Artículo de investigación

Anatomía de la madera de nueve especies de la selva baja caducifolia en la Sierra del Tentzo, Puebla, México

Wood anatomy of nine species from a tropical deciduous forest in Sierra del Tentzo, Puebla, Mexico

Jesús Alejandro Ruiz-Valencia[1], Agustina Rosa Andrés-Hernández[2,4], Teresa Terrazas[3]

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: En México solo existen dos publicaciones referentes a la madera de plantas distribuidas en selva baja caducifolia. En Puebla, este tipo de vegetación ocupa el segundo lugar en extensión geográfica. Sin embargo, no se han analizado especies típicas de esta zona. Por ello, los objetivos de este trabajo fueron describir la anatomía de la madera de *Berberis moranensis*, *Bursera fagaroides*, *B. morelense*, *Cascabela ovata*, *Critoniopsis uniflora*, *Fouquieria formosa*, *Ipomoea murucoides*, *Karwinskia humboldtiana* y *Lycianthes* sp., taxones característicos de la Sierra del Tentzo, comparar estadísticamente las maderas; así como identificar si los caracteres son suficientes para diferenciarlas a nivel intra e interespecífico y determinar semejanzas con organismos congéneres estudiados en otras regiones.

Métodos: Se colectaron muestras de madera de tres individuos por especie en el área de estudio. Las maderas fueron procesadas con técnicas histológicas convencionales para obtener datos anatómicos cualitativos y cuantitativos. Se evaluó si existen diferencias intra e interespecíficas mediante un análisis glm, también fue realizado un análisis discriminante lineal, para determinar qué caracteres permiten diferenciar a las especies y uno de conglomerado para agruparlas con organismos congéneres, descritos en publicaciones previas.

Resultados clave: Los caracteres cualitativos de vasos, fibras y parénquima corresponden con descripciones previas; encontrando diferencias interespecíficas en el diámetro de las punteaduras, pared de vasos y fibras, así como ancho de radios y diámetro de vasos, que son las variables más importantes para discriminar entre taxones. Las especies mexicanas de *Bursera*, *Berberis*, *Lycianthes*, *Cascabela*, *Karwinskia* e *Ipomoea* se agrupan con sus congéneres estudiados previamente.

Conclusiones: Las maderas de la Sierra del Tentzo presentan caracteres propios de especies que habitan en zonas con estacionalidad marcada. Los caracteres evaluados son útiles para discriminar entre ellas y el análisis de agrupamiento reveló homogeneidad anatómica en géneros ampliamente estudiados.

Palabras clave: análisis de conglomerado, bosque tropical caducifolio, elementos de vaso fibriformes, funciones discriminantes, variante cambial.

Abstract:

Background and Aims: In Mexico there are only two publications about wood of plants distributed in tropical deciduous forests. In Puebla, this type of vegetation represents the second place in geographical extension. However, no related works are documented in which typical species of this vegetation type are studied. Therefore, the objectives of this work were to describe wood anatomy of *Berberis moranensis*, *Bursera fagaroides*, *B. morelense*, *Cascabela ovata*, *Critoniopsis uniflora*, *Fouquieria formosa*, *Ipomoea murucoides*, *Karwinskia humboldtiana* and *Lycianthes* sp., characteristic taxa of the Sierra del Tentzo, compare the woods statistically, identify if characters are sufficient to differentiate them and determine if they form groups with congener organisms studied in previous publications.

Methods: Wood of three individuals per species was collected at the collect site. The woods were processed with conventional histological techniques to obtain qualitative and quantitative anatomical data. It was evaluated whether there are intra and interspecific differences by a glm analysis, linear discriminant analysis was applied to determine if characters allow to discriminate between the species and conglomerate to group them with congener organisms described in previous publications.

Key results: Qualitative characters of vessels, fibers and parenchyma correspond to previous descriptions; interspecific differences were found in the diameter of pits, wall of vessel elements and fibers, as well as the width of rays and the diameter of vessels, which are the most important variables to discriminate between taxa. Mexican species of *Bursera*, *Berberis*, *Lycianthes*, *Cascabela*, *Karwinskia* and *Ipomoea* are grouped with their previously studied congener species.

Conclusions: Woods from the Sierra del Tentzo have characters of species that inhabit areas with marked seasonality. Evaluated characters are useful for discriminating between them and cluster analysis revealed that widely studied genera have anatomical homogeneity.

Key words: cambial variant, cluster analysis, discriminant functions, fibriform vessel elements, tropical deciduous forests.

[1]Colegio de Postgraduados, Departamento de Botánica, carretera México-Texcoco km 36.5, México 136, 56230 Montecillo, Estado de México, México.
[2]Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Blvd. Valsequillo y Av. San Claudio, Edificio 112-A, Ciudad Universitaria, Col. Jardines de San Manuel, 72570 Puebla, Puebla, México.
[3]Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Apdo. postal 70-367, 04510 Coyoacán, Cd. Mx., México.
[4]Autor para correspondencia: agustina.andres@correo.buap.mx

Recibido: 19 de mayo de 2022.
Revisado: 16 de junio de 2022.
Aceptado por Rosario Rendonda-Martínez: 30 de agosto de 2022.
Publicado Primero en línea: 15 de septiembre de 2022.
Publicado: Acta Botanica Mexicana 129 (2022).

Citar como: Ruiz-Valencia, J. A., A. R. Andrés-Hernández y T. Terrazas. 2022. Anatomía de la madera de nueve especies de la selva baja caducifolia en la Sierra del Tentzo, Puebla, México. Acta Botanica Mexicana 129: e2076. DOI: https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2076

Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

La anatomía de la madera es una valiosa fuente de información con respecto a las relaciones jerárquicas de las especies y las condiciones ambientales en las que se establecen (Carlquist, 2012). En México, existen trabajos que describen la anatomía de la madera de plantas que crecen en determinados tipos de vegetación. Entre ellos, se encuentran estudios en selva mediana subperennifolia (Rebollar-Domínguez et al., 1997), selva alta perennifolia (Barajas-Morales et al., 1997), matorral xerófilo (Abundiz-Bonilla et al., 2004; Quintanar-Isaías et al., 2005), bosques templados (Pérez-Olvera y Quintanar-Isaías, 1994) y en mayor número en bosques mesófilos de montaña (Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2000; Aguilar-Rodríguez y Castro-Plata., 2006; Aguilar-Alcántara et al., 2014).

La selva baja caducifolia (SBC) ocupa entre 8 y 14% del territorio nacional y cuenta con una riqueza que fluctúa entre 22 y 97 especies de plantas por 0.1 ha (Leopold, 1950; Miranda y Hernández-Xolocotzi, 1963; Rzedowski, 1978; Trejo y Dirzo, 2000; González, 2003; Méndez-Toribio et al., 2014), por lo tanto, tiene una elevada riqueza florística. El estudio de la anatomía de la madera de especies que se distribuyen en este tipo de vegetación aporta evidencia sobre la diversidad e identidad taxonómica (Trejo y Dirzo, 2000), ya que la SBC se caracteriza por presentar temporadas de sequía prolongadas que propician tiempos de floración muy cortos, lo que dificulta la colecta de estructuras reproductivas (Rzedowski, 1978). Además, se puede investigar la respuesta de los caracteres anatómicos de las maderas a las condiciones abióticas de los sitios de estudio (Carlquist, 2012; Beeckman, 2016; Ramírez-Martínez et al., 2017).

A pesar de lo antes mencionado, solo se registran dos estudios anatómicos publicados de plantas leñosas distribuidas en SBC mexicanas. Barajas-Morales y León-Gómez (1989) describieron la madera de 72 especies de Chamela, Jalisco. Las cuales se caracterizan por presentar porosidad difusa, parénquima axial escaso, vasicéntrico, aliforme y confluente, radios uniseriados a multiseriados y fibras septadas, también tienen cristales, gomas y tílides. Posteriormente, Ramírez-Martínez et al. (2017) estudiaron la anatomía de 21 especies en Tamaulipas; señalando que los caracteres cuantitativos de los elementos de vaso de esta región son diferentes a lo reportado por Barajas-Morales y León-Gómez (1989). Ramírez-Martínez et al. (2017) atribuyen estas diferencias a la relación alométrica entre la altura de la planta y las dimensiones de las células del xilema.

En el estado de Puebla la SBC representa 15.68% del territorio estatal, su extensión es superada solamente por las regiones destinadas a actividades agrícolas y forestales, ocupa casi por completo la Mixteca Alta y las regiones que limitan con los estados de Morelos, Guerrero y Oaxaca (Handal-Silva et al., 2011). Por tratarse de una región extensa y diversa, resulta relevante documentar la diversidad anatómica de especies leñosas que ahí ocurren. Los objetivos de este estudio son describir la anatomía de la madera de *Berberis moranensis* Schult. & Schult. f., *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., *B. morelense* Ramírez, *Cascabela ovata* (Cav.) Lippold, *Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob., *Fouquieria formosa* Kunth, *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult., *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc. y *Lycianthes* sp., taxones característicos de la Sierra del Tentzo, comparar estadísticamente las maderas; así como identificar si los caracteres son suficientes para diferenciarlas a nivel intra e interespecífico y determinar semejanzas con organismos congéneres estudiados en otras regiones.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El material estudiado fue recolectado en el municipio Huehuetlán el Grande, Puebla, México, dentro de la Sierra del Tentzo (Fig. 1). Esta sierra se ubica en la parte central del estado de Puebla, al sur de la presa de Valsequillo, entre los municipios Atlixco, Atoyatempan, Huehuetlán el Grande y Molcaxac; la vegetación se compone de una transición de bosque de pino-encino, matorral y selva baja caducifolia (Pérez-Pérez et al., 2018). La Sierra del Tentzo se encuentra formada por lomeríos con altitudes entre 2000 y 2350 m, con temperaturas medias mensuales que oscilan entre 16 y 21.5 °C; la máxima precipitación mensual no supera los 200 mm, siendo los meses de mayo a septiembre los más lluviosos (Morón et al., 2000).

