <i>B. instabilis</i> | ← | ← | | = | ← | ← | ← | ↑ |
| <i>B. arborea</i> | ← | ← | = | | = | = | ← | ↑ |
| <i>B. acuminata</i> | ← | ← | ↑ | = | | = | ← | ↑ |
| <i>B. attenuata</i> | ← | ← | ↑ | = | = | | ← | ↑ |
| <i>B. cinerea</i> | ← | = | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ | | ↑ |
| <i>B. simaruba</i> | ← | ← | ← | ← | ← | ← | ← | |
| Medida de localización | 40.85 | 46.61 | 63.43 | 57.72 | 56.35 | 56.97 | 50.53 | 68.22 |

Los análisis basados en la edad de la rama como variable independiente dan resultados similares a los realizados con el diámetro, aunque los patrones son menos claros. Por ello, solamente se presentan los resultados del cambio en la proporción de tejidos al variar el diámetro.

No solamente las áreas porcentuales muestran diferencias entre especies de zonas secas y zonas húmedas. Las áreas absolutas de madera y corteza entre las diferentes especies muestran que para un mismo diámetro, las especies de zonas secas (*B. grandifolia*, *B. longipes*, *B. instabilis* y *B. cinerea*) tienen áreas mucho menores de madera y mayores de corteza que sus contrapartes en zonas húmedas (*B. arborea*, *B. acuminata*, *B. attenuata* y *B. simaruba*) (Figs. 11 y 12).

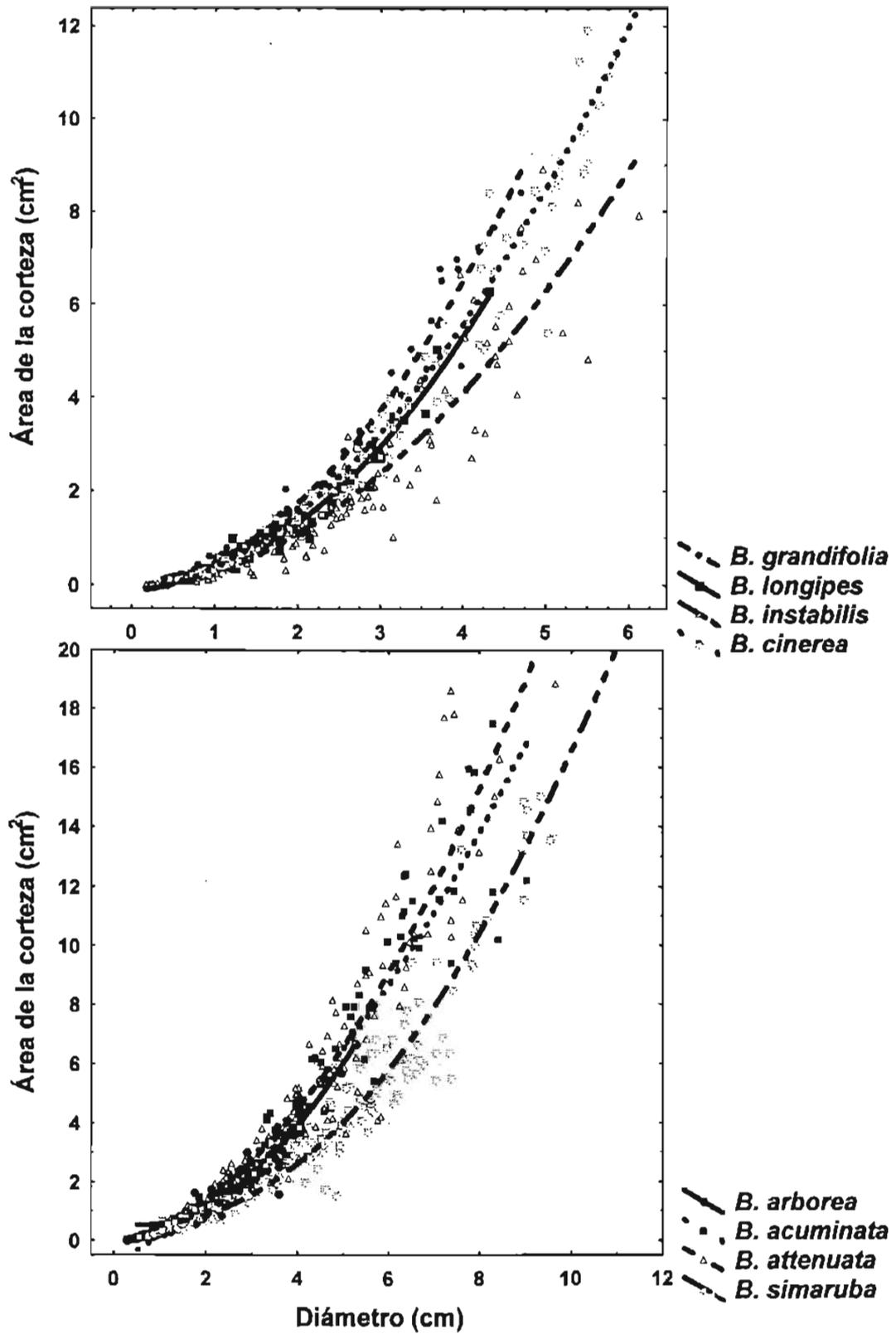


Figura 11. Áreas porcentuales de corteza por especie con un ajuste polinomial preliminar. Se incluyen las especies de zonas secas (primera gráfica) y húmedas (segunda gráfica).

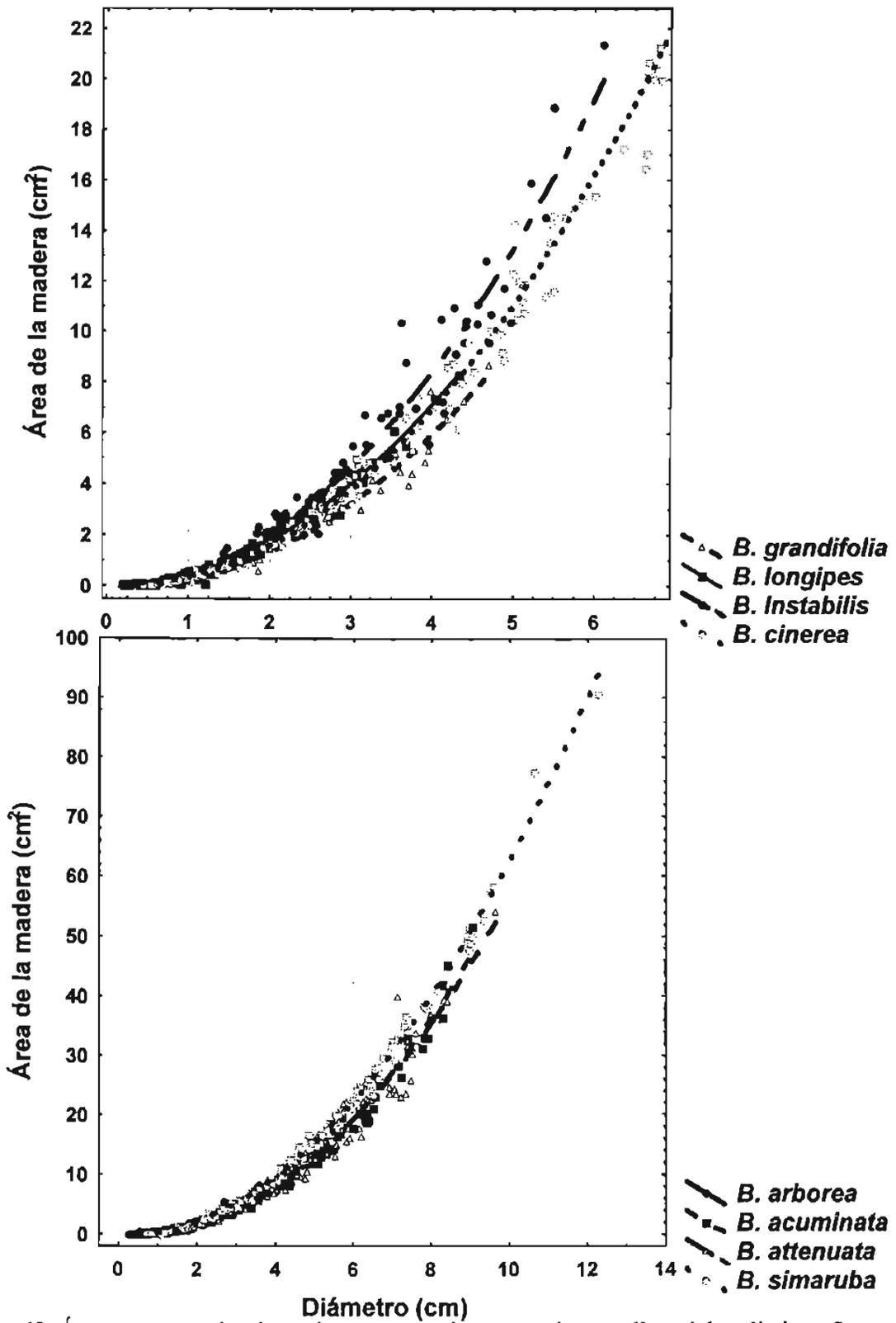


Figura 12. Áreas porcentuales de madera por especie con un ajuste polinomial preliminar. Se incluyen las especies de zonas secas (primera gráfica) y húmedas (segunda gráfica).

CARACTERÍSTICAS BIOMECÁNICAS DE LAS RAMAS Y LOS TEJIDOS

Un total de 89 ramas fueron probadas biomecánicamente. Con un promedio de siete segmentos por rama, cerca de 630 segmentos fueron sometidos a pruebas mecánicas. Las ramas tuvieron diámetros basales y longitudes variables (Cuadro 10), aunque todas compartieron el ser bastante rectas. El número de ramas probadas dependió de los individuos disponibles, y su longitud de la disponibilidad para cortar los segmentos en cuartos (carpinterías cercanas a la localidad). Las pruebas mecánicas se realizaron *in situ* y con material fresco, para evitar la deshidratación y cualquier alteración en los parámetros biomecánicos.

Cuadro 10. Intervalos de diámetro basal y de longitud de las ramas probadas mecánicamente en cada una de las especies.

| Especie | n | Intervalo de diámetro basal | Intervalo de longitud |
|-----------------------|----------|------------------------------------|------------------------------|
| <i>B. grandifolia</i> | 7 | 2.92 a 4.63 | 170.4 a 249.7 |
| <i>B. longipes</i> | 12 | 1.78 a 4.46 | 95.8 a 241.8 |
| <i>B. instabilis</i> | 9 | 1.97 a 7.35 | 251.6 a 774.9 |
| <i>B. arborea</i> | 10 | 3.21 a 5.97 | 204.5 a 472.7 |
| <i>B. acuminata</i> | 13 | 2.99 a 8.89 | 169.0 a 708.1 |
| <i>B. attenuata</i> | 14 | 4.16 a 9.90 | 291.0 a 566.5 |
| <i>B. cinerea</i> | 12 | 4.28 a 14.16 | 281.0 a 967.0 |
| <i>B. simaruba</i> | 12 | 5.30 a 11.26 | 295.0 a 783.0 |

El porcentaje de adelgazamiento medio en los segmentos sometidos a las pruebas de flexión fue de alrededor del 20%, aunque hay segmentos de grosor constante y otros con adelgazamiento más abrupto (aprox. 40%), sobre todo en las porciones distales de las ramas. Este nivel medio de adelgazamiento es superior al encontrado por otros autores (p. e., Isnard, *et al.*, 2003 con 10%).

1. RIGIDEZ A LA FLEXIÓN (*EJ*)

La rigidez a la flexión covaría con la edad y con el diámetro (es mayor hacia la base de la rama), por lo que determinar las diferencias de rigidez entre especies requirió considerar al

diámetro o la edad en un análisis de covarianza. Para alcanzar homoscedasticidad y rangos similares de la covariable (supuestos del análisis de covarianza), se dividió al diámetro o a la edad en intervalos y se ajustaron modelos de ancova para cada uno de ellos. Las comparaciones interespecíficas se realizaron con el método de Tukey, si no había interacción entre la especie y la covariable, o con el de Wilcox, si esta interacción estaba presente.

1.1. Análisis de la rigidez a la flexión estructural (EI_{estr})

1.1.1. Diámetro como covariable

El diámetro fue dividido en tres intervalos y se ajustó el mismo número de ancovas. En uno de estos ajustes el efecto de la interacción diámetro*especie fue significativo y fue necesario ajustar un modelo de pendientes separadas. Después del ajuste de ancovas se realizaron comparaciones por medio del procedimiento de Wilcox o de las comparaciones múltiples de Tukey (Cuadro 11, Fig. 13). Los resultados detallados pueden encontrarse en la sección I.I del Apéndice I.

Cuadro 11. Análisis de covarianza de la rigidez a la flexión estructural (EI_{estr}) para los tres intervalos de diámetro. Se incluye la significancia del término de interacción, la del efecto de la especie, el procedimiento para las comparaciones interespecíficas y las especies excluidas de los análisis por pequeño tamaño muestral. n. s.: no significativo.

| Intervalo de diámetro (cm) | Nivel de significancia de interacción especie* \log_{10} diámetro | Valor de F y significancia del término asociado a la especie. | Procedimiento de comparación interespecífica | Especie excluida por pocas observaciones |
|----------------------------|---|---|--|--|
| [0.44, 3.16) | p<0.001 | $F_{(7,365)}=14.017$, p<0.001 | Wilcox (sección I.I del Apéndice I) | |
| [3.16, 7.59) | n. s. (p=0.992) | $F_{(6,194)}=29.06$, p<0.001 | Tukey (sección I.I del Apéndice I) | <i>B. longipes</i> (2) |
| [7.59, 10.6] | n. s. (p=0.123) | $F_{(1,14)}=22.412$, p<0.001 | | <i>B. acuminata</i> (4) <i>B. attenuata</i> (3) |

Las comparaciones pareadas de la primera sección de diámetro son complicadas. En muchos casos están restringidas a ciertos rangos del diámetro por el cruce de las rectas de regresión. Resumiendo los resultados, se tiene que en segmentos de hasta 3.16 cm de diámetro las especies de mayor rigidez son *B. simaruba*, *B. attenuata*, *B. acuminata*, *B. arborea* y *B. instabilis*.

Posteriormente se encuentran *B. grandifolia* y el conjunto con las especies de menor rigidez *B. longipes* y *B. cinerea*. Sin embargo, algunas de las comparaciones pareadas dan información equívoca sobre la posición relativa de estas especies, derivada de los numerosos cruces que ocurren entre las rectas de regresión.

En las regiones del tallo con diámetros de 3.16 a casi 7.6 cm, la rigidez a la flexión estructural es mínima en *B. grandifolia* y máxima en *B. simaruba*. Las especies de las zonas secas se reparten en los dos grupos que quedan entre estos dos extremos: *B. instabilis* en un grupo con *B. arborea* y *B. cinerea* con *B. attenuata* y *B. acuminata*. Solamente se tuvieron diámetros mayores a 7.6 para dos especies, y fue nuevamente *B. simaruba* la especie más rígida a nivel estructural.

1.1.2. Edad como covariable

El análisis de la rigidez estructural a la flexión que considera a la edad es el único para el que la covariable fue dividida en cuatro intervalos (Cuadro 12, Fig. 13). Los resultados detallados se pueden consultar en la sección I.II del Apéndice I.

Con la edad como covariable, hay resultados distintos de lo observado con el diámetro. Resaltan especialmente dos cambios en cuanto a la posición relativa de las especies. Aunque algunas de las especies de zonas secas siguen localizándose en la región de menor rigidez estructural (*B. longipes*, *B. grandifolia*), *B. instabilis* salta a la zona de mayor rigidez y *B. cinerea* a la de menor rigidez. Por ser tan similar la información con edad y por tener las diferencias una explicación relacionada con las tasas de crecimiento que será expuesta más adelante, los análisis con la edad como covariable serán solamente comparados con los del diámetro y no se consideran informativos por sí mismos.

Cuadro 12. Análisis de covarianza de la rigidez a la flexión estructural (EI_{est}) para los cuatro intervalos de edad. Se incluye la significancia del término de interacción, la del efecto de la especie, el procedimiento para las comparaciones interespecíficas y las especies excluidas de los análisis por pequeño tamaño muestral. n. s.: no significativo.

| Intervalo de edad (años) | Nivel de significancia de interacción especie*log ₁₀ edad | Valor de F y significancia del término asociado a la especie. | Procedimiento de comparación interespecífica | Especie excluida por pocas observaciones |
|--------------------------|--|---|--|--|
| [1, 3.0) | n. s. (p=0.303) | F _(3,50) =42.771, p<0.001 | Tukey (sección I.II. del Apéndice I) | <i>B. cinerea</i> (2) <i>B. longipes</i> (3) <i>B. instabilis</i> (5) <i>B. grandifolia</i> (4) |
| [3.0, 8.5) | n. s. (p=0.060) | F _(7,182) =40.783, p<0.001 | | |
| [8.5, 22.5) | n. s. (p=0.535) | F _(6,235) =133.23, p<0.001 | | |
| [22.5, 57.5] | n. s. (p=0.575) | F _(2,66) =52.491, p<0.001 | | <i>B. cinerea</i> (causa heteroscedasticidad) <i>B. grandifolia</i> (5) |

1.2. Análisis de la rigidez a la flexión de la madera (EI_{mad})

1.2.1. Diámetro como covariable

Se obtuvieron tres intervalos de diámetro que posibilitaron alcanzar la homoscedasticidad y generaron tamaños de muestra adecuados para las ancovas. En un caso el efecto de la interacción diámetro*especie fue significativo y fue necesario ajustar un modelo de pendientes separadas (Cuadro 13, Fig. 14). La sección II.I del Apéndice I contiene los resultados detallados de estos análisis.

Cuadro 13. Análisis de covarianza de la rigidez a la flexión de la madera (EI_{mad}) para los tres intervalos de diámetro. Se incluye la significancia del término de interacción, la del efecto de la especie, el procedimiento para las comparaciones interespecíficas y las especies excluidas de los análisis por pequeño tamaño muestral. n. s.: no significativo.

| Intervalo de diámetro (cm) | Nivel de significancia de interacción especie*log ₁₀ diámetro | Valor de F y significancia del término asociado a la especie. | Procedimiento de comparación interespecífica | Especie excluida por pocas observaciones |
|----------------------------|--|---|--|--|
| [0.22, 2.72) | p<0.001 | F _(7,321) =22.056, p<0.001 | Wilcox (sección II.I del Apéndice I) | |
| [2.72, 8.32) | n. s. (p=0.528) | F _(7,242) =26.118, p<0.001 | Tukey (sección II.I. del Apéndice I) | |
| [8.32, 10.6] | n. s. (p=0.314) | F _(1,7) =45.862, p<0.001 | | <i>B. acuminata</i> (1) <i>B. attenuata</i> (1) |

El resumen de las comparaciones pareadas a través del procedimiento de Wilcox es complicado. Al igual que con la rigidez a nivel estructural, ocurren varios cruces entre las rectas

de regresión que complican la interpretación. No obstante, es posible ubicar a *B. longipes* y *B. grandifolia* como las especies de menor rigidez en la madera, a *B. cinerea*, *B. instabilis*, *B. acuminata*, *B. arborea*, *B. attenuata* como de rigidez intermedia y a *B. simaruba* como la especie de rigidez mayor. Los resultados son bastante similares a lo obtenido para la rigidez a la flexión estructural.

Para el segundo intervalo de diámetro, la rigidez de madera varía entre especies de manera muy similar a como lo hace a nivel estructural. Se forma un grupo con casi todas las especies de las zonas secas (*B. grandifolia*, *B. longipes* y *B. instabilis*), y otro más añadiendo *B. arborea* a las especies de la zonas secas. *B. cinerea* forma un conjunto con *B. acuminata* y *B. attenuata* y *B. simaruba* forman grupos independientes (Fig. 14). Nuevamente para el tercer intervalo de diámetro, solamente hay datos para dos especies y *B. simaruba* presenta la mayor rigidez a la flexión de la madera.

1.2.2. Edad como covariable

Las comparaciones interespecíficas de la rigidez a la flexión de la madera con la edad como covariable son similares a lo comentado para la rigidez estructural (Cuadro 14, Fig. 14). Los resultados detallados de las comparaciones pueden consultarse en la sección II.II del Apéndice I.

Cuadro 14. Análisis de covarianza de la rigidez a la flexión de la madera (EI_{mad}) para los tres intervalos de edad. Se incluye la significancia del término de interacción, la del efecto de la especie, el procedimiento para las comparaciones interespecíficas y las especies excluidas de los análisis por pequeño tamaño muestral. n. s.: no significativo.

| Intervalo de edad (años) | Nivel de significancia de interacción especie*log ₁₀ edad | Valor de F y significancia del término asociado a la especie. | Procedimiento de comparación interespecíficas | Especie excluida por pocas observaciones |
|--------------------------|--|---|---|---|
| [1.5, 8.5) | n. s. (p=0.082) | $F_{(7,223)}=54.478, p<0.001$ | Tukey (sección II.II. del Apéndice I) | <i>B. instabilis</i> (2) <i>B. acuminata</i> (1) <i>B. attenuata</i> (1) <i>B. simaruba</i> (10) |
| [8.5, 25.0) | n. s. (p=0.992) | $F_{(6,252)}=152.95, p<0.001$ | | <i>B. cinerea</i> (causa heteroscedasticidad) |
| [25.0, 57.5] | n. s. (p=0.82) | $F_{(2,49)}=29.692, p<0.001$ | | |

1.3. Análisis de la rigidez a la flexión de la corteza (EI_{cor})

1.2.1. Diámetro como covariable

En este caso son dos los intervalos en los que se dividió al diámetro. Algunos datos para las regiones más jóvenes quedaron fuera por ser causantes de heteroscedasticidad (dos observaciones de *B. longipes*, tres de *B. instabilis*, seis de *B. arborea*, una de *B. cinerea*) (Cuadro 15, Fig. 15). La sección III.I del Apéndice I contiene los resultados detallados de estos análisis.

Las diferencias en la rigidez a la flexión de la corteza son menores que para las de la madera y la rigidez a nivel estructural. Sin embargo, se logran distinguir grupos homogéneos. *B. longipes* tiene la menor rigidez en la corteza, seguida de las otras especies de las zonas secas y *B. arborea*. Las especies restantes tienen la rigidez mayor para este tejido.

Cuadro 15. Análisis de covarianza de la rigidez a la flexión de la corteza (EI_{cor}) para los dos intervalos de diámetro. Se incluye la significancia del término de interacción, la del efecto de la especie, el procedimiento para las comparaciones interespecíficas y las especies excluidas de los análisis por pequeño tamaño muestral. n. s.: no significativo.

| Intervalo de diámetro (cm) | Nivel de significancia de interacción especie*log ₁₀ diámetro | Valor de F y significancia del término asociado a la especie. | Procedimiento de comparación interespecífica |
|----------------------------|--|---|--|
| [1.78, 5.37) | n. s. (p=0.308) | F _(7,433) =3.251, p=0.0023 | Tukey (sección III.I. del Apéndice I) |
| [5.37, 10.6] | n. s. (p=0.138) | F _(3,69) =2.780, p<0.0475 | |

1.2.2. Edad como covariable

Se seccionó a la edad en tres intervalos y se ajustó el mismo número de análisis de covarianza (Cuadro 16, Fig. 15). Los resultados son similares a lo observado con el diámetro como covariable, aunque también ocurre el corrimiento ya comentado de *B. cinerea* y *B. instabilis* en los otros ancovas con la edad como covariable. Los resultados detallados de estos análisis se encuentran en la sección III. II del Apéndice I.

Cuadro 16. Análisis de covarianza de la rigidez a la flexión de la corteza (EI_{cor}) para los tres intervalos de edad. Se incluye la significancia del término de interacción, la del efecto de la especie, el procedimiento para las comparaciones interespecíficas y las especies excluidas de los análisis por pequeño tamaño muestral. n. s.: no significativo.

| Intervalo de edad (años) | Nivel de significancia de interacción especie*log ₁₀ edad | Valor de F y significancia del término asociado a la especie. | Procedimiento de comparación interespecífica | Especie excluida por pocas observaciones |
|--------------------------|--|---|--|---|
| [1.5, 3.5) | n. s. (p=0.33) | $F_{(2,37)}=7.417, p=0.002$ | Tukey (sección III.II. del Apéndice I) | <i>B. longipes</i> (3) <i>B. instabilis</i> (4) <i>B. cinerea</i> (2) <i>B. arborea</i> (5) <i>B. grandifolia</i> (4) |
| [3.5, 10.0) | n. s. (p=0.069) | $F_{(2,197)}=36.48, p<0.001$ | | |
| [10.0, 57.5] | n. s. (p=0.232) | $F_{(6,209)}=57.678, p<0.001$ | | <i>B. cinerea</i> (causa heteroscedasticidad) |

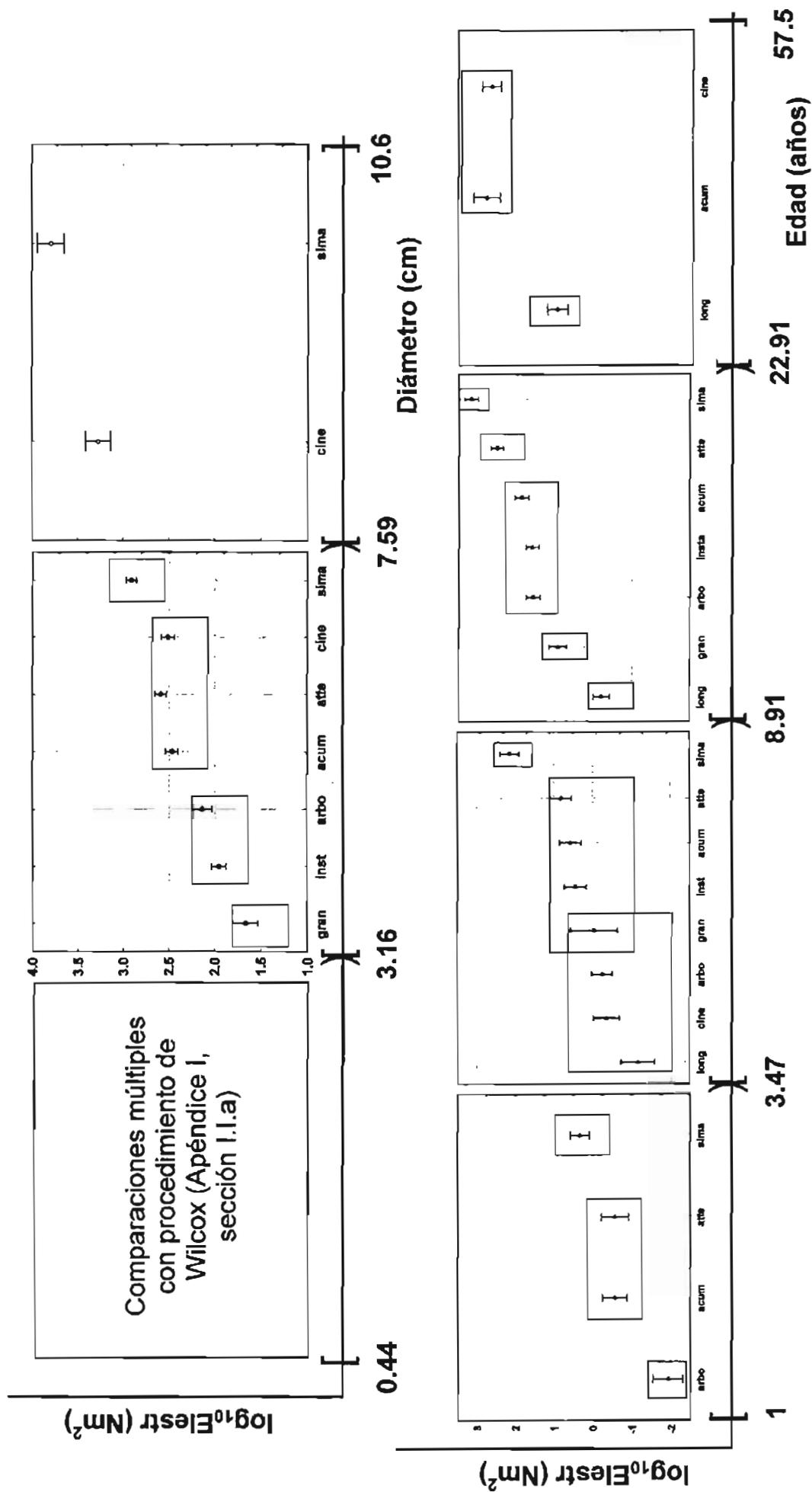


Figura 13. Resultados de las comparaciones interespecificas con el método de Tukey sobre el \log_{10} de los datos de rigidez a la flexión estructural ($\log_{10}EI_{estr}$), considerando al diámetro o a la edad como covariable. El primer intervalo de diámetro requirió comparaciones a través del procedimiento de Wilcoxon por la significancia del término de interacción en el análisis de covarianza.

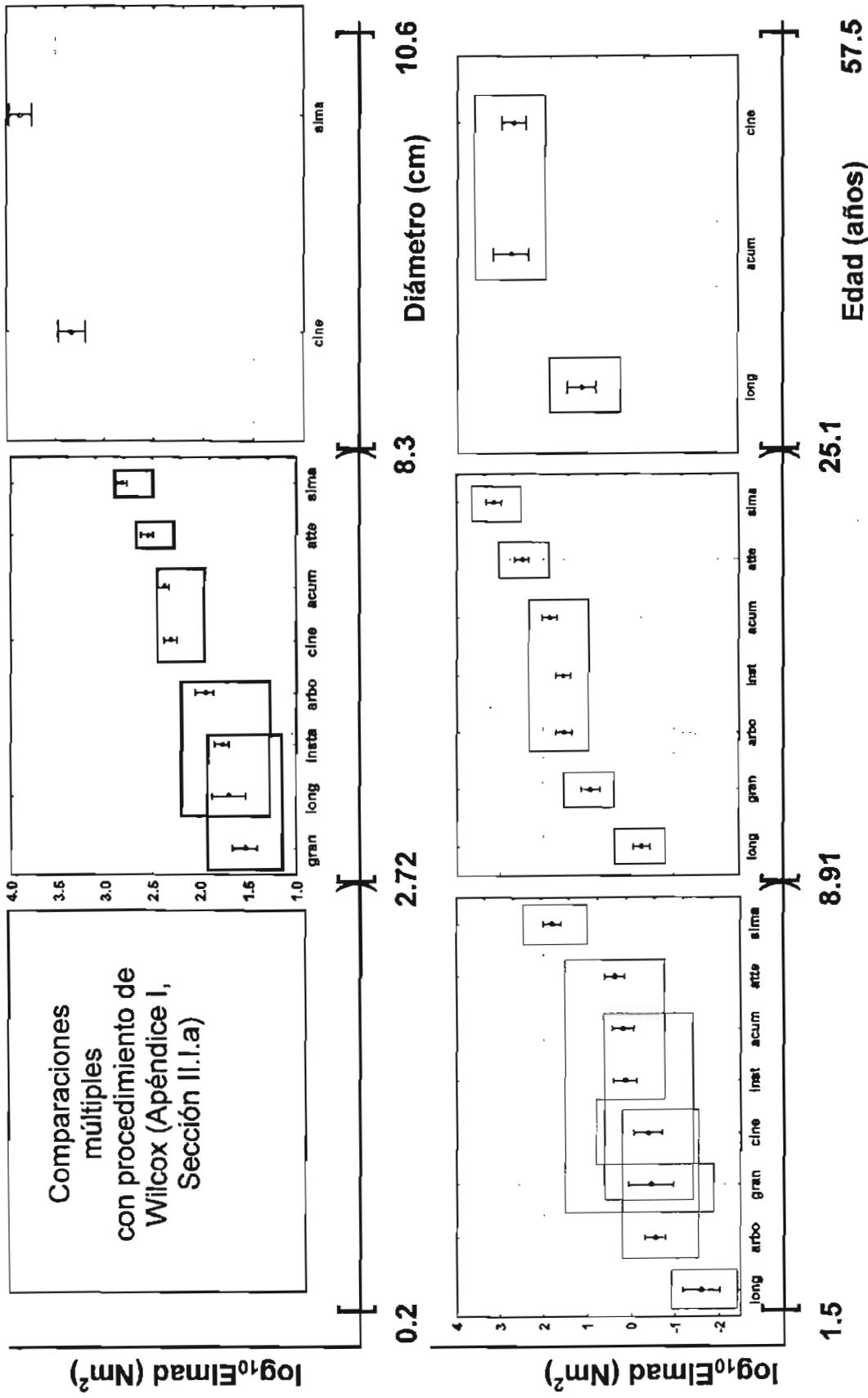


Figura 14. Resultados de las comparaciones interespecíficas con el método de Tukey sobre el \log_{10} de los datos de rigidez a la flexión de la madera ($\log_{10}EI_{mad}$), considerando al diámetro o a la edad como covariable. El primer intervalo de diámetro requirió comparaciones a través del procedimiento de Wilcoxon por la significancia del término de interacción en el análisis de covarianza.

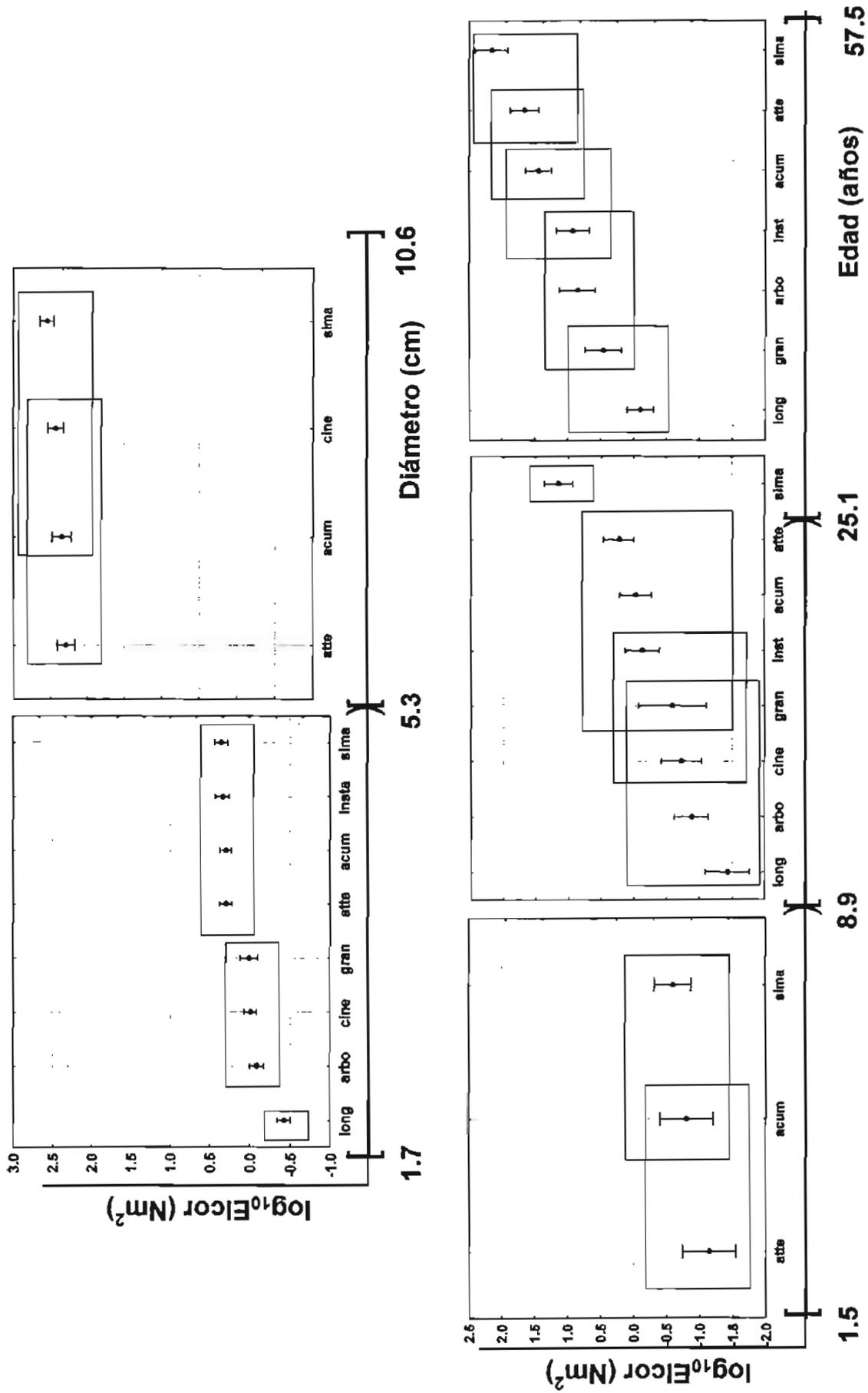


Figura 15. Resultados de las comparaciones interespecíficas con el método de Tukey sobre el \log_{10} de los datos de rigidez a la flexión de la corteza ($\log_{10}EI_{cor}$), considerando al diámetro o a la edad como covariable.