Trabajo de campo

Se seleccionaron tres individuos adultos de las especies de árboles más comunes en el sitio de estudio; se realizó la colecta de trozos de madera del tronco principal a una dis-

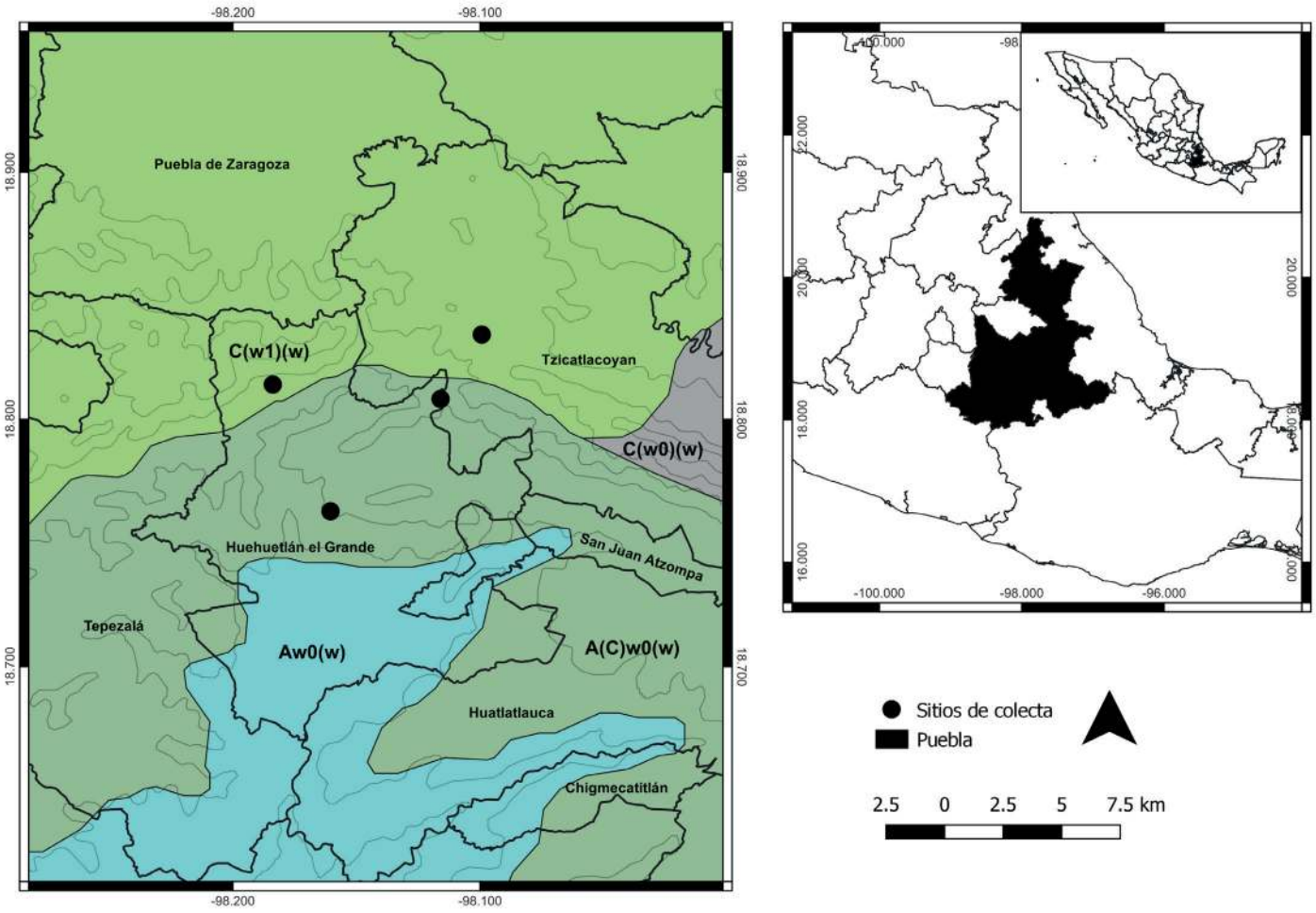


Figura 1: Localidades de recolecta de maderas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México.

tancia de 30 cm del suelo, utilizando un serrucho (Truper®, Estado de México, México). Todas las muestras se fijaron en formaldehído, alcohol, ácido acético glacial y agua en proporción 1:1:1 (FAA; Sass, 1958). Paralelamente, se realizó la medición de la altura de los árboles con un clinómetro (Suunto, Vantaa, Finlandia), el diámetro a la altura del pecho (DAP) con una forcípula (GAFMEX, Cuernavaca, México) y cobertura de los individuos muestreados con una cinta métrica (Truper®, Estado de México, México). La media y desviación estándar se reportan en el Cuadro 1.

Los individuos fueron identificados en campo utilizando la Flora del Valle de México (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2005), los fascículos de Burseraceae (Medina-Lemos, 2008) y Fouquieriaceae (Ezcurra y Medina-Lemos, 1997) de la Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y el fascículo de la familia Apocynaceae de la Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1998).

Trabajo de laboratorio

Los trozos de madera fueron cortados en cubos de 3 cm^3, se lavaron y ablandaron en una solución de glicerina, alcohol y agua (GAA, 1:1:1; Sass, 1958) durante 20-25 días. Posteriormente se cortaron con un micrótomo de deslizamiento (Leica 2000R, Wetzlar, Alemania), en los planos transversal, tangencial y radial con un grosor de 25-30 µm. Los cortes se deshidrataron en alcoholes graduales desde 50 hasta 100% de concentración, se tiñeron con safranina y verde rápido, mediante la técnica convencional (Sass, 1958); finalmente, se montaron en resina sintética (Johansen, 1940). Se elaboraron laminillas temporales para medir longitud de los elementos de vaso y fibras de cada individuo, las cuales se ob-

Cuadro 1: Media y desviación estándar de altura, Diámetro a la Altura del Pecho (DAP) y cobertura de las especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México.

Especie	Altura (m)	DAP (cm)	Cobertura (m)
Berberis moranensis Schult. & Schult. f.	2.5 (0.3)	6.52 (0.8)	6.52 (1.7)
Bursera fagaroides (Kunth) Engl.	3.7 (1.2)	7 (0.4)	7.00 (1.13)
Bursera morelense Ramírez	2.9 (0.2)	8.59 (1.01)	8.59 (0.9)
Cascabela ovata (Cav.) Lippold	4.5 (1.1)	7.32 (0.75)	7.32 (1.85)
Critoniopsis uniflora (Sch. Bip.) H. Rob.	3.2 (0.5)	7.63 (0.52)	7.63 (1.35)
Fouquieria formosa Kunth	4 (0.5)	6.46 (0.5)	6.46 (0.25)
Ipomoea murucoides Roem. & Schult.	6.5 (0.8)	41.38 (3.5)	41.38 (5.25)
Karwinskia humboldtiana (Schult.) Zucc.	3.2 (0.5)	5.41 (1.1)	5.41 (0.7)
Lycianthes sp.	2.7 (0.25)	6.04 (1.3)	6.04 (0.5)

tuvieron de material disociado con solución Jeffrey (Berlyn y Miksche, 1976); también se verificó la presencia de traqueidas. Los caracteres cualitativos y cuantitativos se obtuvieron con un analizador de imágenes Image Pro Plus v. 6.1 (Media Cybernetics, Rockville, EUA) adaptado a un microscopio Olympus BX-51 (Olympus Corporation, Tokio, Japón). Las descripciones se realizaron con base en las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989). El parénquima radial se clasificó de acuerdo con Kribs (1935).

Análisis estadístico

Se generó una base de datos con las variables cuantitativas de las maderas, para someterlas a pruebas de inferencia. Los análisis estadísticos se realizaron mediante el paquete estadístico R v. 3.6.1 (R Core Team, 2019). Las variables cuantitativas se transformaron con logaritmo natural previo a los análisis, con el objetivo de estandarizar sus valores. Para evaluar si existen diferencias estadísticas entre las variables cuantitativas obtenidas de las maderas estudiadas, se llevó a cabo un modelo lineal generalizado (glm). La selección de esta técnica estadística se basó en el incumplimiento de supuestos de normalidad y homocedasticidad que presentó la base de datos (Seltman, 2018). Asimismo, se llevó a cabo un Análisis Discriminante Lineal (LDA) mediante la librería "MASS" de R, que permite generar funciones discriminantes, con las que se evalúa si las variables analizadas son suficientes para caracterizar a las especies estudiadas (Palacio et al., 2020); también se solicitó la matriz de confusión que indica el número de observaciones clasificadas correcta e incorrectamente.

Con el objetivo de determinar si las especies estudiadas se agrupan con base en sus atributos anatómicos cuantitativos, con especies pertenecientes al mismo género descritas en otras publicaciones (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989; Carlquist, 1992b; Rebollar-Domínguez et al., 1993; Barajas-Morales et al., 1997; Abundiz-Bonilla et al., 2004; Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2010; Durán-Guerra et al., 2014; Rodríguez et al., 2016), se realizó un análisis jerárquico aditivo de conglomerado (Zelterman, 2015), mediante una matriz de distancias euclidianas de las medias de cada variable (Crisci y López-Armengol, 1983); los grupos formados se obtuvieron mediante el promedio aritmético no ponderado de cada grupo (UPGMA). Finalmente, tomando como base las descripciones de las maderas y los caracteres cuantitativos significativos en los análisis estadísticos, se construyó una clave de identificación para las especies estudiadas.

Resultados

Los caracteres anatómicos cuantitativos de las nueve especies analizadas se resumen en el Cuadro 2 e ilustran en las Figuras 2, 3 y 4. Los resultados del análisis de conglomerado se muestran en la Figura 5.

Marcas de crecimiento

En *Berberis moranensis*, *Bursera fagaroides*, *B. morelense*, *Critoniopsis uniflora*, *Ipomoea murucoides* y *Lycianthes* sp.