2. SEGUNDO MOMENTO DE ÁREA O MOMENTO DE INERCIA (I)

Por ser el momento de inercia o segundo momento de área un parámetro mecánico que recoge la información sobre el tamaño y la forma de la estructura, su cálculo para secciones transversales circulares y cuartos (arcos) depende del diámetro del segmento (Apéndice IV). La estimación del momento de inercia estructural descansa en el diámetro del segmento. Una gráfica con estas dos variables muestra una relación perfecta, reflejando esta dependencia funcional. Por esta razón, se reportan únicamente las gráficas de los momentos de inercia de la madera y de la corteza con el diámetro del segmento (Fig. 16).

Para diámetros menores a los tres cm, los momentos de inercia de la madera en las diferentes especies tienen un altísimo grado de traslape. Para diámetros mayores, *B. cinerea* y *B. longipes* tienen momentos de inercia pequeños, mientras que *B. simaruba* los tiene mayores (Figura 16). Esto es una consecuencia inmediata de que para un diámetro fijo, *B. simaruba* tiene una cantidad de madera mucho mayor en comparación con las especies de zonas secas. Una situación inversa resulta al analizar los momentos de inercia para la corteza. Las especies de zonas secas tienen momentos de inercia mayores para su abundante corteza.

Cuando es la edad la variable independiente, los momentos de inercia muestran una dispersión intra e interespecífica más elevada (Fig. 17). No obstante, los patrones muestran nuevamente menores momentos de inercia en la madera y mayores en la corteza en las especies que de mayor almacenamiento en los tallos. La gran dispersión observada habla de las enormes diferencias estructurales que hay entre las especies, e incluso entre las ramas de una misma especie, para una misma edad.

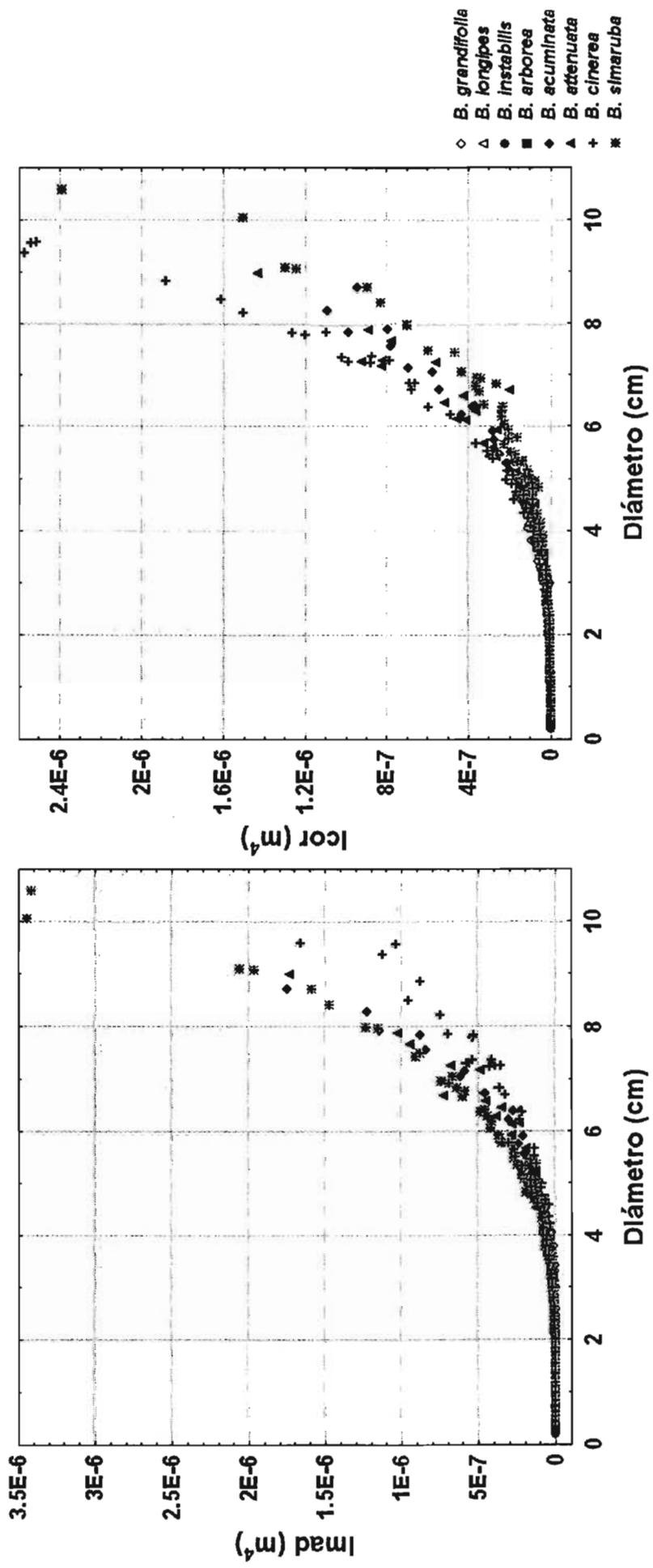


Figura 16. Momentos de inercia de la madera (I_{mad}) y la corteza (I_{cor}) para los diferentes valores de diámetro en las ocho especies de *Bursera*.

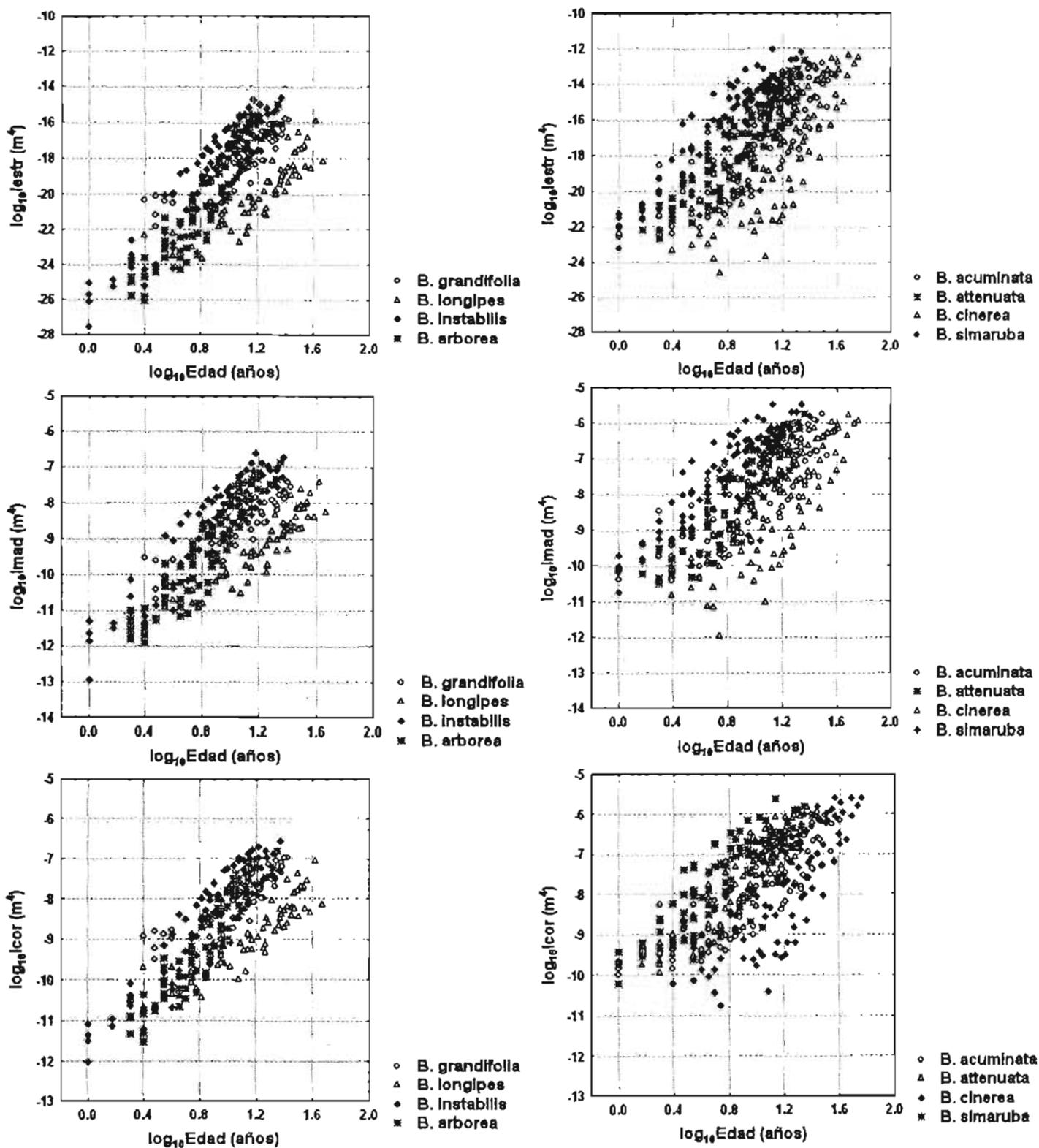


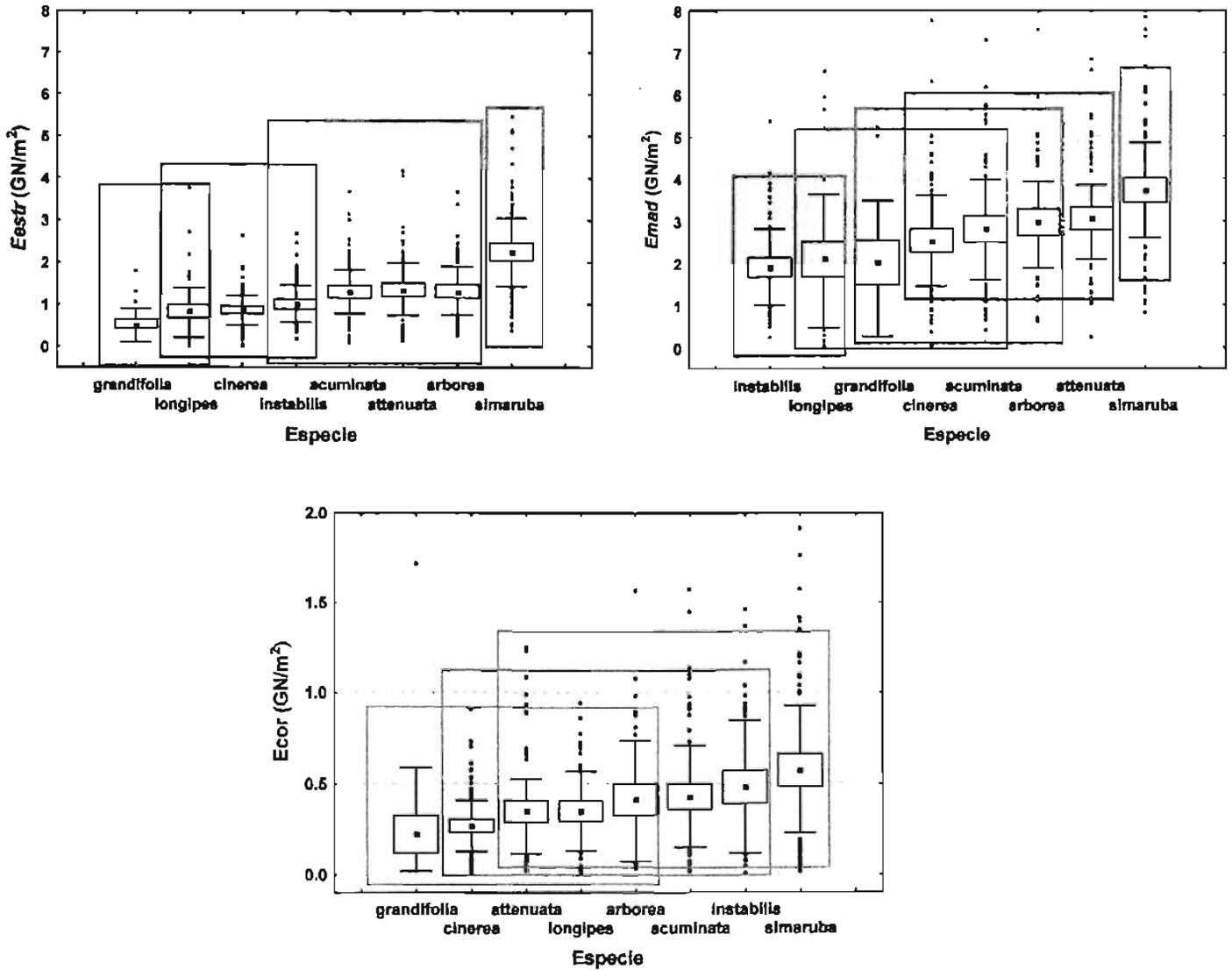
Figura 17. \log_{10} de los momentos de inercia de la estructura (tallo completo; $\log_{10}I_{estr}$), de la madera ($\log_{10}I_{mad}$) y la corteza ($\log_{10}I_{cor}$) para los diferentes valores de \log_{10} edad en las ocho especies de *Bursera*.

3. MÓDULO ELÁSTICO O DE YOUNG (E)

Las propiedades mecánicas a nivel del tejido están reflejadas por el módulo elástico de éste. Mientras mayor es el módulo, mejor será la habilidad del tejido para resistir la flexión. Es uno de los dos componentes de la rigidez, siendo el otro el momento de inercia. Se esperaban tendencias claras al incremento en los módulos, sobre todo en el de la madera, hacia las zonas más viejas de la rama. Sin embargo, no es posible apreciar una tendencia bien clara hacia el incremento, excepto en el caso del módulo elástico estructural (Apéndice II). Otra tendencia al aumento suele ocurrir en los segmentos más jóvenes de las ramas, posiblemente como resultado de problemas metodológicos que se discutirán más adelante. En la comparación interespecífica, las especies de las zonas secas tienen módulos elásticos estructurales menores (Fig. 18).

Los módulos elásticos de la madera y de la corteza no tienen un incremento evidente hacia la base de la rama, aunque este pudo estar enmascarado por el alto nivel de variación observado. Si no hay cambios significativos en los módulos elásticos con la edad, puede decirse que no hay alteraciones importantes en las características cualitativas o cuantitativas de la madera o de la corteza. El módulo para la madera muestra nuevamente a las especies de las zonas secas en la región de valores menores y a las de zonas húmedas en la de módulos más altos. Las especies forman un gradiente de aumento hasta llegar a *B. simaruba*, la especie más alta y de la zona más húmeda, con módulos elásticos significativamente más altos que el resto de las especies (Fig. 18). El módulo elástico de la corteza muestra también diferencias interespecíficas, aunque no hay diferencias que sigan estrictamente el nivel de precipitación ambiental.

Figura 18. Diagramas de cajas y bigotes para el módulo elástico estructural (E_{estr}), de la madera (E_{mad}) y de la corteza (E_{cor}) en las diferentes especies. El punto medio en las cajas representa la media, sus bordes el intervalo de confianza al 95% para la media, los extremos de los bigotes el rango de los datos sin observaciones extremas. Los datos representados como puntos corresponden a observaciones extremas.



DISCUSIÓN

Las propiedades estructurales y biomecánicas en los diferentes niveles jerárquicos de organización afectan fuertemente las características de los niveles superiores e inferiores. Aunque para cada nivel las características estructurales y biomecánicas fueron medidas de manera independiente, su integración es fundamental para entender las relaciones estructura-función en los árboles. Las secciones de la discusión comienzan con la interpretación de los resultados en los niveles por separado y culminan con una síntesis de la información estructural y funcional, que discute los factores más influyentes en la evolución de la arquitectura y la forma de los árboles estudiados. Finalmente se hacen algunas observaciones que podrían servir de guía para futuros trabajos biomecánicos, y se proponen posibilidades para la información generada en esta investigación para ser usada en estudios adaptativos que tomen en cuenta las relaciones filogenéticas de las especies del clado *Simaruba*.

NIVEL DE ORGANIZACIÓN INDIVIDUAL Y ORGÁNICO

1. RELACIONES ALOMÉTRICAS: ESCALAMIENTO ENTRE EL DIÁMETRO, LA LONGITUD Y EL ÁNGULO DE LAS RAMAS

Las relaciones alométricas proporcionan información muy valiosa para comparar especies de arquitectura muy parecida pero con mucha variación en tamaño. Así, es posible comparar a *B. longipes*, *B. simaruba*, *B. attenuata* y *B. acuminata*, todas ellas con formas muy similares y con exponentes de escalamiento sin diferencia estadística para la relación D:L en las ramas. Se trata de árboles con formas similares, cuyas ramas guardan la misma proporción D:L, independientemente del tamaño total del individuo. *B. simaruba* podría considerarse entonces como una amplificación de *B. longipes*.

Bursera arborea es la especie con el exponente más alto dentro del clado, indicando que presenta las ramas más largas para un diámetro determinado, o dicho de otro modo, es la especie

más esbelta en relación con el largo de sus ramas. Sin embargo, no presenta diferencias significativas más que con *B. instabilis*, por lo que no se puede hablar de discrepancias importantes en la alometría de *B. arborea* con la del resto de las especies.

Fue inesperado encontrar que *B. instabilis*, la especie con ramas viejas lianescentes, tuviera ramas muy cortas para su diámetro (tuvo el exponente de escalamiento más pequeño). Se pensó que una forma de vida con autosporte en etapas tempranas de la rama, y sin él en las etapas tardías, tendría un exponente de escalamiento mayor. La posibilidad de recargarse en ramas vecinas liberaría a la base de la rama de la responsabilidad de aumentar en diámetro de acuerdo al largo total de la rama. Así, las ramas podrían tener una longitud mayor y más independiente del diámetro basal. Lo observado no es una consecuencia de la influencia de las ramas jóvenes con autosostén, pues al analizar únicamente las ramas más viejas (y no las sometidas a pruebas biomecánicas), el exponente de escalamiento sigue siendo el más pequeño del clado (0.524, $n=12$, $R^2=0.45$). Sin embargo, cabe la posibilidad de existan diferencias en los exponentes de escalamiento en las diferentes ramas de la copa, lo que también explicaría el bajo R^2 (0.83) para el modelo de regresión en *B. instabilis*. Las ramas más viejas constituyen el sostén inferior de las ramas de la copa, por lo que no se sostienen de sus vecinas como lo hacen las ramas de zonas más altas de la copa (Fig.3A). Estas ramas más altas podrían tener más libertad para adquirir un hábito lianescente. También habría que considerar que *B. instabilis* puede tener diámetros más gruesos por el alto almacenamiento en la corteza y no por razones mecánicas.

La Figura 19 muestra el incremento en diámetro y longitud en ramas de *B. instabilis*. En todas las ramas hay una dispersión importante y mayor que la observada en las demás especies. En esta especie no se puede hablar de una tasa constante de adelgazamiento en las ramas. También es evidente que la rama lianescente tiene longitudes mucho mayores a ramas de diámetros equivalentes. Es notable la existencia de un diámetro umbral a partir del cual la rama adquiere mayor longitud sin un incremento proporcional en el diámetro. Este diámetro puede corresponder al punto en el que la rama pierde la capacidad de autosostén y comienza a

recargarse en las ramas vecinas. Contestar preguntas más específicas sobre la alometría de *B. instabilis* y sus ramas lianescentes requerirá un muestreo más amplio y más dirigido en esta especie.