Cuadro 2: Caracteres cuantitativos de las especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México. LV: Longitud de elementos de vaso, DVMT: Diámetro de los vasos en la madera temprana, DVMTR: Diámetro de los vasos en la madera tardía, PV: Pared de los Vasos, DP: Diámetro de las Punteaduras, LF: Longitud de Fibras, DF: Diámetro de Fibras, PF: Pared de Fibras, ANR: Ancho de Radios, LR: Altura de Radios. Para las especies con porosidad difusa, el diámetro de los vasos se reporta en la columna de vasos de madera temprana. En negritas se señalan los valores mínimos y máximos reportados para las especies.

		Vasos (µm)					Fibras (µm)			Radios (µm)	
Familia	**Especie**	**LV**	**DVMT**	**DVMTR**	**PV**	**DP**	**LF**	**DF**	**PF**	**ANR**	**LR**
Apocynaceae	*Cascabela ovata* (Cav.) Lippold	287.3 (8)	44.1 (3.7)	-	2.68 (0.5)	3.92 (0.5)	**331.65 (26)**	8.56 (2)	**2.01 (0.5)**	**14.99 (5)**	**116.28 (10.1)**
Asteraceae	*Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob.	148.4 (13)	72.43 (4)	32.61 (3.1)	5.36 (1.6)	**2.64 (0.7)**	359.58 (39)	7.31 (2)	4.39 (2)	50.64 (9)	253.29 (13)
Berberidaceae	*Berberis moranensis* Schult. & Schult. f.	132.3 (15)	52.15 (9.5)	24.38 (2.7)	3.56 (1)	3.61 (0.7)	414.09 (2)	**6.18 (3)**	3.68 (2)	171.32 (21)	**>1000**
Burseraceae	*Bursera fagaroides* (Kunth) Engl.	358.3 (13)	67.6 (14)	27.67 (4.3)	**2.27 (1.1)**	**9.06 (1.5)**	661.19 (26)	14.15 (1.5)	2.07 (0.5)	49.22 (16)	448.11 (74)
	Bursera morelense Ramírez	335.8 (10)	87.7 (8)	-	2.51 (0.5)	7.3 (1)	608 (45)	**18.65 (2.2)**	2.05 (0.7)	58.07 (21)	456.66 (14)
Convolvulaceae	*Ipomoea murucoides* Roem. & Schult.	161.9 (7)	**125 (27)**	**47.8 (11.3)**	**7 (1.36)**	7.75 (0.5)	**767 (62.5)**	17.09 (1.5)	**4.55 (0.8)**	250 (11)	1240 (85)
Fouquieriaceae	*Fouquieria formosa* Kunth	**407.8 (32)**	56.6 (1)	-	2.84 (0.5)	6.85 (1.5)	334.2 (48)	10.94 (3)	4 (1)	**196.67 (22)**	166.16 (12)
Rhamnaceae	*Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc.	**104.9 (4)**	**33.4 (9)**	-	4.04 (1)	4.71 (0.8)	380.15 (17)	8.74 (2)	3.5 (1)	37.62 (3.5)	162.13 (9.2)
Solanaceae	*Lycianthes* sp.	149.5 (6)	57.5 (5.4)	**20.16 (6.1)**	3.45 (1)	3.78 (0.6)	493.79 (18)	10.63 (3.5)	4.03 (1)	33.27 (8.1)	583.36 (40)

las marcas fueron definidas por el diámetro de los vasos de la madera tardía y fibras radialmente comprimidas (Fig. 2A, B, C, G, H, I). *Karwinskia humboldtiana* y *Cascabela ovata* presentaron marcas de crecimiento delimitadas por 2-5 bandas de parénquima axial (Fig. 2D, E), mientras que *Fouquieria formosa* careció de ellas (Fig. 2F).

Vasos

La densidad de vasos/mm^2 osciló entre 2 (*Ipomoea murucoides*) y 25 (*Critoniopsis uniflora*). *Ipomoea murucoides* presentó porosidad anular, con vasos de mayor diámetro en la madera temprana (Fig. 2I); mientras que *B. morelense*, *F. formosa*, *K. humboldtiana* y *C. ovata* presentaron porosidad difusa, para el resto de las especies fue semianular. Los vasos se encontraron principalmente formando hileras radiales en *Critoniopsis uniflora* (Fig. 2A), *Lycianthes* sp. (Fig. 2B), *K. humboldtiana* (Fig. 2D) y *Cascabela ovata* (Fig. 2E); en *Berberis moranensis* y *F. formosa* predominan los vasos agrupados (Figs. 2C, F). En las especies de *Bursera* (Figs. 2G, H) e *I. murucoides* (Fig. 2I), se encontraron principalmente vasos solitarios o formando grupos de dos o tres.

El diámetro del lumen de los vasos en las especies con porosidad difusa osciló entre 33.4 µm en *K. humboldtiana* y 87.7 µm en *B. morelense*. En las especies con porosidad semianular, los vasos de la madera temprana tuvieron diámetros de 52.15 µm (*B. moranensis*) a 125 µm (*I. murucoides*) y los de la madera tardía de 20.16 µm (*Lycianthes* sp.) hasta 47.8 µm (*I. murucoides*). El espesor de la pared de los vasos no presentó diferencias entre la madera temprana y tardía (P>0.05), observándose la más delgada en *B. fagaroides* (2.27 µm) y la más gruesa en *I. murucoides* (7 µm); especie en la que también se observaron vasos fibriformes. Los elementos de vaso registraron longitudes de 104.9 µm en *K. humboldtiana* a 407.8 µm en *F. formosa*. Todas las especies tuvieron punteaduras intervasculares alternas y areoladas (Figs. 3H, 4E), así como placas de per-

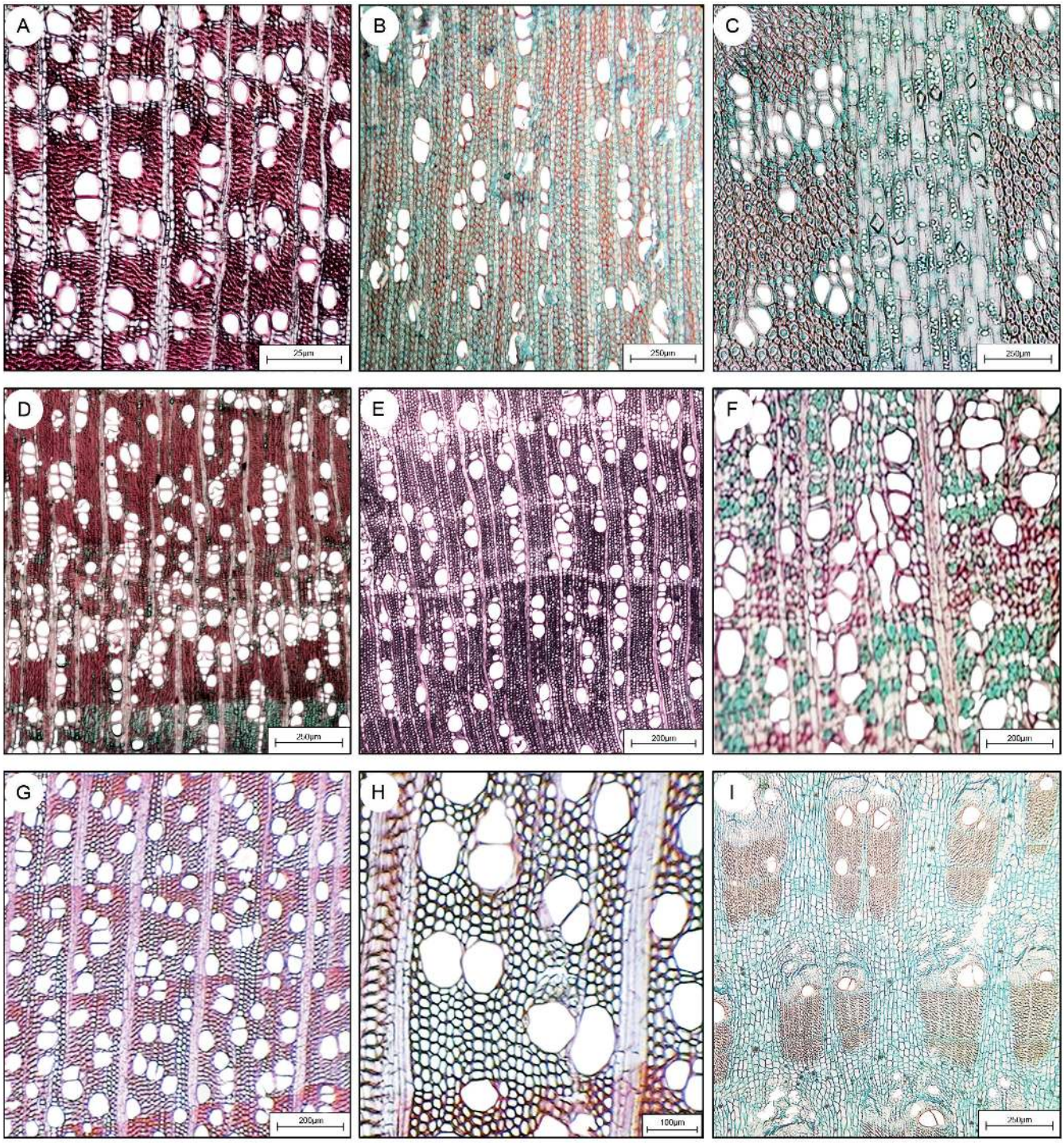


Figura 2: Secciones transversales de las maderas de las especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México. A. *Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob.; B. *Lycianthes* sp.; C. *Berberis moranensis* Schult. & Schult. f.; D. *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc.; E. *Cascabela ovata* (Cav.) Lippold; F. *Fouquieria formosa* Kunth; G. *Bursera morelense* Ramírez; H. *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl.; I. *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. Escalas: A=25 µm; B-D, G, I=250 µm; E-F=200 µm, H=100 µm. Flechas=límite del anillo.

foración simple (Fig. 4H). Las punteaduras intervasculares presentaron diámetros de 2.64 µm en *C. uniflora* a 9.06 µm en *B. fagaroides*; también hubo punteaduras coalescentes en *B. moranensis* (Fig. 4E).

Fibras

Critoniopsis uniflora, *Cascabela ovata*, *B. moranensis*, *I. murucoides*, *K. humboldtiana* y *Lycianthes* sp. presentaron fibras libriformes no septadas con punteaduras simples

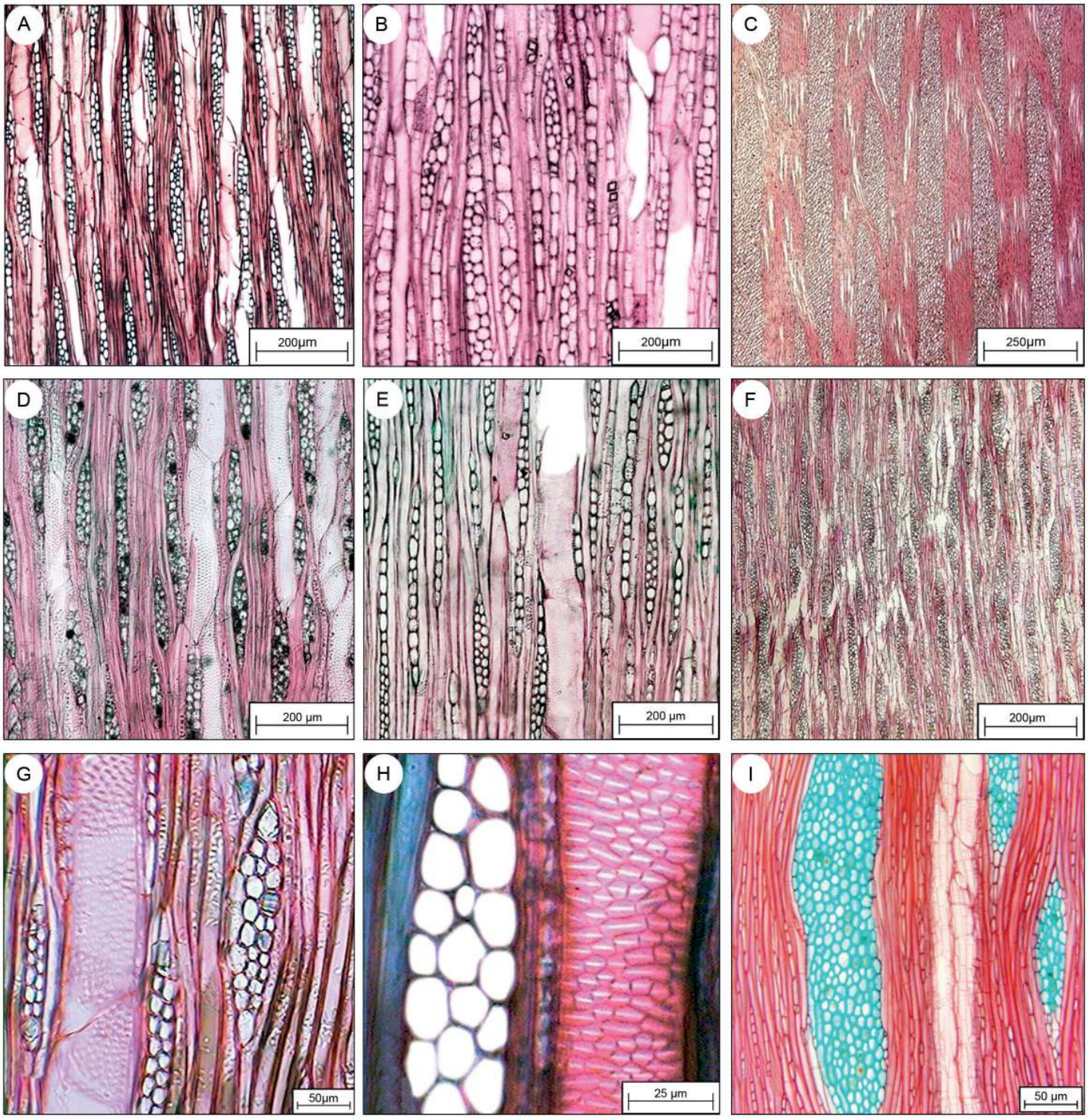


Figura 3: Secciones longitudinales-tangenciales de las especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México. A. *Criptoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob.; B. *Lycianthes* sp.; C. *Berberis moranensis* Schult. & Schult. f.; D. *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc.; E. *Cascabela ovata* (Cav.) Lippold, F. *Fouquieria formosa* Kunth; G. *Bursera morelense* Ramírez; H. *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl.; I. *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult. Escalas: A-B, D-F=200 µm, C=250 µm, G, I=50 µm, H=25 µm.

(Fig. 3A, E, I), mientras que tres de ellas se observaron con septos (Fig. 3F, G). Las fibras más largas se observaron en *I. murucoides* (767 µm), mientras que *C. ovata* tuvo las más cortas (331.65 µm); el diámetro total de las fibras fue de 6.18 µm en *B. moranensis* hasta 18.65 µm en *B. morelense*. El grosor de la pared, oscilo entre 2.01 µm en *C. ovata* y

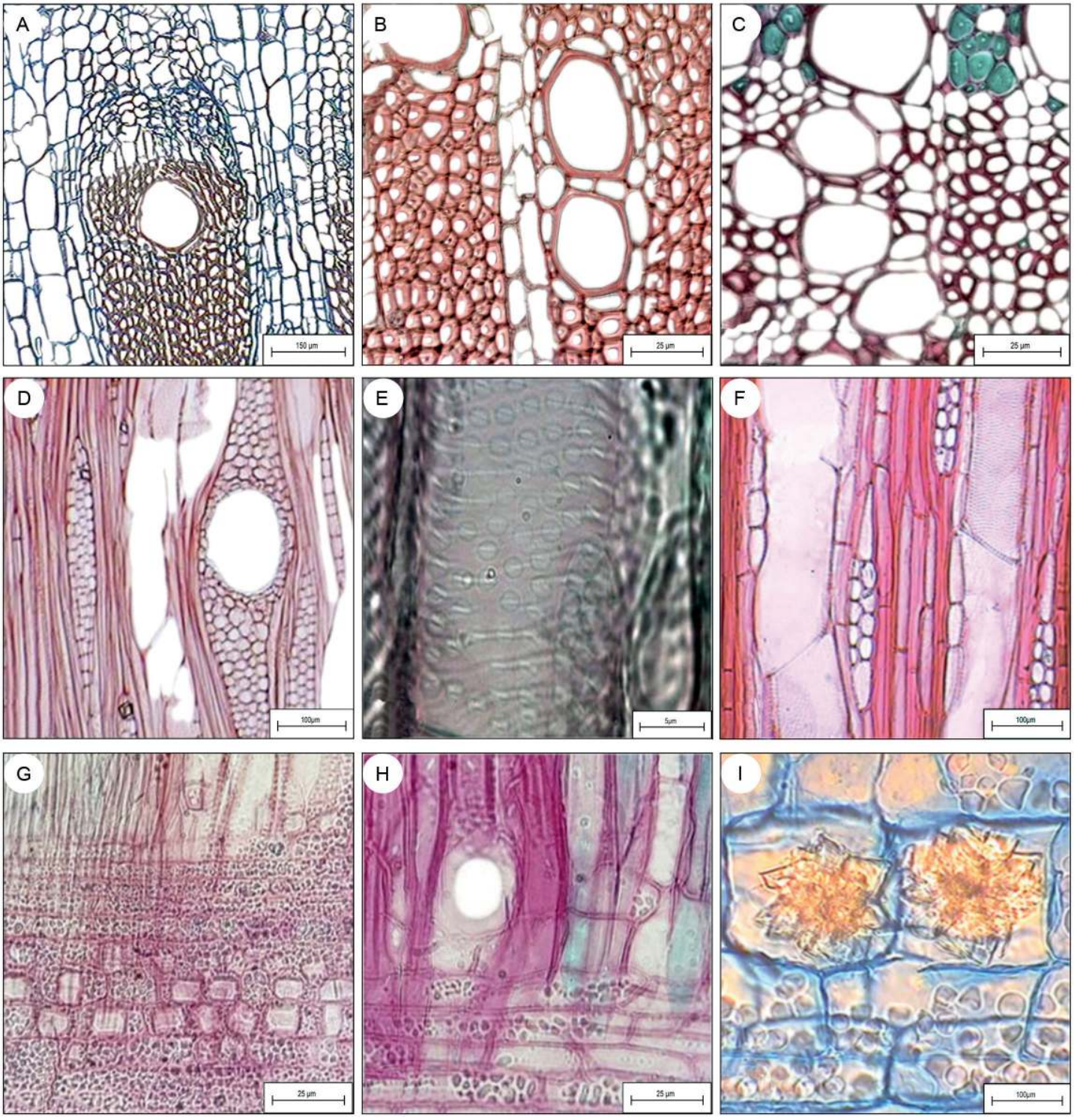


Figura 4: Detalles de diferentes secciones anatómicas de la madera de las especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México. A. Floema conductor y no conductor y tejido conjuntivo (Tr), *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult., B. Parénquima vasicéntrico (Tr), *Criptoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob., C. Parénquima apotraqueal difuso (Tr), *Fouquieria formosa* Kunth; D. Canal radial con células epiteliales (Ta), *Bursera morelense* Ramírez; E. Punteaduras areoladas, coalescentes (Ta), *Berberis moranensis* Schult. & Schult. f., F. Serie parenquimatosa de tres células (Ta), *Critoniposis uniflora*; G. Cristales prismáticos en células procumbentes (Ra), *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc., H. Placa de perforación simple (Ra), *Karwinskia humboldtiana*; I. Drusas en el tejido conjuntivo (Tr), *Ipomoea murucoides.* Escalas: A, D, F, I = 100 µm, B, C, G, H=25 µm, E=5 µm. Secciones en las que se encuentra la figura: Tr=transversal, Ta=tangencial, Ra=radial.

4.55 µm en *I. murucoides*. Las paredes de las fibras fueron clasificadas como delgadas a gruesas (Fig. 2H). Solo en *B. fagaroides* se observaron granos de almidón en las fibras.