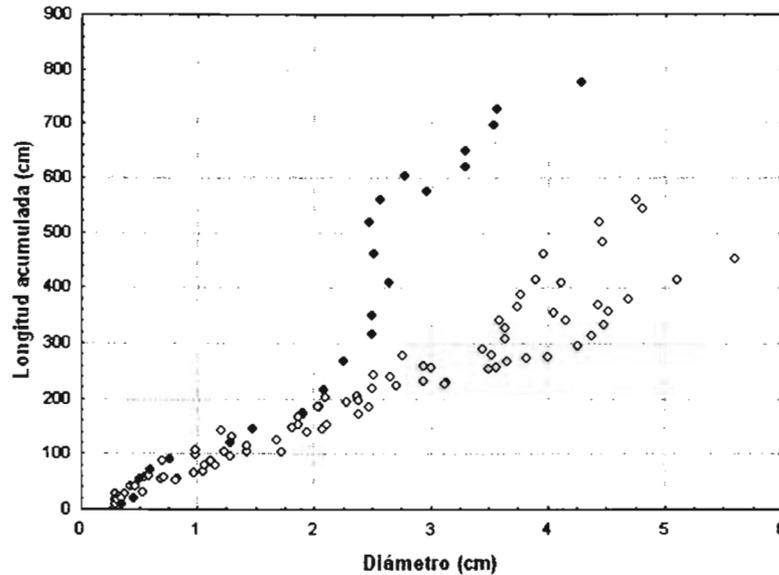


Figura 19. Incremento en longitud acumulada para diferentes valores de diámetro en ramas de *B. instabilis*. ◊: ramas con autosostén, ◆: rama lianescente.

La asociación fuerte entre el diámetro (D) y la longitud (L) observada en las ramas no es un simple ejemplo más de esta relación en tallos. Este tipo de relaciones alométricas es reportada comúnmente para los troncos principales pero es muy poco estudiada a nivel de las ramas. El papel mecánico de estos órganos es muy diferente al de los tallos principales por lo que conocer la magnitud de los exponentes de escalamiento de las relaciones alométricas informa sobre la construcción y el crecimiento de estos órganos. Las ramas experimentan condiciones mecánicas muy distintas a los tallos principales, análogas por cierto a las de una viga en voladizo. Fuerzas tan obvias como las palancas ejercidas por un peso terminal, por el viento, el follaje o por frutos muy pesados podrían estar condicionando el crecimiento de la rama a un diámetro particular en la base de la misma.

Los exponentes de escalamiento de la relación alométrica entre D y L en las ramas deberían contrastarse con sus equivalentes en otras plantas suculentas y otros árboles que

almacenen agua y nutrientes en sus tallos. Sin embargo, esta información está disponible solamente para la altura total del árbol y su diámetro basal y únicamente para plantas tan suculentas como las cactáceas, con niveles de almacén de agua superiores al observado en *Bursera*. Así, se reporta que los sahuaros (*Carnegiea giganteus*) tienen un exponente de escalamiento $\alpha_{LS}=1.007$ (error estándar 0.043 y $\alpha_{RMA}=1.11$, $R^2=0.826$, $n=118$; Niklas y Buchman, 1994), en algunas especies de *Stenocereus* (cactus columnares) $\alpha_{LS}=1.68$ (error estándar 0.09 y $\alpha_{RMA}=2.16$, $R^2=0.605$, $n=240$; Molina-Freaner, *et al.*, 1998). Los exponentes observados para *Bursera* son en todos los casos menores a la unidad, y por lo tanto menores a los encontrados en los tallos principales de las cactáceas mencionadas. Para un mismo diámetro, un tallo principal en una suculenta como estas cactáceas puede crecer más que las ramas de cualquiera de las especies estudiadas, lo que podría estar reflejando las diferencias mecánicas comentadas en el párrafo anterior.

Al reunir las mediciones de D y L de las ramas más viejas del tronco (las más cercanas a la base) y las probadas mecánicamente (porciones terminales de ramas), y obtener un coeficiente de correlación más alto que con los grupos por separado, se sugiere que la relación entre D y L es constante a lo largo de toda la rama. La longitud a la punta a partir de un diámetro particular será proporcional a dicho diámetro, independientemente de lo cerca o lejos que se esté de la base de la rama. La correlación tan estrecha entre estas variables puede tener una explicación mecánica y otra ontogenética. El argumento mecánico es que la rama aumenta su diámetro como respuesta a un incremento en la longitud y a condiciones mecánicas constantes. Este aumento permite a la rama continuar manteniendo a la rama como una viga en voladizo. Este aumento sincronizado entre D y L también puede interpretarse como una consecuencia del crecimiento primario en longitud y secundario en grosor. Una combinación de estos dos argumentos también es posible.

En lo que respecta a las correlaciones que incluyen al ángulo como variable, no se encontró prácticamente ninguna con significancia estadística. Se esperaba una asociación positiva entre el ángulo y la longitud de la rama que sólo ocurre en *B. instabilis*. En una etapa temprana,

una rama puede ajustar el ángulo en su base de acuerdo a su propio peso y longitud, y el peso de las estructuras (hojas, frutos, etc.) que porta. Conforme la rama aumenta en grosor, resulta más difícil alterar su ángulo, hasta el punto en que sería más probable que una rama muy larga, con peso excesivo en el extremo, se rompiera a que cambiara su ángulo de inserción con el tronco principal. No se ha observado madera de reacción (p. e., fibras gelatinosas) en ninguna de las especies estudiadas (Olson, com. pers.), observación que habría sugerido que la rama es capaz de ajustar su orientación, y por tanto su ángulo, como respuesta a las condiciones ambientales o a su propio peso (Carlquist, 2001). Esto podría explicar la ausencia de asociación entre el ángulo y el resto de las variables. En *B. instabilis* podría estar ocurriendo que en algunas ramas hay una transferencia rápida del autosostén al hábito lianescente y que el incremento en el ángulo refleja el crecimiento cada vez mayor de las ramas.

2. TASAS DE CRECIMIENTO PROMEDIO ANUAL

En el clado Simaruba, un mayor crecimiento en longitud se acompaña casi siempre por uno mayor en diámetro. Esto sugiere que el aumento en biomasa se dirige tanto al aumento del largo como del grosor de las ramas, y no solamente a una de estas características. Este incremento en biomasa se ve influenciado por el ambiente, principalmente por la precipitación, como lo evidencian las altas correlaciones entre las tasas de crecimiento y este parámetro climático. Los extremos en tasas se corresponden con extremos ambientales. *B. longipes* tiene las tasas mínimas y ocupa un ambiente muy seco en el Cañón del Zopilote. Si bien esta localidad no es la de menor precipitación (la de precipitación mínima es Jayacatlán, Oaxaca), sí es la zona con menor cobertura vegetal, lo que lo convierte en una localidad con microambientes muy secos. Las tasas máximas son presentadas por *B. simaruba*, la especie de la selva alta perennifolia, que crece con una tasa cuatro veces mayor que *B. longipes*.

Las especies de ambientes secos tienen bajas tasas de crecimiento, excepto *B. instabilis*. Esta especie ocupa la misma localidad que *B. arborea*, aunque microambientalmente *B. arborea* prefiere establecerse cerca de corrientes de agua y en cañadas y *B. instabilis* se encuentra en

microambientes más secos. Con los mismos niveles de precipitación, *B. instabilis* tiene tasas de crecimiento en longitud y diámetro 62% y 43% más altas que su especie vecina. Para estas comparaciones sería importante reexaminar ambas especies para detectar diferencias en la producción de ramas. Un mayor número de ramas en *B. arborea* sugeriría que el crecimiento es más lento en las ramas individuales pero ocurre en más ramas.

Una especie cuya tasas estimadas podrían ponerse en duda es *B. cinerea*. La edad estimada a partir de las cicatrices en los tallos discrepó con el número de anillos de crecimiento de la madera. Para mantener el método de estimación de la edad homogéneo entre especies, se tomó en cuenta la estimada a partir de las cicatrices. Las tasas calculadas ubican a *B. cinerea* muy cerca de las especies de hábitats similares (secos), lo que sugiere que esta edad podría ser más cercana a la edad real. Adicionalmente, *B. cinerea* tiene una madera muy diferente al resto de las especies (Olson, com. pers.) y podría tener irregularidades en la producción de anillos de crecimiento.

Por último, es importante señalar que el crecimiento en grosor fue medido a partir del diámetro externo, es decir, incluyendo a la madera y la corteza. Es conocido que en una planta la inversión de energía y de recursos es mayor en la producción de la madera que en la generación de la corteza, y que esto se refleja en las grandes diferencias en densidad de estos tejidos. La proporción de estos tejidos es bastante variable entre las especies del clado Simaruba, por lo que una mejor comparación de tasas de crecimiento deberá descansar en mediciones que consideren los incrementos en producción de madera y corteza por separado.

Sería ideal contar con las características anatómicas microscópicas y la densidad de la madera de estas especies para correlacionarlas con las tasas de crecimiento. Esto permitiría contestar si diferencias en el volumen de los diferentes tejidos o en características a nivel celular se asocian con diferencias en tasas de crecimiento. Podría resultar que la alta tasa de crecimiento en *B. instabilis* resulta en madera con células más delgadas o menos fibras, en comparación con *B. arborea*.

NIVEL DE ORGANIZACIÓN TISULAR (MADERA Y CORTEZA)

Los tejidos son el nivel de organización más bajo en este estudio y afectan tanto a la forma de vida de la planta (a través del grado de succulencia), como a las características de las ramas y sus propiedades biomecánicas. Proporciones contrastantes entre tejidos tienen efectos muy fuertes en la respuesta mecánica de los tallos a su ambiente, sin olvidar que reflejan el grado de almacenamiento en los tallos. Las especies con mayores áreas porcentuales de corteza almacenan más agua y recursos en este tejido, reducen la rigidez del tallo y cambian las relaciones alométricas entre el diámetro y la longitud de las ramas.

La forma en que cambian las áreas porcentuales de la madera y la corteza a lo largo de la rama permitió identificar conjuntos de especies. Independientemente del grupo, todas las especies del clado tienen un área mayoritariamente compuesta por corteza en los primeros años de edad. Conforme la rama envejece, el área de la madera sobrepasa al de la corteza. El diámetro en el que ocurre esta inversión en las áreas porcentuales es variable entre especies. Para diámetros menores, la corteza es muy masiva y podría tener un papel mecánico muy importante en el sostén de las ramas más jóvenes, más por su abundancia que por tener una alta resistencia a la flexión.

Las especies de las localidades más secas tienen cortezas muy abundantes a lo largo de su vida. En *B. grandifolia* se alcanza el extremo de un 50% de área porcentual de corteza a lo largo de toda la vida de la rama. Esta observación, junto con el hecho de que es *B. simaruba* la especie con corteza mínima y ambiente más húmedo, fundamenta la propuesta de que la corteza tiene una función de almacén en estas plantas.

Es notable la dispersión de los datos de *B. instabilis*. La cantidad de madera y corteza no presenta patrones constantes a lo largo de una misma rama, sino que fluctúa considerablemente. Entre ramas de diámetro comparable hay también mucha variación. Esta especie no tiene una tasa de adelgazamiento tan constante como las otras especies del clado (obs. pers.).

CARACTERÍSTICAS BIOMECÁNICAS DE LAS RAMAS Y LOS TEJIDOS

La estimación de los parámetros biomecánicos y su correlación con las propiedades estructurales estableció relaciones forma-función básicas en el estudio evolutivo de las formas en plantas. Estas correlaciones se enfocaron a nivel del órgano (la rama) y de los tejidos, pero también tienen un efecto a nivel individual.

El parámetro que refleja las características mecánicas de la rama completa es la rigidez a la flexión estructural (EI_{estr}), que reúne al momento de inercia estructural (I_{estr}) y al módulo elástico estructural (E_{estr}). El momento de inercia depende del diámetro del tallo, mientras que el módulo elástico estructural refiere a la habilidad para resistir la flexión por parte del tejido resultante de mezclar la corteza y madera presentes en el tallo. El módulo elástico estructural varía de acuerdo a la proporción de madera y corteza presente en el tallo. Una rama con grandes cantidades de corteza y poca madera tendrá un módulo elástico bajo. Lo contrario sucederá con tallos de menos corteza y madera más abundante. Al enlistar las especies de *Bursera* por sus valores de E_{estr} en un orden creciente, se obtendrá una lista igual a la generada con el criterio de área porcentual de madera.

Si se comparan dos tallos del mismo diámetro, entonces I_{estr} será idéntico para ambos y la rigidez a la flexión estructural únicamente dependerá del valor de E_{estr} , y por lo tanto de la proporción entre la madera y la corteza. Las especies con corteza más abundante serán más flexibles (menos rígidas) que aquellas con mucha madera. Esto es precisamente lo observado en *Bursera*. Ramas con ciertas características de forma y tamaño en las especies de los ambientes más secos (con corteza abundante) son menos rígidas que ramas equivalentes en los grupos que habitan localidades más húmedas y tienen cortezas menos masivas.

En las zonas más jóvenes de las ramas (diámetros menores a 3.16 cm), las áreas porcentuales de madera y corteza cambian rápidamente con la edad hasta establecerse en un porcentaje característico para cada especie. Estos cambios afectan fuertemente al módulo elástico

estructural y por las razones expuestas con anterioridad, a la rigidez a la flexión a este mismo nivel. Estos cambios y los diferentes ritmos en que ocurren en las distintas especies son causantes de la heterogeneidad de pendientes en el análisis de covarianza y del consecuente cruce entre las rectas de regresión en el análisis interespecífico de la rigidez a la flexión estructural.

Al introducir a la edad para comparar los parámetros mecánicos, sucede comúnmente que para una misma edad, las especies con diámetros mayores tienen una rigidez superior. Este es precisamente el caso de *B. instabilis*, una especie con una tasa de crecimiento muy alta y un diámetro bastante grueso. Una edad particular significa para *B. instabilis* un diámetro mayor del que tienen otras especies. La rigidez estructural en *B. instabilis* será más alta como resultado al menos de un momento de inercia mayor. Exactamente lo opuesto sucede con *B. cinerea*, que por esa razón tiene rigidez estructural pequeña. Las comparaciones basadas en edad son un criterio de homologación entre ramas introduce factores de confusión y dificulta las generalizaciones.

El módulo elástico estructural (E_{estr}) o de la rama es el único módulo con tendencia al aumento durante el desarrollo ontogenético. Este resultado es obvio si se tiene presente que las ramas incrementan su área porcentual de madera con la edad, disminuyendo la correspondiente a la corteza. Las proporciones entre madera y corteza también explican que las especies de zonas secas tengan valores de módulo elástico estructural menores.

En lo que respecta a la rigidez a la flexión de la madera (EI_{mad}), los resultados son muy similares a los de la rigidez estructural (EI_{estr}). Para un diámetro particular, las ramas de las diferentes especies tienen áreas porcentuales de madera variables. Ésta se verá reducida especialmente en las especies de zonas secas donde la corteza es masiva. Dejando a un lado la influencia del módulo elástico de la madera, dos tallos de diámetro idéntico pero con áreas de madera contrastantes tendrán una rigidez de la madera muy diferente como resultado de muy distintos momentos de inercia. Por esta razón, el área de la corteza está relacionada de manera inversa con la rigidez de la madera. Las especies de las zonas secas tienen una rigidez de la madera más reducida que sus contrapartes de zonas húmedas.

Por su parte, el módulo elástico de la madera (E_{mad}) en las diferentes especies da información de las propiedades mecánicas de este material biológico y sugiere lo que puede estar ocurriendo a nivel celular. El orden creciente de las especies según sus valores de E_{mad} revela que las primeras son *B. instabilis*, *B. longipes*, *B. grandifolia* y *B. cinerea*, todas ellas especies en ambientes de baja precipitación y con abundante almacén en la corteza. Todas las especies del clado almacenan almidón en sus fibras y agua en el parénquima, pero podría estar pasando que las especies mencionadas están almacenando mayores volúmenes de estos materiales y que su presencia haga de la madera un material menos rígido. El módulo elástico más alto se encuentra en *B. simaruba*, la especie de corteza mínima y en el ambiente más lluvioso. Una presencia mucho menor de estos materiales de reserva en esta especie podrían explicar un módulo elástico mucho mayor. Hace falta un estudio anatómico detallado que confirme la influencia de los materiales de reserva en el módulo elástico de la madera, pero el patrón encontrado en E_{mad} apoya fuertemente esta hipótesis.

Los módulos elásticos en *Bursera* están en el rango de 1.6 y 8.7 GN/m² para la madera (E_{mad} , valor del primer cuartil y valor máximo, respectivamente) y 0.5 y 5.5 GN/m² para los tallos (E_{estr} , valor del primer cuartil y valor máximo, respectivamente). Los valores de módulo elástico para las plantas probadas mecánicamente son variables y dependen del hábito y la estructura anatómica de la planta. En el Cuadro 17 se muestran algunos ejemplos de estimaciones de E_{mad} y E_{estr} para una gran variedad de plantas. Son pocas las especies de árboles para las que se conocen módulos elásticos similares a los de *Bursera*, aunque esto puede cambiar con un mejor muestreo en los estudios biomecánicos. Entre las especies de angiospermas con valores similares están un maple (*Acer saccharum*) con 6.22 GN/m² y un sauce (*Salix nigra*) con 5.03 GN/m² (Cuadro 17). La medición de E_{mad} en otras especies del bosque tropical seco con almacén en los tallos permitirá determinar el efecto mecánico de estos materiales en la madera.

Cuadro 17. Valores de módulo elástico estructural (E_{estr}) y de la madera (E_{mad}) reportados en la literatura para diversas especies de plantas.

| Tejido y especie | Módulo elástico (GN/m ²) | Referencia |
|--|--------------------------------------|----------------------|
| Tallo joven de liana (<i>Condylocarpon guianense</i>) | 2.72 | Rowe y Speck, 1996 |
| Tallos de diferentes estadios ontogenéticos de lianas (<i>Howardia gigantea</i> , <i>H. brasiliensis</i> , <i>Isotrema macrophyllum</i>) | ~0.25-5.0 | Speck, et al., 1997 |
| Tallos de un arbusto (<i>Isotrema arboreum</i>) | ~2-5.0 | Speck, et al., 1997 |
| Tallos de lianas (<i>Clematis</i>) | ~0.5-5.0 | Isnard, et al., 2003 |
| Esteroma hipodérmico de pasto (<i>Arundo donax</i>) | ~10 | Spatz, et al., 1997 |
| Esteroma hipodérmico de equiseto (<i>Equisetum hyemale</i>) | ~0.5-4.5 | Speck, et al., 1998. |
| Madera de maple (<i>Acer saccharinum</i>) | 6.22 | Niklas, 1992 |
| Madera de maple (<i>Acer saccharinum</i>) | 12.65 | Niklas, 1992 |
| Madera de sauce (<i>Salix nigra</i>) | 5.03 | Niklas, 1992 |
| Madera de encino (<i>Quercus alba</i>) | 14.18 | Niklas, 1992 |

La rigidez a la flexión de la corteza (EI_{cor}) resultó en una variación interespecífica mayor y en direcciones diferentes de lo predicho. Se esperaban variaciones no significativas en el módulo elástico de la corteza (E_{cor}), es decir que el tejido fuera más o menos parecido en su estructura, y que lo único que causara variación en EI_{cor} fuera el momento de inercia de la corteza (I_{cor}). Bajo esta hipótesis, únicamente las variaciones en I_{cor} dictarían la dirección de los cambios y por lo tanto, las especies con mucho almacenamiento (corteza abundante) tendrían EI_{cor} mayores. Esto no ocurrió así, pues estas mismas especies son las de EI_{cor} más bajas, lo que sugiere variación también en el módulo elástico de este tejido. El análisis de E_{cor} muestra que hay diferencias, pero que más bien se trata de un gradiente donde *B. grandifolia* y *B. simaruba* son los extremos y no hay diferencias muy evidentes entre las demás especies. No es claro cómo estas sutiles diferencias podrían explicar las tendencias observadas en EI_{cor} . Se une a estas dificultades de interpretación el que todo lo relacionado con la corteza proviene de mediciones indirectas a partir de la diferencia entre EI_{estr} y EI_{mad} . Las mediciones de la corteza heredan las imprecisiones potenciales de las dos pruebas de flexión. De hecho, en algunos casos se obtuvieron EI_{cor}

negativas, indicando problemas en las pruebas de flexión de las que este dato se derivó. Una discusión más detallada de lo que sucede a nivel de la corteza será posible teniendo mediciones directas sobre este tejido. También será fundamental determinar si la corteza tiene diferencias a nivel anatómico que puedan reflejarse en su módulo elástico.

Sería importante comentar que las pruebas de flexión en tres puntos para los segmentos más jóvenes (entre 1 y 3 años) fueron muy problemáticas. Resultó difícil colocar estas ramas tan pequeñas en los soportes y hacer que respondieran de manera gradual al peso incrementado de la carga. En muchos casos la rama no comenzaba a pandearse o lo hacía de manera abrupta por problemas en la fijación de los extremos de las ramitas. Por esta razón hay generalmente una sobreestimación de los parámetros mecánicos para estas zonas que se aprecian en las gráficas de barras del Apéndice II. Una mejor medición de las ramas más jóvenes requiere de adecuar las pruebas de flexión a las dimensiones y características mecánicas de estas ramas. De manera análoga, se puede comentar que las pruebas de flexión de los segmentos divididos en cuartos resultan en estimaciones de E_{mod} en muchos casos más bajas que en los segmentos inmediatos más jóvenes. Fue complicada la fijación de los extremos de estos cuartos en los soportes, por lo que esta aparente subestimación podría resultar de problemas en la medición o quizás de alteraciones en los tejidos al momento de cortar los tallos. Siempre que sea posible, la medición de tallos completos (no divididos en cuartos) resulta más fácil y da mejores resultados.

Por último, aspectos alométricos como el diámetro reflejan de mejor manera los cambios en estructura y mecánica que la edad absoluta de la planta. En los árboles del clado *Simaruba*, los patrones de cambio en estructura y propiedades mecánicas emergen al considerar ramas de diámetro semejante y son un tanto difusos al tomar en cuenta la edad. Esto se ha observado también en *Pittocaulon praecox* (datos no publicados), donde ambientes de humedad contrastante producen árboles de la misma dimensión y con características similares, pero con edad absoluta muy distinta. La edad es un criterio menos explicativo para hacer comparaciones y predicciones cuando el tiempo absoluto no explica las características estructurales.

CONCLUSIONES

INTEGRACIÓN DE LA INFORMACIÓN BIOMECÁNICA Y ESTRUCTURAL DE LOS DIVERSOS NIVELES DE ORGANIZACIÓN EN LAS ESPECIES DEL CLADO *Simaruba*

Este análisis ha mostrado que las características estructurales y biomecánicas definen grupos dentro del clado *Simaruba*. Es muy evidente que estos grupos responden a las condiciones ambientales, principalmente a la disponibilidad de agua. Con mucha frecuencia forman un conjunto *B. longipes*, *B. grandifolia* y *B. cinerea*, las especies sometidas a regímenes de baja precipitación en bosques tropicales caducifolios secos a muy secos. En el otro extremo, el habitante de selva alta, *B. simaruba*, tiende a formar una clase por sí misma. En ocasiones se acerca al grupo del bosque tropical caducifolio de microambientes riparios o más sombreados formado por *B. attenuata*, *B. acuminata* y *B. arborea*. A partir de estas agrupaciones se puede determinar cómo interactúan las características estructurales y biomecánicas en los diferentes niveles, además de que sugieren caminos que puede estar tomando la adaptación al modificar la forma de los árboles.

Las especies de las zonas secas son plantas pequeñas (excepto por *B. cinerea*), con mucho almacenamiento en cortezas muy gruesas, con lentas tasas de crecimiento y madera y ramas flexibles. Probablemente tienen productos de reserva y agua también en las fibras y el parénquima de su madera. Haría falta un análisis anatómico que verifique su presencia, pero estos productos podrían estar disminuyendo la rigidez de estos tejidos. Si la construcción de las ramas es también menos rígida, estos órganos no pueden tener la misma longitud que sus contrapartes en zonas húmedas, además de que no disponen de suficientes recursos en estos ambientes. Dentro del grupo de ambientes secos, *B. cinerea* se distingue por ser la especie más grande, que podría explicarse por poseer la madera menos flexible dentro de este conjunto. Esta madera también podría permitirle tener ramas más largas para el diámetro que posee.

El grupo de las zonas más húmedas está integrado por *B. attenuata*, *B. acuminata*, *B. simaruba* y *B. arborea*. Este grupo incluye los árboles más grandes del clado, y se caracteriza por arquitecturas muy similares, aunque tienen diferencias en tamaño, siendo *B. simaruba* la más alta y *B. arborea* la más pequeña. Tienen cortezas muy delgadas y maderas más rígidas, lo que se traduce en ramas de mayor rigidez. Esto podría estar permitiendo a *B. arborea* tener ramas más largas para su diámetro (tiene el máximo exponente de escalamiento) y a *B. simaruba* tener los árboles más altos. Esta última especie tiene también los valores máximos de rigidez y los mínimos de almacenamiento de todo el clado. Los niveles de humedad que experimentan los miembros de este grupo parecen permitir las tasas de crecimiento más veloces.

En las reconstrucciones filogenéticas *B. arborea* y *B. instabilis* parecen ser especies hermanas (Fig. 1). Son especies con una distribución geográfica extremadamente parecida; los individuos en este estudio provienen de la misma localidad. Sin embargo, puede decirse que son estructural y biomecánicamente las especies más distintas del grupo. Con una arquitectura muy contrastante, estas especies son los extremos en relaciones alométricas y son muy diferentes en cuanto a tasas de crecimiento y propiedades mecánicas, principalmente a nivel de la madera. El crecimiento de *B. instabilis* parece ser rápido pero produce una madera mucho más flexible que *B. arborea*. Un análisis anatómico respondería si este incremento en flexibilidad se debe a un mayor almacenamiento o a variaciones en características celulares (p. e., grosor de pared). Las diferencias tan grandes que se observan entre estas dos especies hermanas podría ser un ejemplo del fenómeno conocido como desplazamiento de caracteres, ya sea que las diferencias hayan surgido (1) en condiciones de simpatria o (2) antes de una condición simpátrica, después de lo cual se posibilita la invasión y la coexistencia (Losos, 2000).

Aunque miembros de distintos grupos, *B. longipes* y *B. simaruba* son tan parecidas en arquitectura que su diferencia en tamaño hace parecer a la primera una mera reducción de la segunda. No obstante la semejanza externa, las diferencias a nivel estructural y mecánico son muy grandes. Hay mucho almacenamiento y madera flexible en *B. longipes*, mientras que *B.*

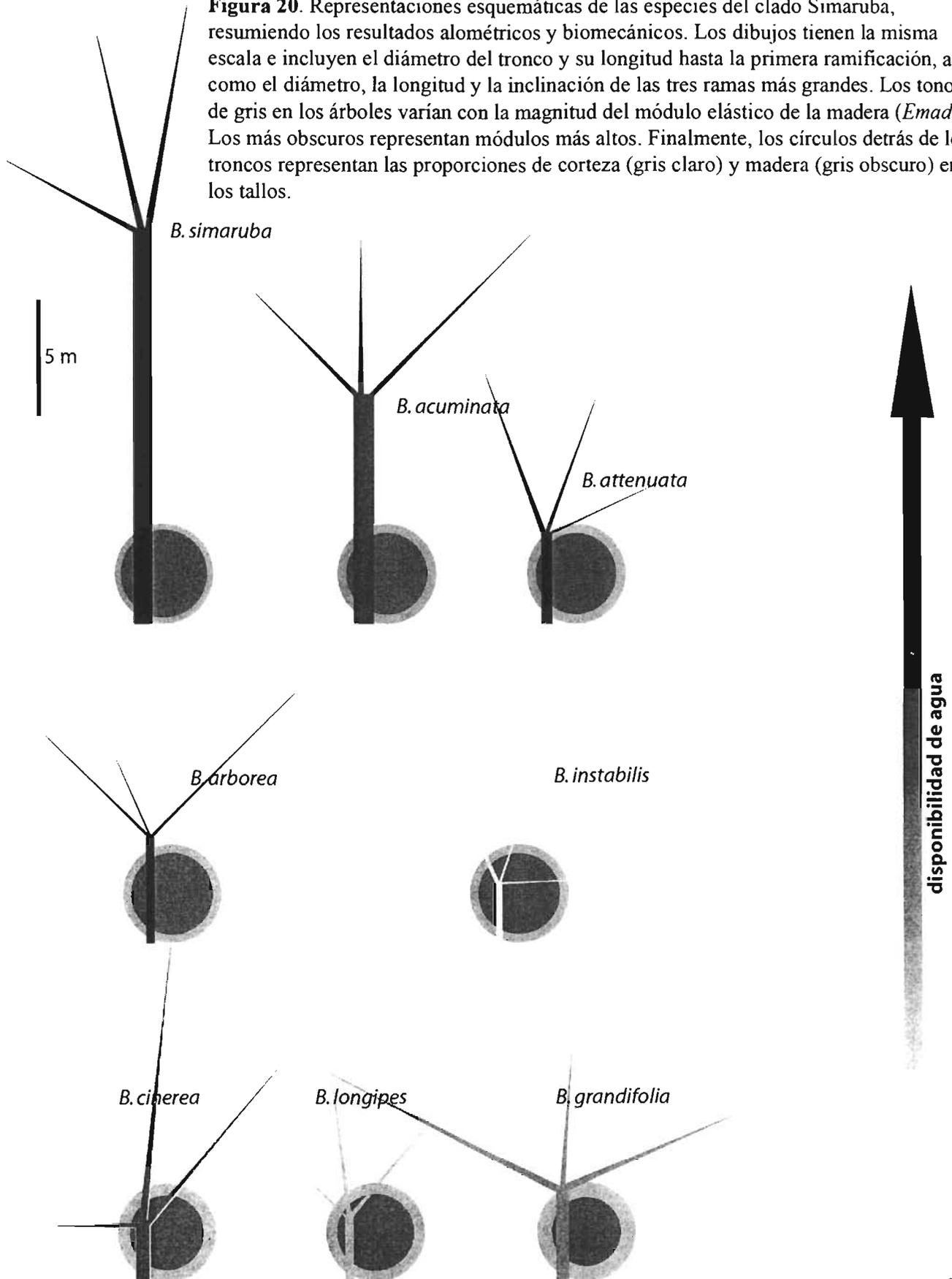
simaruba almacena al mínimo y tiene la madera más rígida. Si en la historia evolutiva del grupo el cambio en tamaño sucedió de un árbol como *B. simaruba* a uno como *B. longipes*, éste puede verse como una consecuencia del almacenamiento. Una madera con más agua y nutrientes parece perder rigidez y limitar el tamaño de un árbol. Por el contrario, si el cambio en tamaño ocurrió en la dirección opuesta (de un árbol tipo *B. longipes* a uno como *B. simaruba*), la selección natural estaría actuando sobre el tamaño en un ambiente donde la competencia por luz es clave (selva alta). Para dar respuesta a estas cuestiones será necesaria una filogenia robusta sobre la que puedan ponerse a prueba hipótesis adaptativas sobre si son los caracteres del almacenamiento o la mecánica (sostén) los objetos de la selección natural.

La Figura 20 resume lo discutido en esta sección mostrando las relaciones entre la alometría, la biomecánica y los niveles de almacenamiento (proporción corteza y madera) a través de representaciones esquemáticas de las diferentes especies. El acomodo de las especies refleja los grupos definidos en los párrafos anteriores. Las especies de las zonas secas (renglón inferior) tienen los niveles mayores de almacenamiento en la corteza, mientras que las de zonas húmedas (renglón superior) tienen las cortezas más delgadas. Covariando inversamente con la corteza, el módulo elástico de la madera es más alto (tono más oscuro en el árbol) en estas últimas especies. También el tamaño total del árbol varía de manera directa con el módulo elástico de la madera.

PERSPECTIVAS FUTURAS

Los resultados de este trabajo brindan la información esencial para la evaluación funcional en estudios adaptativos en el contexto del protocolo de Larson y Losos (1996). En un estudio de esta naturaleza habría que (1) formular hipótesis adaptativas, (2) reconstruir las relaciones filogenéticas del grupo, (3) confirmar el carácter homólogo de los caracteres propuestos como adaptaciones, (4) determinar los regímenes selectivos de las diferentes especies, (5) determinar el rol biológico o utilidad de los caracteres e (6) identificar si los caracteres propuestos son o no adaptativos. Los resultados biomecánicos del presente trabajo estarían

Figura 20. Representaciones esquemáticas de las especies del clado Simaruba, resumiendo los resultados alométricos y biomecánicos. Los dibujos tienen la misma escala e incluyen el diámetro del tronco y su longitud hasta la primera ramificación, así como el diámetro, la longitud y la inclinación de las tres ramas más grandes. Los tonos de gris en los árboles varían con la magnitud del módulo elástico de la madera (E_{mad}). Los más oscuros representan módulos más altos. Finalmente, los círculos detrás de los troncos representan las proporciones de corteza (gris claro) y madera (gris oscuro) en los tallos.



aportando una medida del desempeño de caracteres de la madera que se supongan adaptativos (punto 5 del protocolo). Un ejemplo de carácter adaptativo podría ser el volumen celular de las fibras disponible para el almacenamiento de almidón, capacidad que sería muy importante para las especies de zonas secas. Siguiendo el protocolo mencionado podría ponerse a prueba esta propuesta de carácter adaptativo. Además de la información relativa al sostén (información biomecánica), sería necesario efectuar otras medidas de desempeño en cuanto a la conducción y al almacenamiento para cubrir las tres funciones principales de un tallo.

Para poner a prueba las hipótesis adaptativas será necesario determinar con precisión las relaciones filogenéticas entre las especies del clado (punto 2). Si bien la monofilia del grupo está muy bien sustentada en estudios moleculares, las relaciones interespecíficas tienen un fundamento débil (Becerra, 2003). Adicionalmente, la filogenia publicada tiene un problema de identificación (Medina, R., com. pers.).

La filogenia correcta permitirá estimar los estados ancestrales de los caracteres de interés para relacionarlos con la entrada de las especies en los diferentes regímenes selectivos. La filogenia también debe ser tomada en cuenta al momento de correlacionar el carácter, el desempeño y el régimen incorporándola en la estadística a través de los llamados métodos comparativos filogenéticos (Felsenstein, 1985; Harvey y Pagel, 1991). Además de la no independencia por parentesco, los datos tienen autocorrelación derivada de la medición repetida de los mismos individuos a lo largo del tiempo (medición de segmentos para diferentes edades de una misma rama). No existe hasta el momento ningún modelo que permita incorporar estos dos tipos de no independencia. Sin embargo, es posible modificar el modelo propuesto por Martins y Hansen (1997; PGLM: modelo lineal generalizado filogenético) para incorporarlas y sería necesario diseñar un programa que implemente este nuevo modelo.

Además de su utilidad en estudios adaptativos, este trabajo también aporta varias preguntas de índole biomecánica. Una de ellas está relacionada con los factores de seguridad en las ramas de *Bursera*. En ingeniería, el factor de seguridad resulta de dividir la longitud teórica

posible de acuerdo a las propiedades de los materiales de construcción y a la forma y tamaño de la estructura, entre la longitud que tiene en la realidad la estructura. Este factor es un indicador de los márgenes de seguridad mecánica de la estructura. Ha sido estimado para diversos árboles (Niklas y Speck, 2001) y parece encontrarse alrededor de 4.5 (Mattheck, *et al.*, 1993). Se puede calcular este cociente para las ramas de *Bursera* si se determina la longitud teórica posible y se divide entre la longitud real. Conocer la magnitud de estos factores a nivel de las ramas y su diferencia entre las especies del clado, proveerá información sobre la construcción mecánica de la rama como tal y contribuiría al estudio del efecto del almacenamiento en el sostén de los árboles.

Otra pregunta mecánica derivada de las observaciones de este trabajo sería determinar la contribución de la corteza al sostén de la rama en general, y de sus regiones jóvenes principalmente. Existen muchas especies de plantas en el trópico seco que almacenan agua en abundancia en sus tallos (p. e., *Jacaratia mexicana*). Determinar la importancia mecánica de este tejido permitiría entender mejor las “negociaciones” (tradeoffs) entre los aspectos de sostén y almacén, tradicionalmente consideradas funciones excluyentes.

También será importante corroborar si las propiedades mecánicas a nivel de las ramas son efectivamente similares a las del tronco. Como las observaciones anatómicas preliminares sugieren que la madera de las ramas y de los troncos es parecida (Olson, com. pers.), se ha supuesto en este estudio que los tejidos de las ramas y los troncos tienen un comportamiento mecánico equivalente. Por ello, se han generalizado las diferencias relativas entre las ramas de las diferentes especies al tronco. Sin embargo, para fundamentar esta generalización será necesaria una comparación anatómica más detallada y, de ser posibles, pruebas mecánicas realizadas directamente en los tejidos del tronco.