Parénquima

Se identificó la presencia de parénquima axial apotraqueal difuso en *Berberis moranensis*, *Bursera morelense*, *C. uniflora* y *F. formosa* (p. ej., Fig. 4C). Respecto al parénquima axial paratraqueal, fue escaso en *C. ovata*, *B. moranensis*, *B. morelense*, *B. fagaroides* y *K. humboldtiana,* y vasicéntrico en *C. uniflora*, *F. formosa*, *I. murucoides* y *Lycianthes* sp. (Fig. 4B, C). En general, las series parenquimatosas incluyeron de dos a cuatro células (p. ej., Fig. 4F), excepto en *Lycianthes* sp., que presentó hasta diez células parenquimatosas.

Radios

Berberis moranensis presentó radios homocelulares Tipo I-B, para el resto de las especies se reportan radios heterocelulares Tipo II-B. La densidad fue desde 2 radios/mm en *B. moranensis* hasta 14 radios/mm en *Lycianthes* sp. Los radios presentaron alturas de 116.28 µm en *C. ovata* a >1000 µm en *B. moranensis* (Fig. 3C). *Berberis moranensis* también tuvo los radios más anchos (250 µm), mientras que los más delgados fueron los de *C. ovata* (14.99 µm). Se identificó la presencia de cristales prismáticos en el parénquima radial de *C. uniflora*, *I. murucoides*, *B. moranensis*, *Lycianthes* sp. (Fig. 3B), *B. morelense* (Figs. 3G, 4D) y *K. humboldtiana* (Fig. 4G), también se observaron drusas en *I. murucoides* (Fig. 4I) y contenidos obscuros en *K.* humboldtiana (Fig. 3D), así como canales radiales en las especies de *Bursera* (Fig. 4D).

Variante cambial

Ipomoea murucoides presentó cambia sucesivos (Figs. 2I, 4A) que forman haces concéntricos rodeados por una matriz de tejido conjuntivo no lignificado, cuyas células de parénquima contienen abundantes drusas (Fig. 4I). En el floema se distinguieron dos tipos: conductor y no conductor (Fig. 4A).

Análisis estadístico

El modelo lineal generalizado indicó que no existen diferencias intraespecíficas significativas, pero, sí interespecíficas;

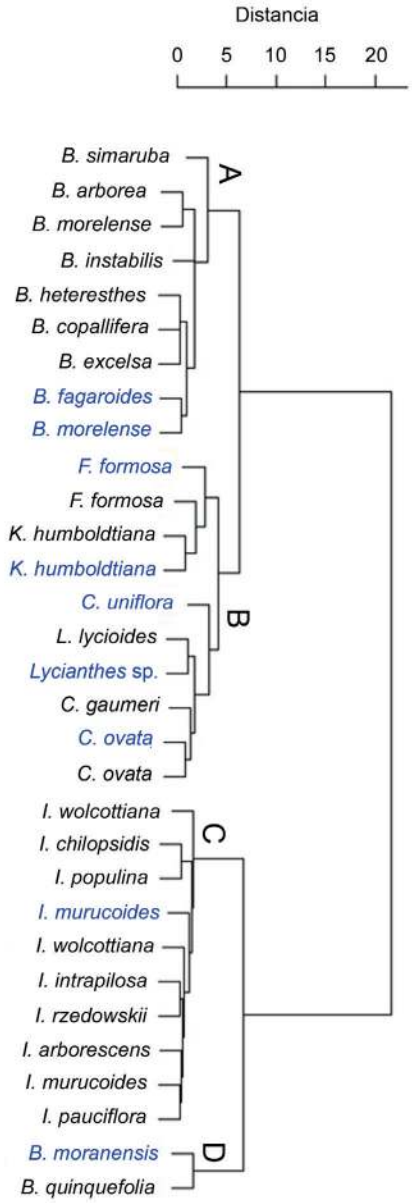


Figura 5: Dendrograma generado a partir de la matriz de distancias de las nueve especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México (señaladas en azul) y de especies hermanas descritas en otros estudios. Recuperando cuatro grupos: A. especies del género *Bursera* Jacq. ex L., B. especies de los géneros *Fouquieria* Kunth, *Karwinskia* Zucc., *Lycianthes* (Dunal) Hassl., *Cascabela* Raf. y *Critoniopsis* Sch.Bip., C: *Ipomoea* L. arborescentes, D: *Berberis* L.

para todas las variables cuantitativas de las maderas ($P<0.05$), por lo que estas fueron incluidas en el análisis discriminante. *Bursera morelense* y *B. fagaroides* solamente presentan diferencias en los diámetros de los vasos ($P=6.85e^{-08}$), punteaduras intervasculares ($P<2e^{-16}$) y fibras ($P=7.82e^{-09}$), así como en la longitud de los elementos de vaso ($P<2e^{-16}$).

Cuadro 3: Coeficientes de las tres primeras funciones discriminantes lineales para las variables anatómicas cuantitativas de las nueve especies estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México. Se indica el porcentaje de la traza explicado por cada función entre paréntesis.

Variable	LD1 (55.18%)	LD2 (24.05%)	LD3 (9.41%)
Diámetro de los vasos de la madera temprana	-0.0054	-0.009	0.0128
Pared de vasos	**0.1828**	**-0.289**	0.0937
Diámetro de punteaduras	**-0.70004**	**-0.3756**	**-0.6415**
Diámetro de fibras	-0.0818	-0.0667	**0.0941**
Pared de fibras	**0.1853**	**-0.1849**	-0.0669
Altura de radios	-0.0006	0.0004	0.0012
Ancho de radios	-0.0119	0.0206	**0.013**
Largo de fibras	-0.0001	-0.0003	0.0001
Largo de elementos de vaso	-0.0053	0.0023	0.0054

Cuadro 4: Matriz de confusión resultante del análisis discriminante lineal (LDA). En la diagonal de la matriz se presenta la proporción de correctas clasificaciones. Todas las proporciones están expresadas en forma de porcentajes. 1=*Bursera fagaroides* (Kunth) Engl., 2=*Berberis moranensis* Schult. & Schult. f., 3=*Bursera morelense* Ramírez, 4=*Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob., 5=*Fouquieria formosa* Kunth, 6=*Ipomoea murucoides* Roem. & Schult., 7=*Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc., 8=*Lycianthes* sp., 9=*Cascabela ovata* (Cav.) Lippold.

	Especie predicha								
Especie observada	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	**90.66**	0	2.66	0	5.33	0	0	0	1.33
2	0	**92**	0	0	0	0	2.66	5.33	0
3	4.54	0	**95.45**	0	0	0	0	0	0
4	0	1.33	0	**84**	0	0	1.33	12	1.33
5	10	0	2	0	**72**	2	0	12	2
6	0	0	0	0	0	**96**	1.33	2.66	0
7	0	0	0	4	0	0	**92**	4	0
8	0	0	1.33	4	0	0	12	**76**	6.66
9	0	0	0	0	0	0	5.88	9.8	**84.31**

Mediante el análisis discriminante lineal, se identificó que las tres primeras funciones explican 88.64% de la traza de la matriz de datos (Cuadro 3). La primera función explicó 55.18% y asignó mayor peso al diámetro de las punteaduras intervasculares. La segunda mostró 24.05% e indicó que las paredes de vasos y fibras tienen los mayores coeficientes. Para la tercera, el ancho de radios y diámetro de las fibras son las variables más importantes, y acumulan 9.41% de la traza (λ-Wilks=0.03). La matriz de confusión (Cuadro 4) indicó que la precisión de la clasificación resultante del análisis LDA fue de 86.93%. Las observaciones de *I. murucoides* presentaron el mayor porcentaje de clasificaciones correctas con 96%, mientras que la especie con más confusión fue *F. formosa*, con 72% de sus observaciones clasificadas correctamente.

El análisis de conglomerados, donde también se incluyen los taxones descritos en publicaciones anteriores devolvió la formación de cuatro grupos (Fig. 5). El primero (A), formado por las especies analizadas de *Bursera* Jacq. ex L. El grupo B con *Fouquieria* Kunth, *Karwinskia* Zucc., *Lycianthes* (Dunal) Hassl., *Cascabela* Raf. y *C. uniflora*; el C incluyó a todos los miembros de *Ipomoea* L. y en el grupo D, a los de *Berberis* L.

Discusión

Características anatómicas como marcas de crecimiento, agrupamiento de los vasos, placas de perforación simple y elementos de vaso cortos, son típicas de especies que se distribuyen en sitios con estacionalidad marcada (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989; Beeckman, 2016). Ya que son una estrategia de las plantas para disminuir eventos de cavitación, haciendo menos eficiente, pero más segura la conducción de agua y otros compuestos (Carlquist, 2012).

Los caracteres de la madera de las especies analizadas permitieron como en otros trabajos formar agrupaciones basadas en similitud, a través de técnicas estadísticas multivariadas (Baas et al., 1983; Terrazas y Wendt, 1995; Ruiz-Valencia et al., 2021). En el dendrograma obtenido (Fig. 5), se observa que los géneros *Bursera*, *Berberis*, *Lycianthes*, *Karwinskia* e *Ipomoea* se agruparon con base en las distancias globales, producto de los caracteres anatómicos reportados en el Apéndice. Para grupos que cuentan con pocas descripciones como *Lycianthes* y *Cascabela*, futuros estudios de la anatomía de especies hermanas permitirán determinar si estos géneros presentan homogeneidad anatómica como en *Bursera* (Pace et al., 2022).