Por último, *B. instabilis* es una especie que merece un estudio mecánico y anatómico más detallado. El hábito de sus ramas podría representar una nueva forma de crecimiento intermedia entre una liana y una estructura con autosostén. Determinar esto requerirá un seguimiento más fino de los parámetros mecánicos a lo largo de la ontogenia de una gran cantidad de ramas.

LITERATURA CITADA

- Alm eras, T., Costes, E. y J. Gril. 2000. Biomechanical Study of Fruit Trees Shape. En Spatz, H. C. y T. Speck (Eds.). *Proceedings of the 3rd Plant Biomechanics Conference, Freiburg-Badenweiler*. Thieme: 3-9.
- Becerra, J. X. 2003. Evolution of mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution* 26: 300-309.
- Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1999. Nuclear ribosomal DNA phylogeny and its implications for evolutionary trends in mexican *Bursera* (Burseraceae). *Amer. J. Bot.* 86(7): 1047-1057.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy. 2a edici n. Springer Verlag, Berl n.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125: 1-15.
- Fisher, J. B. y H. Honda. 1979. Branch geometry and effective leaf area: a study of *Terminalia*-branching pattern. 2. Survey of real trees. *Amer. J. Bot.* 66(6): 645-655.
- Grandcolas, P. y C. D'Haese. 2003. Testing adaptation with phylogeny: how to account for phylogenetic pattern and selective value together. *Zoologica Scripta* 32: 483-490.
- Gould, S. J. y R. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marcos and the panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. Royal Soc. London B* 205: 581-598.
- Gould, S. J. y E. S. Vrba. 1982. Exaptation- a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.
- Hacke, U. G. y J. S. Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 97-115.
- Harmon, L.J., J. J. Kolbe, J. M. Cheverud, J. B. Losos JB. 2005. Convergence and the multidimensional niche. *Evolution* 59(2): 409-21.
- Harvey, P. H.. y M. D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Isnard, S., Speck, T. y N. P. Rowe. 2003. Mechanical architecture and development in *Clematis*: implications for canalised evolution of growth forms. *New Phytologist* 158: 543-559.
- Jones, H. G. 1983. Plants and Microclimate. Cambridge University Press, Cambridge.
- Larson, A. y J. B. Losos. 1996. Phylogenetic Systematics of Adaptation. En Rose, M. R. y G. V. Lauder (Eds.). *Adaptation*. Academic Press, San Diego: 187-220.
- Le Galliard, J.-F., J. Clobert, and R. Ferriere. 2004. Physical performance and Darwinian fitness in lizards. *Nature* 432:502-505.

- Lewontin, R. 1997. Adattamento. En Einaudi, G. (Ed.). *Enciclopedia Einaudi*, vol. 1, Turin, Italia. Reimpreso en inglés en Levins, R. y R. Lewontin. 1985 *The Dialectical Biologist*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Losos, J. 2000. Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS* 97(11): 5393-5695.
- IMTA (Instituto Mexicano de Tecnología del Agua), 1995. ERIC II. Extractor rápido de información climatológica. Versión 2.0. IMTA, Morelos, México.
- Martins, E. P. y T. F. Hansen. 1996. The statistical analysis of interspecific data: A review and evaluation of phylogenetic comparative methods. En Martins, E. P. (Ed.). *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. Oxford University Press, New York: 22-75.
- 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.
- Mattheck, C. 1998. *Design in Nature. Learning from Trees*. Springer Verlag, Alemania.
- Mattheck, C., Bethge, K. y J. Schaefer. 1993. Safety factors in trees. *J. Theor. Biol.* 165: 185-189.
- Mattheck, C. y H. Kubler. 1997. *Wood: the internal optimization of trees*. Springer Verlag, Alemania.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. En Bullock, S. H., Mooney, H. A. y E. Medina (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press: 221-242.
- McVaugh, R. y J. Rzedowski. 1965. Synopsis of the genus *Bursera* L. in western Mexico, with notes on the material of *Bursera* collected by Sessé & Mociño. *Kew Bulletin* 18: 317-382.
- Molina-Freaner, F., Tinoco-Ojanguren, C. y K. J. Niklas. 1998. Stem biomechanics of three columnar cacti from the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 85(8): 1082-1090.
- Niklas, K. J. 1992. *Plant Biomechanics*. Cambridge University Press, EEUU.
- Niklas, K. J. 1994. *Plant Allometry. The Scaling of Form and Process*. The University of Chicago Press, EEUU.
- Niklas, K. J. 1999. The mechanical role of bark. *Amer. J. Bot.* 86(4): 465-469.
- Niklas, K. J. y S. L. Buchman. 1994. The allometry of saguaro height. *American Journal of Botany* 81(9): 1161-1168.
- Niklas, K. J., Molina-Freaner, F. y C. Tinoco-Ojanguren. 2000. Wood biomechanics and anatomy of *Pachycereus pringlei*. *Amer. J. Bot.* 87(4): 469-481.
- Niklas, K. J. y T. Speck. 2001. Evolutionary trends in safety factors against wind-induced stem failure. *Amer. J. Bot.* 88(7): 1266-1278.

**ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA**

- Olson, M. E. 2003. Ontogenetic origins of floral bilateral symmetry in Moringaceae (Brassicales). *Amer. J. Bot* 90(1): 49-71.
- Olson, M. E. y S. Carlquist. 2001. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology and systematics in *Moringa* (Moringaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 135(4):315-348.
- Panshin, A.J. y de Zeeuw, C. 1980. *Textbook of wood technology*. Fourth Edition. McGraw-Hill, New York.
- Pérez, R. y M. Franco. 2000. *Senecio praecox* (Cav.) DC. var. *praecox*: toda una vida impresa en su arquitectura. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 45(3): 62-65.
- Pisarenko, G. S., Yákovlev, A. P. y V. V. Matvéev. 1979. *Manual de resistencia de materiales*. Editorial Mir, Moscú.
- Quinn, G. P. y M. J. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Reino Unido.
- Rowe, N. P. y T. Speck. 1996. Biomechanical characteristics of the ontogeny and growth habit of the tropical liana *Condyllocarpon guianense* (Apocynaceae). *Int. J. Plant. Sci.* 157(4): 406-417.
- Rzedowski, J. y F. Guevara-Féfer. 1992. Burseraceae. *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*. Fascículo 3: 46 pp.
- Rzedowski, J. y H. Kruse. 1979. Algunas tendencias evolutivas en *Bursera* (Burseraceae). *Taxon* 28(1,2/3): 103-116.
- Rzedowski, J., Medina, R. y G. Calderón. 2004. Las especies de *Bursera* (Burseraceae) en la cuenca superior del Río Papaloapan (México). *Acta Botanica Mexicana* 66: 23-151.
- Salati, E., Victoria, R. L., Martinelli, L. A. y J. E. Richey. 1991. Forests: their role in global change, with special reference to the Brazilian Amazon. Jagar, J. y H. L. Ferguson (Eds.). *Climate Change: Science, Impacts and Policy: Proc. Of the 2nd World Climate Conference*. Cambridge University Press, EEUU: 391-394.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, EEUU.
- Spatz, H. C., Beismann, H., Bruechert, F., Emanns, A. y T. Speck. 1997. Biomechanics of the giant reed *Arundo donax*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B* 352: 1-10.
- Spatz, H. C. y F. Bruechert. 2000. Basic biomechanics of self-supporting plants: wind loads and gravitational loads on a Norway spruce tree. *Forest Ecol. Manag.* 135(1-3): 33-44.
- Speck, T., Neinhuis, C., Gallenmüller, F. y N. P. Rowe. 1997. Trees and shrubs in the mainly lianescent genus *Aristolochia* s. l.: secondary evolution of the self-supporting growth habit? En Spatz, H. C. y T. Speck (Eds.). *Proceedings of the 3rd Plant Biomechanics Conference, Freiburg-Badenweiler*. Thieme: 201-207.
- Speck, T., Speck, O., Emanns, A. y H. C. Spatz. 1998. Biomechanics and functional anatomy of hollow stemmed sphenopsids: III. *Equisetum hyemale*. *Botanica Acta* 111: 366-376.

- Speck, T. y N. P. Rowe. 1999. Biomechanical analysis. En Jones, T. P. y N. P. Rowe (Eds.) *Fossil plants and spores: modern techniques*. Geological Society of London: 105-109.
- Speck, T., Rowe, N., Civeyrel, L., Classen-Bockhoff, R., Neinhuis, C y H. C. Spatz. 2003. The potential of plant biomechanics in functional biology and systematics. En Stuessy, T. F., Hörandl, E. B. y V. Mayer (eds.). *Deep morphology: toward a renaissance of morphology in plant systematics*. Koeltz, Koenigstein: 241-271.
- SPlus 2000. MathSoft, Inc. EEUU. www.insightful.com.
- Statistica v.6.0. 2001. StatSoft, Inc. Tulsa, Oklahoma. www.statsoft.com.
- Sterck, F. J. y F. Bongers. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry and mechanical design of tropical rain forest trees. *Amer. J. Bot* 85(2): 266-272.
- Toledo, C. A. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). *Tesis de Licenciatura*. Facultad de Ciencias, UNAM. 182 pp.
- Vincent, J. F. 1992. *Biomechanics- Materials. A Practical Approach*. Oxford University Press, Reino Unido.
- Weeks, A. y B. B. Simpson. 2001. The presence of *Commiphora* (Burseraceae) in the New World is confirmed. Proceedings from the Botany 2001 Meetings. Albuquerque, NM.
- Weeks, A. y B. B. Simpson. 2002. Whence the Burseraceae: new insights on the phylogeny of the Burseraceae based on nuclear and chloroplast sequence data. Proceedings from the Botany 2002 Meetings. Madison, Wisconsin.
- Wilcoxon, R. R. 1987. Pairwise comparisons of J independent regression lines over a finite interval, simultaneous pairwise comparisons of their parameter, and the Johnson-Neyman procedure. *British Journal of Mathematical and Statistical Psychology* 40: 80-93.

APÉNDICE I. Pruebas de comparaciones múltiples posteriores a los análisis de covarianza de la rigidez a la flexión estructural (*EI_{estr}*), de la madera (*EI_{mad}*) y de la corteza (*EI_{cor}*).

Se aplicaron procedimientos de Wilcoxon (dos ocasiones) y de comparaciones múltiples de Tukey para diseños desbalanceados. Se reportan la media ajustada, los grupos homogéneos (donde no hay diferencias significativas), el error estándar y un intervalo de confianza al 95% (I. C. 95%) para la variable de respuesta, además del tamaño muestral por especie.

I. RIGIDEZ A LA FLEXIÓN DE LA ESTRUCTURA (*EI_{estr}*)

I.I. Diámetro como covariable

a) Intervalo de diámetro en cm [0.44, 3.16]

Las regresiones lineales simples del $\log_{10}EI_{estr}$ sobre el $\log_{10}Diámetro$ se muestran en el siguiente cuadro. Esta información fue requerida para implementar el procedimiento Wilcoxon para conocer en qué rangos del diámetro hay diferencias entre medias. EE: error estándar.

| | n | Media $\log_{10}Diám$ | EE $_{\log_{10}Diám}$ | Ordenada al origen | Pendiente | EE $_{Residual}$ |
|-------------|----|-----------------------|-----------------------|--------------------|-----------|------------------|
| grandifolia | 28 | 0.2703 | 11.137 | -0.757 | 4.312 | 1.649 |
| longipes | 62 | 0.1123 | 55.478 | -0.556 | 4.466 | 3.969 |
| instabilis | 47 | 0.2189 | 32.84 | -0.2828 | 3.768 | 1.933 |
| arborea | 56 | 0.119 | 60.199 | -0.2867 | 4.2039 | 2.403 |
| acuminata | 52 | 0.209 | 40.007 | -0.514 | 4.965 | 1.9401 |
| attenuata | 41 | 0.195 | 32.321 | -0.6727 | 5.4631 | 1.153 |
| cinerea | 53 | 0.1431 | 51.305 | -0.5411 | 4.4385 | 2.053 |
| simaruba | 42 | 0.1988 | 31.144 | -0.3314 | 4.887 | 1.6044 |

Las comparaciones pareadas del procedimiento de Wilcoxon dan como resultado la siguiente tabla. El rango de diámetro reportado es aquel para el que es posible hablar de diferencias entre las dos especies comparadas. Se resalta la especie con valores mayores de la variable de respuesta. * En estas comparaciones, una de las especies es mayor en el extremo izquierdo del rango y el extremo derecho es la otra especie la otra adquiere los mayores valores.

| Especies comparadas | Rango con diferencias | Especies comparadas | Rango con diferencias | Especies comparadas | Rango con diferencias |
|---------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|
| gran-long | todo D | long-atte* | 1.08>D>1.58 | arbo-cine | todo D |
| gran-inst | todo D | long-cine | sin diferencias | arbo-sima* | 0.88>D>1.53 |
| gran-arbo | todo D | long-sima | todo D | acum-atte* | 1.48>D>2.98 |
| gran-acum | todo D | inst-arbo* | 0.65>D>1.56 | acum-cine | D>1.23 |
| gran-atte | D>1.06 | inst-acum* | 1.34>D>1.82 | acum-sima | todo D |
| gran-cine | todo D | inst-atte* | 1.53>D>1.89 | atte-cine* | 1.14>D>1.59 |
| gran-sima | todo D | inst-cine | 1.85>D | atte-sima | 2.82>D |
| long-inst | 1.85>D | inst-sima* | 0.93>D>1.31 | cine-sima | 0.54>D |
| long-arbo | todo D | arbo-acum* | 1.58>D>2.52 | | |
| long-acum | D>1.20 | arbo-atte* | 1.77>D>2.33 | | |

b) Intervalo de diámetro en cm [3.16, 7.59)

| Especie | log ₁₀ Elestr ajustada | Grupos homogéneos | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|--------------------------------------|-------------------|---|---|---|-------------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | | | | |
| grandifolia | 1.668142 | | | | | 0.067573 | 1.534870 | 1.801414 | 9 |
| instabilis | 1.954453 | | | | | 0.039756 | 1.876043 | 2.032863 | 26 |
| arborea | 2.136775 | | | | | 0.054179 | 2.029919 | 2.243630 | 14 |
| acuminata | 2.468557 | | | | | 0.035289 | 2.398958 | 2.538156 | 33 |
| cinerea | 2.512031 | | | | | 0.037644 | 2.437787 | 2.586275 | 29 |
| attenuata | 2.586358 | | | | | 0.031659 | 2.523918 | 2.648799 | 41 |
| simaruba | 2.913447 | | | | | 0.028669 | 2.856904 | 2.969990 | 50 |

c) Intervalo de diámetro en cm [7.59, 10.6]

| Especie | log ₁₀ Elestr ajustada | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|----------|--------------------------------------|-------------------|----------|----------|---|
| cinerea | 3.273393 | 0.064113 | 3.135883 | 3.410902 | 9 |
| simaruba | 3.797149 | 0.068002 | 3.651298 | 3.943000 | 8 |

I.II. Edad como covariable

a) Intervalo de edad en años [1, 3.0)

| Especie | log ₁₀ Elestr ajustada | Grupos homogéneos | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-----------|--------------------------------------|-------------------|---|---|-------------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | | | | |
| arborea | -1.91689 | | | | 0.190386 | -2.29929 | -1.53448 | 9 |
| attenuata | -0.56173 | | | | 0.172211 | -0.90762 | -0.21583 | 11 |
| acuminata | -0.55470 | | | | 0.158411 | -0.87287 | -0.23652 | 13 |
| simaruba | 0.33158 | | | | 0.121772 | 0.08699 | 0.57616 | 22 |

b) Intervalo de edad en años [3.0, 8.5)

| Especie | log ₁₀ Elestr ajustada | Grupos homogéneos | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|--------------------------------------|-------------------|---|---|-------------------|----------|-----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | | | | |
| longipes | -1.16767 | | | | 0.216161 | -1.59417 | -0.741165 | 12 |
| cinerea | -0.35684 | | | | 0.167438 | -0.68721 | -0.026472 | 20 |
| arborea | -0.24538 | | | | 0.132371 | -0.50656 | 0.015795 | 32 |
| grandifolia | -0.04095 | | | | 0.305698 | -0.64412 | 0.562216 | 6 |
| instabilis | 0.44172 | | | | 0.141511 | 0.16251 | 0.720931 | 28 |
| acuminata | 0.56928 | | | | 0.144107 | 0.28495 | 0.853617 | 27 |
| attenuata | 0.80930 | | | | 0.139049 | 0.53495 | 1.083660 | 29 |
| simaruba | 2.14586 | | | | 0.123103 | 1.90297 | 2.388755 | 37 |

c) Intervalo de edad en años [8.5, 22.5)

| Especie | log ₁₀ Elestr ajustada | Gupos homogéneos | | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|--------------------------------------|------------------|---|---|---|---|-------------------|-----------|-----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | | |
| longipes | -0.211716 | | | | | | 0.105834 | -0.420224 | -0.003207 | 26 |
| grandifolia | 0.921065 | | | | | | 0.115053 | 0.694392 | 1.147738 | 22 |
| arborea | 1.558240 | | | | | | 0.091217 | 1.378529 | 1.737952 | 35 |
| instabilis | 1.579403 | | | | | | 0.084279 | 1.413361 | 1.745446 | 41 |
| acuminata | 1.856293 | | | | | | 0.088718 | 1.681506 | 2.031080 | 37 |
| attenuata | 2.504449 | | | | | | 0.080446 | 2.345959 | 2.662940 | 45 |
| simaruba | 3.084495 | | | | | | 0.089941 | 2.988059 | 3.342456 | 36 |

d) Intervalo de edad en años [22.5, 57.5]

| Especie | log ₁₀ EIestr ajustada | Grupos homogéneos | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-----------|--------------------------------------|-------------------|---|-------------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | | | | |
| longipes | 0.952700 | | | 0.129891 | 0.693363 | 1.212036 | 25 |
| cinerea | 2.643347 | | | 0.118574 | 2.406607 | 2.880088 | 30 |
| acuminata | 2.768516 | | | 0.167689 | 2.433714 | 3.103318 | 15 |

II. RIGIDEZ A LA FLEXIÓN DE LA MADERA (*Elmad*)

II.I. Diámetro como covariable

a) Intervalo de diámetro en cm [0.22, 2.72]

Las regresiones lineales simples del log₁₀Elmad sobre el log₁₀Diámetro se muestran en el siguiente cuadro. Esta información fue requerida para implementar el procedimiento de Wilcoxon y conocer sobre qué rangos del diámetro hay diferencias entre las medias. EE: error estándar.