En México existen descripciones anatómicas de ocho especies de *Bursera* (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989;

Barajas-Morales et al., 1997; Abundiz-Bonilla et al., 2004; Durán-Guerra et al., 2014). Las cuales indican que es un género anatómicamente homogéneo, ya que los estudios corresponden a taxones presentes en distintos tipos de vegetación, en los que caracteres como vasos solitarios, punteaduras alternas y areoladas, placas de perforación simple, porosidad difusa y radios heterocelulares tipo II-B son constantes en todos los hábitats. También se sabe que la presencia de canales de resina radiales son un carácter típico de la madera de *Bursera* (Durán-Guerra et al., 2014; Pace et al., 2022). La homogeneidad anatómica de las maderas de este género se vio reflejada en el dendrograma resultante del análisis de conglomerados. A pesar de que *B. simaruba* Sarg. se incluyó en el conglomerado A (Fig. 5), es la especie con menor similitud en este. Esta distancia puede deberse a diferencias ambientales entre los sitios de recolecta, ya que los especímenes analizados se colectaron en un bosque tropical perennifolio (Barajas-Morales et al., 1997), ecosistema en el que las condiciones abióticas son distintas a las del matorral xerófilo o la selva baja caducifolia, asociación vegetal en la que se distribuye la mayor parte de las especies de *Bursera* estudiadas a la fecha (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989; Barajas-Morales et al., 1997; Abundiz-Bonilla et al., 2004; Durán-Guerra et al., 2014).

Se sabe que el diámetro de los vasos de *Bursera* se encuentra entre 90-168 µm. Sin embargo, tanto *B. morelense* como *B. fagaroides*, aquí descritas, presentaron vasos con diámetros menores a los reportados previamente (Cuadro 2). La longitud de las fibras en *Bursera* estudiadas en México es ≥700 µm (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989; Barajas-Morales et al., 1997; Abundiz-Bonilla et al., 2004; Durán-Guerra et al., 2014), mientras que las longitudes aquí reportadas fueron de 608 µm (*B. morelense*) y 661 µm (*B. fagaroides*), respectivamente. Sin embargo, no son las más cortas reportadas para el género, ya que en *B. simaruba* miden 114 µm (Barajas-Morales et al., 1997). En el presente trabajo se obtuvo el primer registro de altura de los radios, siendo de 458.87 µm en *B. morelense* y 384.4 en *B. fagaroides* (Apéndice). Así como la presencia de cristales prismáticos en los radios y granos de almidón en las fibras de *B. fagaroides*. Diversos autores han señalado la importancia de los cristales prismáticos para discriminar entre especies (Cuéllar-Cruz et al., 2020; Ruiz-Valencia et al., 2021), por lo que se deben analizar más especímenes de *B. fagaroides* y otras especies del género para verificar si los cristales son un carácter relevante en la sistemática de *Bursera*.

Carlquist (1995) describió la madera de 21 especies de *Berberis*, señalando que el género se caracteriza por presentar porosidad semianular y vasos agrupados; caracteres también observados en el presente trabajo, específicamente en *B. moranensis*. Además, Carlquist (1995) indicó que las fibras de *Berberis* son aproximadamente el doble de largo que los elementos de vaso. Sin embargo, en los resultados de este trabajo encontramos una relación 3:1, en estos tipos celulares. Se sabe que la relación entre la longitud de vasos y fibras depende del tamaño de las células iniciales fusiformes (Honjo et al., 2005), las cuales están correlacionados con la edad de la planta y factores ambientales (Ohshima et al., 2011); posiblemente estas sean las razones de las diferencias reportadas. Carlquist (1995) también señaló que resulta complicado medir la altura de los radios de *Berberis*, ya que al alcanzar más de 3000 µm, la mayoría no son observables en el microscopio óptico; esto coincide con la descripción hecha aquí para *B. moranensis* con radios de más de 1000 µm de alto. Al respecto, Nowicke y Skvarla (1981) atribuyen las dimensiones de los radios de *Berberis* a la ancestría herbácea de Berberidaceae; origen que ha sido corroborado en estudios filogenéticos (Kim et al., 2004), validando así la explicación referente la altura de los radios en este género.

En México, *Berberis* incluye ca. 40 especies (Zamudio, 2009) y únicamente se había estudiado la madera de dos de ellas: *B. quinquefolia* (Standl.) Marroq. & Laferr., procedente de un matorral xerófilo (Abundiz-Bonilla et al., 2004), y *B. chochoco* Schltdl., de una selva baja caducifolia (Rodríguez et al., 2016). Con los datos disponibles, se aprecia que estas especies comparten con *B. moranensis* el mismo tipo de punteaduras intervasculares y placas de perforación simple. Con respecto a los caracteres cuantitativos, solo se tiene reporte de *B. quinquefolia*, la cual presenta valores superiores a los de *B. moranensis* en cuanto a densidad, diámetro y longitud de los elementos de vaso (Abundiz-Bonilla et al., 2004; Apéndice). Los caracteres cuantitativos contribuyeron al agrupamiento de los taxones de *Berberis* (Fig. 5); aunque se requiere estudiar un mayor número de especies del género para atribuir este agrupamiento a una posible homogeneidad anatómica.

En *Ipomoea murucoides* se encontraron vasos fibriformes, solitarios, punteaduras alternas, parénquima vasicéntrico, radios heterocelulares Tipo II-B y drusas, corroborando así lo publicado por Carlquist y Hanson (1991), quienes señalan que dichos caracteres definen en parte a la familia Convolvulaceae. Esos mismos autores presentaron la descripción de *I. murucoides*, con valores menores a los reportados aquí, con excepción del diámetro de los vasos y la altura de los radios (Apéndice). Las características de los cambia sucesivos, observados en *I. murucoides* ya han sido reportados previamente (Carlquist y Hanson, 1991; Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2010), también para otros miembros del género (Terrazas et al., 2011). Este carácter se puede explicar por el hábito trepador del grupo, debido a que el tejido conjuntivo protege al vascular del daño producido por la torsión de las lianas, además de ser una fuente de almacenamiento de agua (Schenck, 1893). La presencia de vasos fibriformes, indica eficiencia y seguridad en la conducción, ya que estos tipos celulares resisten los embolismos como las traqueidas y al contar con placas de perforación, son más eficientes para conducir agua sin que se produzca una ruptura en la columna de agua (Carlquist, 2012).

En México se reconocen 11 especies arborescentes de *Ipomoea* (Carranza et al., 1998), de las cuales existen descripciones anatómicas para ocho (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989; Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2010). Las dimensiones de elementos de vaso y fibras muestran variaciones con base en las comparaciones con trabajos previos (Apéndice); las cuales pueden estar relacionadas con el tamaño de las plantas y las condiciones ambientales contrastantes de los sitios en los que se han recolectado, como se ha demostrado en otros estudios (Carlquist, 1988; Olson y Rosell, 2012; Beeckman, 2016). A pesar de las diferencias significativas observadas por Ceja-Romero y Pérez-Olvera (2010), en los caracteres cuantitativos entre especies de *Ipomoea*, el análisis de similitud indica que los miembros de este género analizados hasta el momento forman un grupo (Fig. 5) con alta similitud entre ellos. Con base en lo anterior, se puede considerar que como ocurre en *Bursera*, las ipomoeas arborescentes mexicanas presentan homogeneidad anatómica.

Con base en las descripciones anatómicas de *Cascabela ovata* (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989) y *C. gaumeri* (Hemsl.) Lippold (Rebollar-Domínguez et al., 1993), existe similitud entre ellas y *C. ovata* de la Sierra del Tentzo. Los caracteres compartidos son ocho: porosidad semianular, vasos agrupados en múltiples radiales, elementos de vaso con placas de perforación simple, punteaduras areoladas, fibras libriformes, parénquima paratraqueal escaso, apotraqueal difuso y en bandas marginales, así como radios heterocelulares tipo II-B. De acuerdo con Barajas-Morales y León-Gómez (1989), *C. ovata* presenta gomorresinas en vasos y radios, además de gomas y cristales en el parénquima axial. En el presente estudio no se observaron dichos contenidos, debido quizá a las diferencias ambientales entre los sitios de colecta (Carlquist, 2012).

Con respecto a los caracteres cuantitativos, los contrastes son notables en las dimensiones de los vasos; *C. ovata* tiene valores menores a los reportados anteriormente, por Barajas-Morales y León-Gómez (1989) (Cuadro 2). Las diferencias cuantitativas en una misma especie pueden deberse a relaciones alométricas entre el tamaño de la planta y el de los vasos (Carlquist, 2012); para el caso del ejemplar estudiado por Barajas-Morales y León-Gómez (1989), midió entre 6 y 9 m, mientras que el ejemplar de *C. ovata* aquí analizado no excede de 4 m.

La anatomía de la madera de *Fouquieria* se caracteriza por presentar placas de perforación simple, fibrotraqueidas, parénquima apotraqueal difuso y radios heterocelulares (Carlquist, 2001a), coincidiendo con lo encontrado aquí para *F. formosa*. En este estudio, los vasos tuvieron un diámetro de 56.6 µm, similar al intervalo registrado en el género (25-71 µm); lo mismo ocurrió con el espesor de la pared y la longitud de los elementos de vaso. Sin embargo, las fibras y los radios son menores a lo reportado por Carlquist (2001a), quien registró valores variables para estos dos caracteres; mediante análisis correlativos se podría elucidar la causa de dicha variación entre especies (Ruiz-Valencia et al., 2021). Con respecto a *F. formosa* proveniente de un matorral xerófilo, Abundiz-Bonilla et al. (2004) describieron su madera con mayores dimensiones en los elementos de vaso, fibras y radios que las aquí registradas (Apéndice). Estas diferencias se reflejaron en el dendrograma, ya que a

pesar de que ambas están en el grupo B, el espécimen de *F. formosa* descrito por Abundiz-Bonilla et al. (2004) tuvo mayor similitud con *K. humboldtiana*. Este ordenamiento puede reflejar la respuesta de las maderas a condiciones ambientales contrastantes entre los sitios de colecta, como se ha mencionado para otras especies (Beeckman, 2016). En este caso, el matorral xerófilo de Tehuacán (sitio de colecta de Abundiz-Bonilla et al. (2004)) capta aproximadamente 478 mm de agua al año, mientras que en la Sierra del Tentzo la precipitación no excede 200 mm al año (Morón et al., 2000).

La anatomía de la madera de *Karwinskia humboldtiana* de Tehuacán (Abundiz-Bonilla et al., 2004) muestra que los caracteres cualitativos coinciden con los registrados en este estudio para la misma especie y permiten que los especímenes se agrupen (Fig. 5). Sin embargo, las variables cuantitativas muestran diferencias importantes. En Tehuacán se reportan valores mayores a los encontrados aquí para vasos, fibras y radios (Apéndice); como ya se mencionó, puede deberse a las diferencias ambientales entre ambos sitios (Carlquist, 2012; Beeckman, 2016).

Los caracteres registrados en este estudio para *Lycianthes* sp. coinciden con las descripciones hechas para maderas de la familia Solanaceae, que se caracterizan por presentar placas de perforación simple, vasos ligeramente angulosos, punteaduras vaso-radio similares a las intervasculares, radios heterocelulares tipo II-B, así como cristales prismáticos en parénquima, fibras y radios (Carlquist, 1992a). La descripción de *Lycianthes* sp. es la primera que se realiza para el género en nuestro país. De Perú se conocen las características de *L. lycioides* Hassl. (Carlquist, 1992a), que presenta una densidad de vasos considerablemente mayor (433 vasos/mm^2) a lo registrado para *Lycianthes* sp. (9 vasos/mm^2). Sin embargo, *Lycianthes* sp. muestra mayor diámetro en el lumen de los vasos (57.5 µm) (Apéndice). Estos taxones se agruparon mediante el análisis de conglomerados, las diferencias encontradas entre *Lycianthes* sp. y *L. lycioides* podrían ser explicadas en futuros estudios, que permitan analizar el efecto de su distribución geográfica y las relaciones filogenéticas. Además, se requiere ampliar las descripciones anatómicas del género para poder elucidar si taxones con distribución en México son homogéneos o presentan variación como respuesta a factores ambientales.

Los caracteres anatómicos de *Critoniopsis uniflora* coinciden con lo que señala Carlquist (1964, 1992b) para la tribu Vernonieae, en cuanto a la presencia de placas de perforación simple y punteaduras alternas con areolas circulares, parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico, así como radios heterocelulares tipo II-B. Sin embargo, los elementos de vaso de *C. uniflora*, no exceden de 150 µm de longitud y 60 µm de diámetro, contrastando con los datos de Carlquist (1964) que, para Vernonieae registró vasos con diámetro >70 µm y longitud de elementos de vaso que superan los 160 µm. *Critoniopsis uniflora* se agrupó con *Lycianthes* y *Cascabela*; al ser la primera descripción de la especie, se requieren trabajos posteriores que permitan identificar si *C. uniflora* se agrupa con otros especímenes que ocurren en ambientes similares o con sus especies hermanas.

Se sabe que conforme se incrementa la sequía, el diámetro de los vasos disminuye, el número de vasos por mm^2 aumenta y las longitudes de los elementos de vaso y fibras se acortan (Carlquist, 1995, 2001b, 2012); todo con el fin de minimizar los eventos de embolismo. Esto puede explicar las diferencias encontradas entre las descripciones hechas para las mismas especies, pero colectadas en diferentes sitios; o deberse a relaciones alométricas, las cuales han sido discutidas en trabajos previos (Olson y Rosell, 2012) y deben ser corroboradas mediante modelos lineales en los que se incluyan más especies de los taxones estudiados en este trabajo. Por otro lado, las similitudes anatómicas observadas en las especies con sus respectivos congéneres tienen implicaciones taxonómicas (Carlquist, 2012; Beeckman, 2016; Ruiz-Valencia et al., 2021).

Mediante el análisis LDA se identificó que el diámetro de los vasos, punteaduras intervasculares y fibras, así como la pared de los vasos y el ancho de las fibras, permiten diferenciar especies. Con base en estos caracteres cuantitativos, además de algunos rasgos cualitativos de las maderas, se elaboró una clave dicotómica para identificarlas, la cual se presenta a continuación:

Clave de identificación de las maderas estudiadas en la Sierra del Tentzo, Puebla, México

1a. Parénquima paratraqueal escaso, pared de las fibras <4 µm 2

1b. Parénquima paratraqueal vasicéntrico, pared de las fibras ≥4 µm 6

2a. Marcas de crecimiento delimitadas por 2-5 bandas de parénquima axial, vasos en hileras radiales, altura de los radios ≤200 µm, ancho de radios ≤40 µm, diámetro de vasos ≤50 µm 3

2b. Marcas de crecimiento delimitadas por diámetro de vasos y fibras de madera tardía, vasos solitarios o agrupados, altura de los radios >200 µm, ancho de los radios >40 µm, diámetro de vasos >50 µm 4

3a. Pared de los vasos ≤3 µm, diámetro de las punteaduras ≤4 µm, longitud de las fibras ≤350 µm, longitud de los elementos de vaso ≥200 µm, sin cristales ni contenidos oscuros ..... *Cascabela ovata* (Cav.) Lippold

3b. Pared de los vasos >3 µm, diámetro de las punteaduras >4 µm, longitud de las fibras >350 µm, longitud de los elementos de vaso <200 µm, presencia de cristales y contenidos oscuros .... *Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc.

4a. Radios tipo II-B, pared de los vasos ≤3 µm, diámetro de las punteaduras ≥4 µm, longitud de las fibras >500 µm, diámetro de las fibras ≥10 µm 5

4b. Radios tipo I-B, pared de los vasos >3 µm, diámetro de las punteaduras <4 µm, longitud de las fibras <500 µm, diámetro de las fibras <10 µm .... *Berberis moranensis* Schult. & Schult. f.

5a. Ancho de radios ≥50 µm, diámetro de vasos ≥80 µm, pared de fibras ≥2.5 µm a ≤3 µm, diámetro de las punteaduras ≥4 µm a ≤8 µm, diámetro de las fibras ≥15 µm, ausencias de canales radiales .... *Bursera morelense* Ramírez

5b. Ancho de radios <50 µm, diámetro de vasos ≥50 µm a <80 µm, pared de fibras <2.5, diámetro de las punteaduras ≥8 µm, diámetro de las fibras <15 µm, presencia de canales radiales ..... *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl.

6a. Altura de los radios ≤500 µm, longitud de las fibras ≤400 µm 7

6b. Altura de los radios >500 µm, longitud de las fibras >400 µm 8

7a. Diámetro de vasos ≥60 µm, pared de vasos ≥5 µm, diámetro de fibras <10 µm, ancho de radios ≤100 µm, diámetro de punteaduras ≤5 µm .... *Critoniopsis uniflora* (Sch. Bip.) H. Rob.

7b. Diámetro de vasos <60 µm, pared de vasos <5 µm, diámetro de fibras ≥10 µm, ancho de radios >100 µm, diámetro de punteaduras >5 µm .... *Fouquieria formosa* Kunth

8a. Diámetro de vasos >100 µm, pared de vasos >5 µm, diámetro de fibras ≤15 µm, ancho de radios >100 µm, diámetro de punteaduras >5 µm .... *Ipomoea murucoides* Roem. & Schult.

8b. Diámetro de vasos ≤100 µm, pared de vasos ≤5 µm, diámetro de fibras >15 µm, ancho de radios ≤100 µm, diámetro de punteaduras ≤5 µm ..... *Lycianthes* sp.

Conclusiones

Las especies analizadas presentan caracteres anatómicos cualitativos que corresponden con descripciones previas de los mismos taxones, o en especies filogenéticamente cercanas. Se determinó que los caracteres cuantitativos analizados difieren a nivel intra e interespecífico, corroborando así la importancia de la anatomía de la madera para diferenciar especies. Por otro lado, algunos de los caracteres anatómicos son típicos de organismos que se distribuyen en sitios con estacionalidad marcada como la selva baja caducifolia. Finalmente, el análisis de conglomerados demostró que el conjunto de caracteres estudiados agrupa a los géneros *Bursera*, *Berberis*, *Karwinskia*, *Cascabela*, *Lycianthes*, *Fouquieria* e *Ipomoea*, con base en caracteres anatómicos. Para corroborar la presencia de homogeneidad anatómica a nivel genérico, se requiere incrementar el número de individuos y sitios de recolecta. También se deberá poner a prueba, mediante análisis correlativos y de correspondencia, una posible interacción entre las condiciones ambientales de la SBC y los caracteres anatómicos de la madera.

Contribución de autores

AAH diseñó el proyecto. JRV realizó trabajo de campo, interpretación de resultados y redacción del manuscrito. AAH, JRV y TT hicieron trabajo de laboratorio y revisión crítica del manuscrito. Todos los autores contribuyeron con la revisión, discusión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este trabajo fue realizado con recursos propios de los autores.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo de campo y laboratorio de Juan Luis Soriano y las facilidades otorgadas al comisariado ejidal de Huehuetlán el Grande, Puebla.

Literatura citada

Abundiz-Bonilla, L. A. M., J. Barajas-Morales y P. Tenorio-Lezama. 2004. Anatomía de maderas de México: Árboles y arbustos del matorral xerófilo de Tehuacán, Puebla. Publicaciones especiales del Instituto de Biología (UNAM) 19: 1-97.

Aguilar-Alcántara, M., S. Aguilar-Rodríguez y T. Terrazas. 2014. Anatomía de la madera de doce especies de un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, México. Madera y Bosques 20(3): 69-86. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2014.203153

Aguilar-Rodríguez, S. y B. J. Castro-Plata. 2006. Anatomía de la madera de doce especies del bosque mesófilo de montaña del Estado de México. Madera y Bosques 12(1): 95-115. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2006.1211252

Aguilar-Rodríguez, S. y J. Barajas-Morales. 2000. Anatomía de la madera de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña: un enfoque ecológico-evolutivo. Boletín de la Sociedad Botánica de México 77: 51-58. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.1712

Baas, P., E. Werker y A. Fahn. 1983. Some ecological trends in vessel characters. Boletín IAWA 4(2-3): 141-159. DOI: https://doi.org/10.1163/22941932-90000407

Barajas-Morales, J. y C. León-Gómez. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. Publicaciones especiales del Instituto de Biología (UNAM) 1: 1-163.

Barajas-Morales, J., G. Ángeles-Álvarez y P. Solís-Sánchez. 1997. Anatomía de maderas de México: especies de una selva alta perennifolia. Publicaciones especiales del Instituto de Biología (UNAM) 16: 1-126.