| | n | Media log ₁₀ Diám | EE _{log10Diám} | Ordenada al origen | Pendiente | EE _{Residual} |
|-------------|----|------------------------------|-------------------------|-----------------------|-----------|------------------------|
| grandifolia | 24 | 0.2516 | 9.2118 | -1.028 | 4.666 | 1.155 |
| longipes | 54 | 0.0911 | 51.233 | -0.779 | 5.051 | 5.145 |
| instabilis | 40 | 0.1372 | 32.817 | -0.378 | 3.727 | 1.469 |
| arborea | 52 | 0.0599 | 57.558 | -0.3834 | 4.392 | 2.218 |
| acuminata | 47 | 0.1983 | 35.531 | -0.7934 | 5.5408 | 2.5868 |
| attenuata | 39 | 0.1797 | 29.926 | -0.8328 | 5.7669 | 1.425 |
| cinerea | 43 | 0.1151 | 29.486 | -0.636 | 4.557 | 1.4629 |
| simaruba | 38 | 0.1698 | 25.196 | -0.4337 | 5.1009 | 1.6624 |

Las comparaciones pareadas del procedimiento de Wilcoxon dan como resultado la siguiente tabla. El rango de diámetro reportado es aquel para el que es posible hablar de diferencias entre las dos especies comparadas. Se resalta la especie con valores mayores de la variable de respuesta. * En estas comparaciones, una de las especies es mayor en el extremo izquierdo del rango y el extremo derecho es la otra especie la otra adquiere los mayores valores.

| Especies comparadas | Rango con diferencias | Especies comparadas | Rango con diferencias | Especies comparadas | Rango con diferencias |
|---------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|---------------------|-----------------------|
| gran-long | D>0.7 | long-atte* | 0.75>D>1.87 | arbo-cine | todo D |
| gran-inst | todo D | long-cine | 1.04>D | arbo-sima* | 0.79>D>1.74 |
| gran-arbo | todo D | long-sima | todo D | acum-atte | sin diferencia |
| gran-acum | D>0.86 | inst-arbo* | 0.68>D>1.5 | acum-cine* | 1.09>D>1.92 |
| gran-atte* | 0.94<D<0.43 | inst-acum* | 1.45>D>1.99 | acum-sima | todo D |
| gran-cine | todo D | inst-atte* | 1.46>D>1.91 | atte-cine* | 1.17>D>1.80 |
| gran-sima | todo D | inst-cine | D<1.5 | atte-sima | todo D |
| long-inst | D<1.6 | inst-sima* | 0.89>D>1.35 | cine-sima | D>0.72 |
| long-arbo | D<2.43 | arbo-acum | D<1.78 | | |
| long-acum* | 0.51>D>2.15 | arbo-atte | D<1.75 | | |

b) Intervalo de diámetro en cm [2.72, 8.32)

| Especie | log ₁₀ Elmad ajustada | Grupos homogéneos | | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|----------------------------------|-------------------|---|---|---|---|----------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | | |
| grandifolia | 1.539610 | ■ | | | | | 0.065433 | 1.410719 | 1.668501 | 11 |
| longipes | 1.701250 | ■ | ■ | | | | 0.088597 | 1.526731 | 1.875769 | 6 |
| instabilis | 1.775812 | ■ | ■ | ■ | | | 0.037218 | 1.702499 | 1.849125 | 34 |
| arborea | 1.955775 | ■ | ■ | ■ | ■ | | 0.048526 | 1.860187 | 2.051363 | 20 |
| cinerea | 2.310236 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.034750 | 2.241784 | 2.378688 | 39 |
| acuminata | 2.387614 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.034313 | 2.320023 | 2.455205 | 40 |
| attenuata | 2.557051 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.032351 | 2.493326 | 2.620777 | 45 |
| simaruba | 2.823360 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.029000 | 2.766235 | 2.880485 | 56 |

c) Intervalo de diámetro en cm [8.32, 10.6]

| Especie | log ₁₀ Elmad ajustada | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|----------|----------------------------------|----------------|----------|----------|---|
| Cinerea | 3.332711 | 0.059483 | 3.192056 | 3.473366 | 4 |
| simaruba | 3.859143 | 0.048568 | 3.744299 | 3.973988 | 6 |

II.II. Edad como covariable

a) Intervalo de edad en años [1.5, 8.5)

| Especie | log ₁₀ Elmad ajustada | Grupos homogéneos | | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|----------------------------------|-------------------|---|---|---|---|----------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | | |
| longipes | -1.59338 | ■ | | | | | 0.212450 | -2.01204 | -1.17471 | 12 |
| arborea | -0.54918 | ■ | ■ | | | | 0.120989 | -0.78761 | -0.31075 | 37 |
| grandifolia | -0.45294 | ■ | ■ | ■ | | | 0.260197 | -0.96570 | 0.05981 | 8 |
| cinerea | -0.38413 | ■ | ■ | ■ | ■ | | 0.164563 | -0.70842 | -0.05983 | 20 |
| instabilis | 0.13139 | ■ | ■ | ■ | ■ | | 0.132180 | -0.12909 | 0.39187 | 31 |
| acuminata | 0.17961 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.122658 | -0.06211 | 0.42133 | 36 |
| attenuata | 0.36739 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.117846 | 0.13515 | 0.59962 | 39 |
| simaruba | 1.79527 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.105135 | 1.58809 | 2.00246 | 49 |

b) Intervalo de edad en años [8.5, 25.0)

| Especie | log ₁₀ Elmad ajustada | Grupos homogéneos | | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|----------------------------------|-------------------|---|---|---|---|----------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | | |
| longipes | -0.259459 | ■ | | | | | 0.096843 | -0.45018 | -0.06873 | 33 |
| grandifolia | 0.908990 | ■ | ■ | | | | 0.111265 | 0.689863 | 1.128117 | 37 |
| arborea | 1.519210 | ■ | ■ | ■ | | | 0.094036 | 1.334013 | 1.704406 | 35 |
| instabilis | 1.538207 | ■ | ■ | ■ | ■ | | 0.084838 | 1.371124 | 1.705290 | 43 |
| acuminata | 1.852612 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.086883 | 1.681502 | 2.023721 | 41 |
| attenuata | 2.492554 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.082025 | 2.331012 | 2.654097 | 46 |
| simaruba | 3.141258 | ■ | ■ | ■ | ■ | ■ | 0.091459 | 2.961137 | 3.321379 | 37 |

c) Intervalo de edad en años [25.0, 57.5]

| Especie | log ₁₀ Elmad ajustada | Grupos homogéneos | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-----------|----------------------------------|-------------------|---|----------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | | | | |
| longipes | 1.122165 | ■ | | 0.165611 | 0.789358 | 1.454973 | 17 |
| cinerea | 2.687416 | ■ | ■ | 0.136566 | 2.412976 | 2.961856 | 25 |
| acuminata | 2.758911 | ■ | ■ | 0.205881 | 2.345177 | 3.172645 | 11 |

III. RIGIDEZ A LA FLEXIÓN DE LA CORTEZA (*Elcor*)

III.I. Diámetro como covariable

a) Intervalo de diámetro en cm [1.78, 5.37]

| Especie | log ₁₀ Elcor ajustada | Grupos homogéneos | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|----------------------------------|-------------------|---|---|----------------|-----------|-----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | | | | |
| longipes | -0.421562 | | | | 0.042213 | -0.504530 | -0.338594 | 54 |
| arborea | -0.086220 | | | | 0.043869 | -0.172443 | 0.000002 | 50 |
| cinerea | -0.011846 | | | | 0.039082 | -0.088659 | 0.064967 | 63 |
| grandifolia | 0.004027 | | | | 0.055714 | -0.105476 | 0.113530 | 31 |
| attenuata | 0.291191 | | | | 0.039396 | 0.213761 | 0.368622 | 62 |
| acuminata | 0.298044 | | | | 0.037076 | 0.225172 | 0.370915 | 70 |
| instabilis | 0.337565 | | | | 0.043017 | 0.253017 | 0.422114 | 52 |
| simaruba | 0.349703 | | | | 0.040047 | 0.270992 | 0.428413 | 60 |

b) Intervalo de diámetro en cm [5.37, 10.6]

| Especie | log ₁₀ Elcor ajustada | Grupos homogéneos | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-----------|----------------------------------|-------------------|---|----------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | | | | |
| attenuata | 2.287518 | | | 0.059625 | 2.168570 | 2.406466 | 16 |
| acuminata | 2.349018 | | | 0.066148 | 2.217057 | 2.480979 | 13 |
| cinerea | 2.431856 | | | 0.053330 | 2.325466 | 2.538246 | 20 |
| simaruba | 2.549605 | | | 0.047700 | 2.454447 | 2.644763 | 25 |

III.II. Edad como covariable

a) Intervalo de edad en años [1.5, 3.5]

| Especie | log ₁₀ Elcor ajustada | Grupos homogéneos | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-----------|----------------------------------|-------------------|---|------------|----------------|----------|-----------|----|
| | | Tukey | | Fisher LSD | | | | |
| | | 1 | 1 | | | 2 | | |
| acuminata | -0.80441 | | | | 0.196631 | -1.20282 | -0.405997 | 10 |
| attenuata | -1.13933 | | | | 0.196631 | -1.53774 | -0.740914 | 10 |
| simaruba | -0.59760 | | | | 0.053330 | 2.325466 | 2.538246 | 20 |

b) Intervalo de edad en años [3.5, 10.0]

| Especie | log ₁₀ Elcor ajustada | Grupos homogéneos | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|----------------------------------|-------------------|---|---|---|----------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | | | | |
| longipes | -1.42593 | | | | | 0.168920 | -1.75906 | -1.09281 | 17 |
| arborea | -0.88002 | | | | | 0.129332 | -1.13508 | -0.62497 | 29 |
| cinerea | -0.72909 | | | | | 0.155737 | -1.03622 | -0.42196 | 20 |
| grandifolia | -0.59144 | | | | | 0.263243 | -1.11058 | -0.07231 | 7 |
| instabilis | -0.13388 | | | | | 0.134037 | -0.39821 | 0.13045 | 27 |
| acuminata | -0.02959 | | | | | 0.123121 | -0.27240 | 0.21321 | 32 |
| attenuata | 0.22715 | | | | | 0.117726 | -0.00501 | 0.45932 | 35 |
| simaruba | 1.15219 | | | | | 0.111526 | 0.93225 | 1.37213 | 39 |

c) Intervalo de edad en años [10.0, 57.5]

| Especie | log ₁₀ Elcor ajustada | Grupos homogéneos | | | | | Error estándar | I.C. 95% | | n |
|-------------|-------------------------------------|-------------------|---|---|---|---|-------------------|----------|----------|----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | | | | |
| longipes | -0.105069 | | | | | | 0.102097 | -0.30634 | 0.096203 | 41 |
| grandifolia | 0.460301 | | | | | | 0.139378 | 0.185535 | 0.735067 | 22 |
| arborea | 0.854165 | | | | | | 0.139378 | 0.579399 | 1.128931 | 22 |
| instabilis | 0.921981 | | | | | | 0.125812 | 0.673958 | 1.170005 | 27 |
| acuminata | 1.439827 | | | | | | 0.100874 | 1.240966 | 1.638688 | 42 |
| attenuata | 1.656893 | | | | | | 0.108956 | 1.442098 | 1.871687 | 36 |
| simaruba | 2.159679 | | | | | | 0.125812 | 1.911656 | 2.407703 | 27 |

APÉNDICE II. Resultados del análisis estadístico sobre los datos de módulo elástico estructural (*Eestr*), de la madera (*Emad*) y de la corteza (*Ecor*).

Se presentan a continuación los resultados del análisis de varianza (anova) sobre los diferentes tipos de módulo elástico.

I. MODULÓ ELÁSTICO ESTRUCTURAL (*Eestr*)

Para cumplir con los supuestos del anova, fue necesario transformar logarítmicamente a los datos. Con los datos transformados, se encontraron diferencias significativas entre especies ($F_{(7,619)}=33.662$, $p<0.001$) y se cumplieron los supuestos de homoscedasticidad (prueba de Levene, $p=0.177$) y normalidad. Las medias, error estándar, I.C. 95% para las medias, el tamaño muestral y los grupos homogéneos detectados por la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para diseños desbalanceados son los siguientes:

| Especie | Media | Error est. para la media | I. C. 95% para la media | | Grupos homogéneos | | | | n |
|-------------|----------|--------------------------|-------------------------|----------|-------------------|---|---|---|-----|
| | | | | | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| grandifolia | -0.83324 | 0.106798 | -1.0429 | -0.62351 | ■ | | | | 38 |
| longipes | -0.47550 | 0.081037 | -0.6346 | -0.31636 | ■ | ■ | | | 66 |
| cinerea | -0.32787 | 0.068268 | -0.4619 | -0.19381 | | ■ | | | 93 |
| instabilis | -0.13970 | 0.075518 | -0.2880 | 0.008596 | | ■ | ■ | | 76 |
| acuminata | 0.05614 | 0.068638 | -0.0786 | 0.190934 | | | ■ | | 92 |
| attenuata | 0.11759 | 0.070991 | -0.0218 | 0.257004 | | | ■ | | 86 |
| arborea | 0.13502 | 0.075518 | -0.0132 | 0.283326 | | | ■ | | 76 |
| simaruba | 0.68298 | 0.065835 | 0.55370 | 0.812270 | | | | ■ | 100 |

II. MODULÓ ELÁSTICO DE LA MADERA (*Emad*)

El anova detectó diferencias significativas para el *Emad* entre especies ($F_{(7,603)}=15.936$, $p<0.001$). Se cumplen los supuestos de homoscedasticidad (prueba de Levene, $p=0.132$) y normalidad. Las medias, error estándar, I.C. 95% para las medias, el tamaño muestral y los grupos homogéneos detectados por la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para diseños desbalanceados son los siguientes:

| Especie | Media | Error est. de media | I. C. 95% para la media | | Grupos homogéneos | | | | | n |
|-------------|----------|---------------------|-------------------------|----------|-------------------|---|---|---|---|-----|
| | | | | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | |
| instabilis | 1.910212 | 0.157737 | 1.600432 | 2.219993 | ■ | | | | | 76 |
| grandifolia | 2.019341 | 0.229186 | 1.569240 | 2.469441 | ■ | ■ | | | | 36 |
| longipes | 2.101279 | 0.174640 | 1.758302 | 2.444256 | | ■ | | | | 62 |
| cinerea | 2.541483 | 0.144950 | 2.256815 | 2.826152 | | ■ | ■ | | | 90 |
| acuminata | 2.815578 | 0.145762 | 2.529315 | 3.101841 | | ■ | ■ | | | 89 |
| arborea | 2.974671 | 0.162059 | 2.656402 | 3.292940 | | | ■ | | | 72 |
| attenuata | 3.057889 | 0.148283 | 2.766676 | 3.349103 | | | ■ | | | 86 |
| simaruba | 3.729560 | 0.137512 | 3.459500 | 3.999620 | | | | ■ | | 100 |

III. MODULÓ ELÁSTICO DE LA CORTEZA (Ecor)

Nuevamente fue necesario transformar logarítmicamente a los datos para alcanzar homoscedasticidad y normalidad. El anova sobre estos datos transformados indica diferencias significativas para Ecor entre especies ($F_{(7,544)}=6.333$, $p<0.001$). Hay homoscedasticidad ($p=0.723$) y normalidad. Las medias, error estándar, I.C. 95% para las medias, el tamaño muestral y los grupos homogéneos detectados por la prueba de comparaciones múltiples de Tukey para diseños desbalanceados son los siguientes:

| Especie | Media | Error est. de media | I. C. 95% para la media | | Grupos homogéneos | | | n |
|-------------|----------|---------------------|-------------------------|----------|-------------------|---|---|----|
| | | | | | 1 | 2 | 3 | |
| grandifolia | -1.92769 | 0.160934 | -2.24381 | -1.61156 | | | | 34 |
| cinerea | -1.59576 | 0.100034 | -1.79226 | -1.39926 | | | | 88 |
| attenuata | -1.34540 | 0.104266 | -1.55021 | -1.14058 | | | | 81 |
| longipes | -1.31486 | 0.120149 | -1.55087 | -1.07884 | | | | 61 |
| arborea | -1.24749 | 0.125399 | -1.49381 | -1.00116 | | | | 56 |
| acuminata | -1.15873 | 0.102388 | -1.35985 | -0.95760 | | | | 84 |
| instabilis | -1.10272 | 0.124294 | -1.34688 | -0.85857 | | | | 57 |
| simaruba | -0.90944 | 0.098371 | -1.10267 | -0.71621 | | | | 91 |

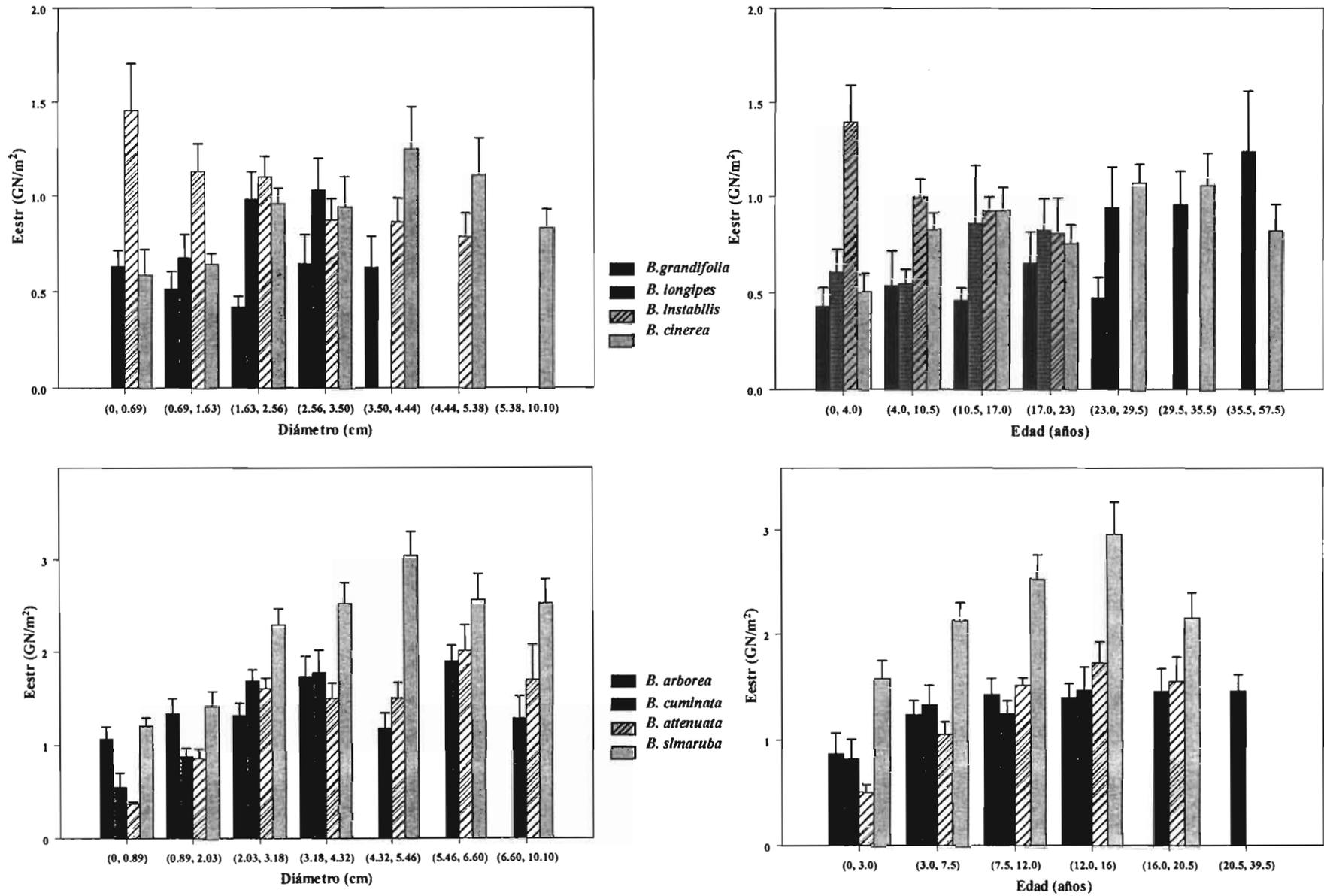


Figura I. Gráficas de barras del módulo elástico estructural (E_{estr}) para intervalos de diámetro o edad en las diferentes especies. El extremo superior de la barra alcanza el valor promedio y la barra señala el error estándar.

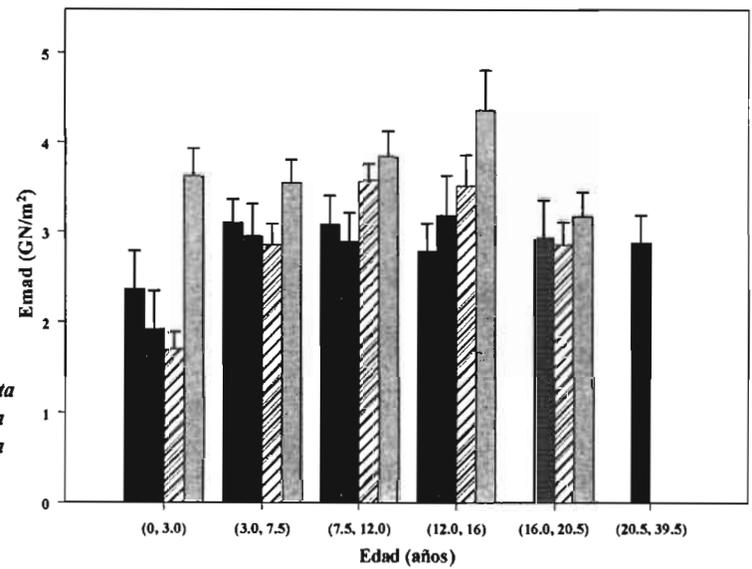
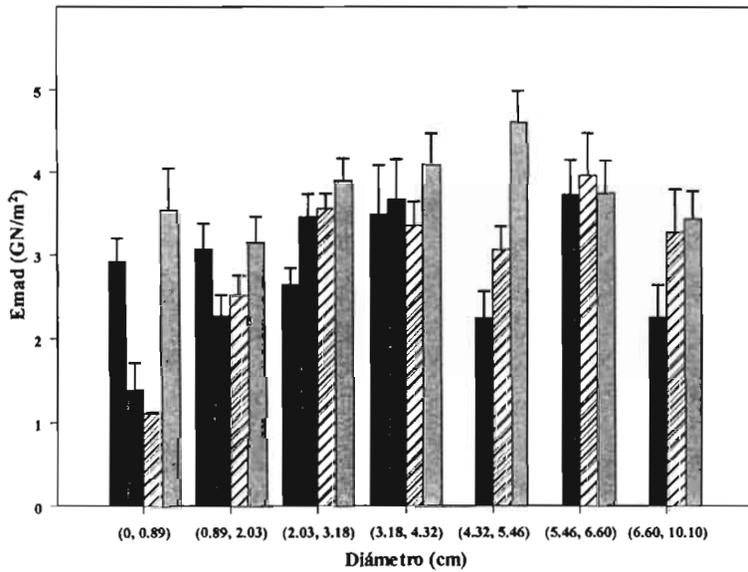
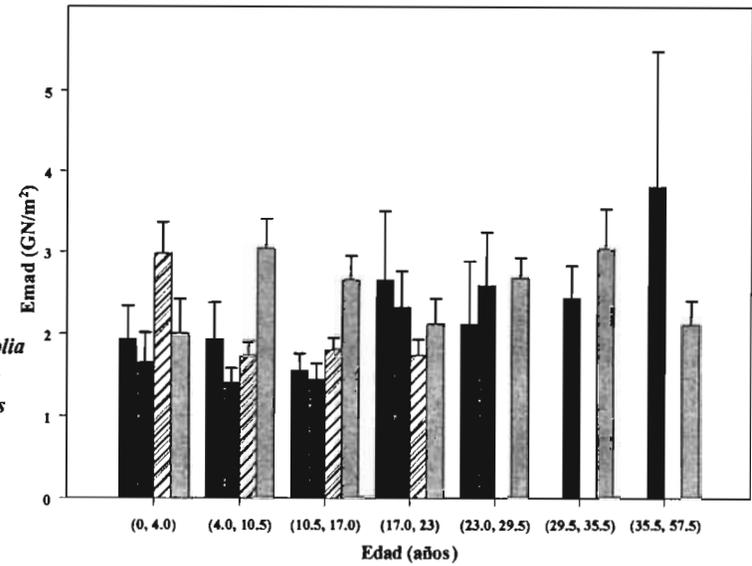
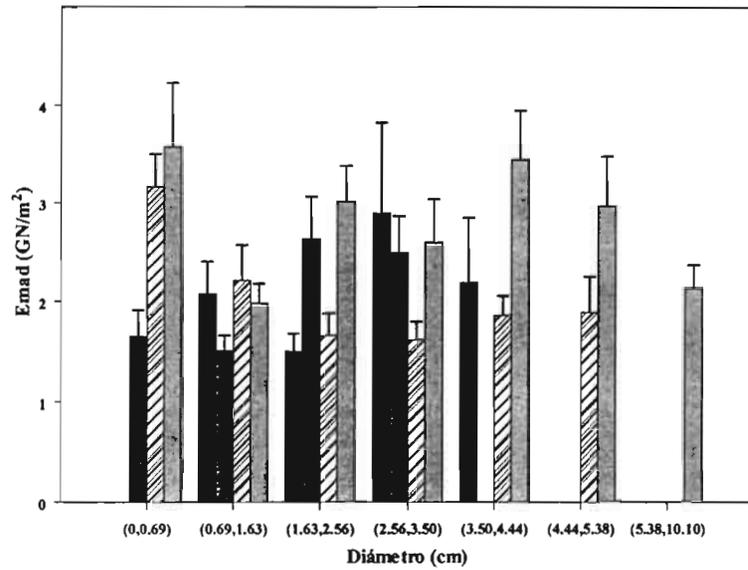


Figura II. Gráficas de barras del módulo elástico de la madera ($Emad$) para intervalos de diámetro o edad en las diferentes especies. El extremo superior de la barra alcanza el valor promedio y la barra señala el error estándar.

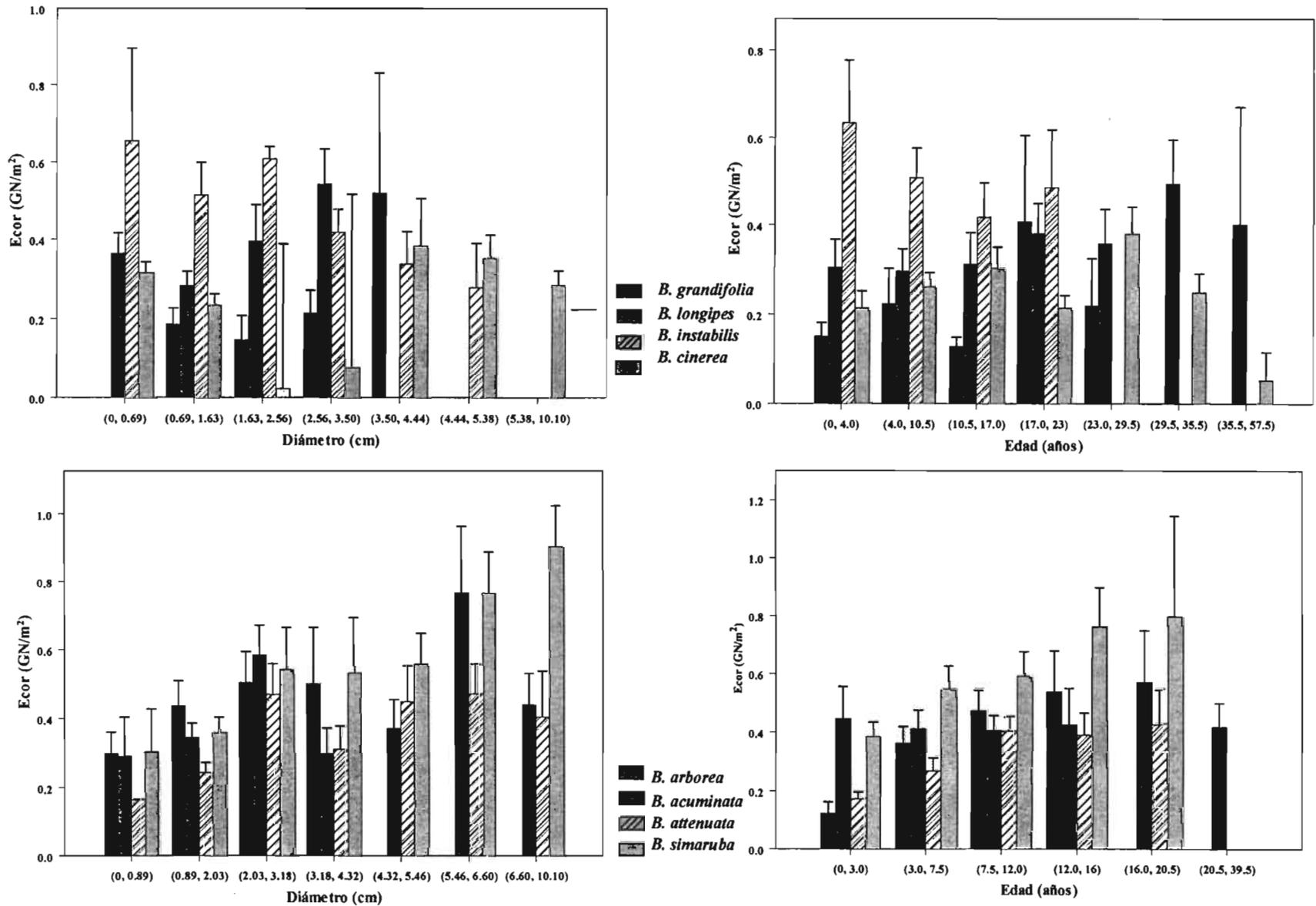


Figura III. Gráficas de barras del módulo elástico de la corteza (E_{cor}) para intervalos de diámetro o edad en las diferentes especies. El extremo superior de la barra alcanza el valor promedio y la barra señala el error estándar.

Apéndice III. Datos de las colectas y localidades de los ejemplares depositados en el Herbario Nacional (MEXU).

| Especie | Núm. | Localidad | Hábitat |
|-----------------------|----------|---|--|
| <i>B. acuminata</i> | 18 19 | 19° 16' 55.3" N, 102° 04' 42" O; 1150 msnm. México: Michoacán: Mun. Uruapan: 20 km al S de Uruapan, sobre la carretera a Apatzingán en la cañada del Río Cupatitzio | Bosque de <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> y <i>Sable</i> |
| | 25 26 | 19° 17' 16.2" N, 102° 04' 30" O; 1210 msnm. México: Michoacán: Mun. Uruapan: Puente Tinaja Vereda 20 km al S de Uruapan, sobre la carretera a Apatzingán en la cañada del Río Cupatitzio | Bosque de <i>Pinus</i> , <i>Quercus</i> y <i>Sable</i> |
| <i>B. arborea</i> | 14 | 19° 29' 53" N, 105° 02' 40" O; 105 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: Camino Antiguo Norte de la Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC con <i>Bursera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Cochlospermum</i> , <i>Amphipterygium</i> |
| | 15 | 19° 29' 45.4" N, 105° 02' 24.9" O; 735 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: Camino Antiguo Sur en el cruce con vereda Chachalacas en la Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC con <i>Bursera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Cochlospermum</i> , <i>Amphipterygium</i> |
| | 16 | 19° 30' 05.1" N, 105° 02' 43.7" O; 748 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: Camino Antiguo Sur cerca del cruce con vereda el Tejón en la Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC con <i>Bursera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Cochlospermum</i> , <i>Amphipterygium</i> |
| | 17 | 19° 29' 44.9" N, 105° 02' 21.2" O; 52 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: vereda Chachalacas, cerca del arroyo en la Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC con <i>Bursera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Cochlospermum</i> , <i>Amphipterygium</i> |
| <i>B. attenuata</i> | 30 | 21° 31' 10.3" N, 104° 58' 17.6" O; 1074 msnm. México: Nayarit: Mun. Tepic: Barranca en la entrada de la brecha El Izote-El Cuarenteño | BTC perturbado |
| | 32 33 | 21° 31' 18.4" N, 104° 58' 13.1" O; 1066 msnm. México: Nayarit: Mun. Tepic: Barranca junto al río en la comunidad Platanitos, km. 6 de la carretera Tepic-Miramar | BTC perturbado |
| <i>B. cinerea</i> | 40 | 17° 27' 01.4" N, 96° 48' 51" O; 1307 msnm. México: Oaxaca: Mun. San Juan Bautista Jayacatlán : A 100 m sobre la desviación originada en la brecha a 4.5 km de San Juan Bautista Jayacatlán con dirección a San Juan Bautista Atlatlauca | BTC perturbado |
| | 41 42 | 17° 27' 22.6" N, 96° 48' 49.1" O; 1390 msnm. México: Oaxaca: Mun. San Juan Bautista Jayacatlán : Cañada a 5 km de San Juan Bautista Jayacatlán con dirección a San Juan Bautista Atlatlauca | BTC perturbado |
| <i>B. grandifolia</i> | 5 | 18° 44' 14.3" N, 99° 11' 15.5" O; 1082 msnm. México: Morelos: Mun. Xochitepec :4.5 km al S del entronque a Atlacholoaya con dirección hacia Zacatepec. | BTC perturbado con <i>Acacia</i> , <i>Ficus</i> , <i>Bursera</i> , <i>Jacaratia</i> , <i>Pithecelubium</i> |
| | 9 | 18° 43' 8.1" N, 99° 11' 9.5" O; 1025 msnm. México: Morelos: Mun. Tlaltizapán: Sobre la carretera que parte de Zacatepec, casi al llegar a Tlaltizapán de Zapata. | Árbol en un jardín privado |

| | | | |
|----------------------|-------------|---|---|
| <i>B. instabilis</i> | 10 | 19° 29' 53" N, 105° 02' 40" O; 105 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: Bosque de la Enseñanza de la Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC con <i>Bursera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Cochlospermum</i> , <i>Amphipterygium</i> |
| | 11 13 | 19° 29' 54.9" N, 105° 02' 39.7" O; 93 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC, árboles cercanos a la zona de dormitorios y de laboratorios de la Estación. |
| | 12 | 19° 29' 53" N, 105° 02' 40" O; 105 msnm. México: Jalisco: Mun. La Huerta: Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala: Camino Antiguo Sur en la Estación de Biología Chamela, IBUNAM | BTC con <i>Bursera</i> , <i>Spondias</i> , <i>Ficus</i> , <i>Pseudobombax</i> , <i>Cochlospermum</i> , <i>Amphipterygium</i> |
| <i>B. longipes</i> | 6 7 8 | 18° 0' 88" N, 99° 32' 34" O; 575 msnm México: Guerrero: Mun. Tepecoacuilco de Trujano: Xalitla | Laderas de BTC en buen estado, con <i>Bursera morelensis</i> , <i>Neobuxbaumia mezcalensis</i> |
| <i>B. simaruba</i> | 44 | 18° 35' 04.9" N, 95° 04' 28.9" O; 144 msnm. México: Veracruz: Mun. San Andrés Tuxtla: Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, IBUNAM | Selva alta perennifolia con <i>Ficus</i> , <i>Nectandra</i> , <i>Pseudolmedia</i> , árbol frente a los dormitorios de la estación |
| | 45 | 18° 35' 06.9" N, 95° 04' 27" O; 144 msnm. México: Veracruz: Mun. San Andrés Tuxtla: Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas: Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, IBUNAM | Selva alta perennifolia con <i>Ficus</i> , <i>Nectandra</i> , <i>Pseudolmedia</i> , árbol cerca de la dirección de la estación |
| | 46 | 18° 35' 12.8" N, 95° 04' 36.9" O; 209 msnm. México: Veracruz: Mun. San Andrés Tuxtla: Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas: Sendero Vigía 5 en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, IBUNAM | Selva alta perennifolia con <i>Ficus</i> , <i>Nectandra</i> , <i>Pseudolmedia</i> |

Apéndice IV. Fórmulas para el cálculo de los momentos de inercia, tomadas de Pisarenko, *et al.* (1979).

Sección circular (utilizada para I_{estr} , I_{mad} en tallos completos de forma circular)

$$I = \frac{\pi}{4} R^4$$

Sección tubular (utilizada para I_{cor} en tallos completos de forma circular)

$$I = \frac{\pi}{4} (R^4 - r^4)$$

Sección elíptica (utilizada para I_{estr} , I_{mad} en tallos completos de forma elíptica)

$$I = \frac{\pi}{4} a^3 b$$

Sección elíptica hueca (utilizada para I_{cor} en tallos completos de forma elíptica)

$$I = \frac{\pi}{4} (a^3 b - a_1^3 b_1^3)$$

Sector de semianillo (utilizada para I_{cor} en tallos cortados en cuartos)

$$I = \frac{R^4 - r^4}{4} \left(\alpha + \operatorname{sen} \alpha \cos \alpha - \frac{16 \operatorname{sen}^2 \alpha}{9 \alpha} \right)$$

Sector circular (utilizada para I_{estr} , I_{mad} en tallos cortados en cuartos)

$$I = \frac{R^4}{4} \left(\alpha + \operatorname{sen} \alpha \cos \alpha - \frac{16 \operatorname{sen}^2 \alpha}{9 \alpha} \right)$$