Beeckman, H. 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. IAWA Journal 37(2): 127-151. DOI: https://doi.org/10.1163/22941932-20160127

Berlyn, G. P. y J. P. Miksche. 1976. Botanical microtechnique and cytochemistry. Iowa State University Press. Iowa, USA. 326 pp.

Calderón de Rzedowski, G. y J. Rzedowski. 2005. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, México. 1406 pp.

Carlquist, S. 1964. Wood anatomy of Vernonieae (Compositae). Aliso 5(4): 451-467. DOI: https://doi.org/10.5642/aliso.19640504.05

Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer. New York, USA. 436 pp.

Carlquist, S. 1992a. Wood anatomy of Solanaceae: a survey. Allertonia 6(4): 279-326. DOI: https://doi.org/10.2307/23186092

Carlquist, S. 1992b. Wood anatomy of sympetalous dicotyledon families: A summary, with comments on systematic relationships and evolution of the woody habit. Annals of the Missouri Botanical Garden 79(2): 303-332. DOI: https://doi.org/10.2307/2399771

Carlquist, S. 1995. Wood anatomy of Berberidaceae: Ecological and phylogenetic considerations. Aliso 14(2): 85-103. DOI: https://doi.org/10.5642/aliso.19951402.03

Carlquist, S. 2001a. Wood anatomy of Fouquieriaceae in relation to habit, ecology, and systematics; nature of meristems in wood and bark. Aliso 19(2): 137-163. DOI: https://doi.org/10.5642/aliso.20001902.03

Carlquist, S. 2001b. Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer. Berlin, Alemania. 448 pp. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-662-04578-7

Carlquist, S. 2012. How wood evolves: A new synthesis. Botany 90(10): 901-940. DOI: https://doi.org/10.1139/B2012-048

Carlquist, S. y M. A. Hanson. 1991. Wood and stem anatomy of Convolvulaceae. Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany 13(1): 51-94. DOI: https://doi.org/10.5642/aliso.19911301.03

Carranza, E., S. Zamudio y G. Murguía-Sánchez. 1998. Una especie nueva de *Ipomoea* (Convolvulaceae), de los estados de Guanajuato, Hidalgo y Querétaro, México. Acta Botanica Mexicana 45: 31-42. DOI: https://doi.org/10.21829/abm45.1998.809

Ceja-Romero, J. y C. P. Pérez-Olvera. 2010. Anatomía de la madera de las especies arbóreas de *Ipomoea* (Convolvulaceae). Madera y Bosques 16(3): 61-73. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2010.1631167

Crisci, J. V. y M. F. López-Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la

Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C., EUA. 132 pp.

Cuéllar-Cruz, M., K. S. Pérez, M. E. Mendoza y A. Moreno. 2020. Biocrystals in plants: A short review on biomineralization processes and the role of phototropins into the uptake of calcium. Crystals 10(7): 591. DOI: https://doi.org/10.3390/cryst10070591

Durán-Guerra, O., A. Quintanar-Isaías, J. Villanueva Díaz, A. T. Jaramillo-Pérez y J. Cerano-Paredes. 2014. Características anatómicas de la madera de *Bursera lancifolia* (Schltdl.) Engl. con potencial dendrocronológico. Revista Mexicana de Ciencias Forestales 5(26): 76-89. DOI: https://doi.org/10.29298/rmcf.v5i26.291

Ezcurra, E. y R. Medina-Lemos. 1997. Fouquieriaceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 18: 1-13.

González, F. 2003. Las comunidades vegetales de México. Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT). Cd. Mx., México. 82 pp.

Handal-Silva, A., B. Cantú-Montemayor, O. A. Villarreal, P. A. López, L. López-Reyes, A. Cruz-Angón y F. Camacho-Rico. 2011. La biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Gobierno del Estado de Puebla-Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla, México. 440 pp.

Honjo, K., I. Furukawa y M. H. Sahri. 2005. Radial variation of fiber length increment in *Acacia mangium*. IAWA Journal 26(3): 339-352.

IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bulletin new series 10(3): 219-332.

Johansen, J. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company. Nueva York, USA. 523 pp.

Kim, Y. D., S. H. Kim, C. H. Kim y R. K. Jansen. 2004. Phylogeny of Berberidaceae based on sequences of the chloroplast gene *ndhF*. Biochemical Systematics and Ecology 32(3): 291-301. DOI: https://doi.org/10.1016/j.bse.2003.08.002

Kribs, D. A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays in dicotyledons. Botanical Gazette 96(3): 547-557. DOI: https://doi.org/10.1086/334500

Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. Ecology 31(4): 507-518. DOI: https://doi.org/10.2307/1931569

Medina-Lemos, R. 2008. Burseraceae. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán 66: 1-76.

Méndez-Toribio, M., J. Martínez-Cruz, J. Cortés-Flores, F. Rendón-Sandoval y G. Ibarra-Manríquez. 2014. Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaro, Depresión del Balsas, Michoacán, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85(4): 1117-1128. DOI: https://doi.org/10.7550/rmb.43457

Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.1084

Morón, M. A., A. Aragón, A. M. Tapia-Rojas y R. Rojas-García. 2000. Coleoptera Lamellicornia de la Sierra del Tentzo, Puebla, México. Acta Zoológica Mexicana 79: 77-102. DOI: https://doi.org/10.21829/azm.2000.79791911

Nowicke, J. y J. Skvarla. 1981. Pollen morphology and phylogenetic relationships of the Berberidaceae. Smithsonian Contributions to Botany 50: 1-83.

Ohshima, J., S. Yokota, N. Yoshizawa y T. Ona. 2011. Feasibility study of quality plantation pulpwood breeding on fibre length, vessel element length and their ratio sought by within-tree variations in *Eucalyptus* trees. Forestry Studies 54(1): 37-47. DOI: https://doi.org/10.2478/v10132-011-0094-6

Olson, M. E. y J. A. Rosell. 2012. Vessel diameter-stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. New Phytologist 197(4): 1204-1213. DOI: https://doi.org/10.1111/nph.12097

Pace, M. R., C. S. Gerolamo, J. G. Onyenedum, T. Terrazas, M. P. Victorio, I. L. Cunha Neto y V. Angyalossy. 2022. The wood anatomy of Sapindales: diversity and evolution of wood characters. Brazilian Journal of Botany 45: 283-340. DOI: https://doi.org/10.1007/s40415-021-00764-2

Palacio, F., M. Apodaca y J. Crisci. 2020. Análisis multivariado para datos biológicos: Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Buenos Aires, Argentina. 268 pp.

Pérez-Olvera, C. P. y A. Quintanar-Isaías. 1994. Características anatómicas de la madera de cinco especies del Estado de Jalisco, México. Acta Botanica Mexicana 27: 75-87. DOI: https://doi.org/10.21829/abm27.1994.711

Pérez-Pérez, M., R. Andrés-Hernández, D. Martínez-Moreno, S. Rivas-Aracibia y J. Reyes-Matamoros. 2018. Plantas útiles

de la Sierra del Tentzo del estado de Puebla, México. Revista Latinoamericana el Ambiente y las Ciencias 9(20): 76-96.

Quintanar-Isaías, A., M. Velázquez-Núñez, F. Solares-Arenas, C. P. Pérez-Olvera y A. Torre-Blanco. 2005. Secondary stem anatomy and uses of four drought-deciduous species of a tropical dry forest in México. Revista de Biología Tropical 53(1-2): 29-48.

R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/ (consultado agosto de 2020).

Ramírez-Martínez, M., T. Terrazas, S. Aguilar-Rodríguez y J. G. Martínez-Ávalos. 2017. Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. Madera y Bosques 23(2): 21-41. DOI: https://doi.org/10.21829/myb.2017.2321126

Rebollar-Domínguez, S., C. P. Pérez-Olvera y A. Quintanar-Isaías. 1993. Anatomía de la madera de cinco especies de Quintana Roo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 53: 113-124. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.1418

Rebollar-Domínguez, S., C. P. Pérez-Olvera y A. Quintanar-Isaías. 1997. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana subperennifolia de Quintana Roo, México. Revista de Biología Tropical 45(1): 67-77.

Rodríguez, H. G., R. Maiti y A. Kumari. 2016. Research advances on leaf and wood anatomy of woody species of a Tamaulipan thorn scrub forest and its significance in taxonomy and drought resistance. Forest Research 5(3): 183-191. DOI: https://doi.org/10.4172/2168-9776.1000183

Ruiz-Valencia, J. A., M. Vázquez-Sánchez, M. Burgos-Hernández, J. Gutiérrez y T. Terrazas. 2021. Anatomía de la madera de especies de *Forestiera* (Oleaceae) en México. Acta Botanica Mexicana 128: e1924. DOI: https://doi.org/10.21829/abm128.2021.1924

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F., México. 432 pp.

Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1998. Apocynaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes 70: 1-64. DOI: https://doi.org/10.21829/fb.277.1998.70

Sass, J. E. 1958. Botanical microtechnique. The Iowa State College Press. Iowa, USA. 228 pp.

Schenck, H. 1893. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in brasilien einheimischen Arten. II Teil, Beiträge zur Anatomie der Lianen. In: Schimper, A. F. W. (ed.). Botanische Mittheilungen aus den Tropen. Verlag von Gustav Fisher. Jena, Deutschland. 586 pp.

Seltman, H. 2018. Experimental design and analysis. Carnegie Mellon University. Pittsburgh, USA. 414 pp.

Terrazas, T. y T. Wendt. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae): a numerical approach. Brittonia 47(2): 109-129. DOI: https://doi.org/10.2307/2806951

Terrazas, T., S. Aguilar-Rodríguez y C. Tinoco. 2011. Development of successive cambia, cambial activity, and their relationship to physiological traits in *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) seedlings. American Journal of Botany 98(5): 765-774. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.1000182

Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico. Biological Conservation 94(2): 133-142. DOI: https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3

Zamudio, S. 2009. Berberidaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes 163: 1-32. DOI: https://doi.org/10.21829/fb.83.2009.163

Zelterman, D. 2015. Applied multivariate statistics with R. Springer International Publishing. Cham, Switzerland. 393 pp. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-14093-3

Apéndice: Variables cuantitativas de especies pertenecientes a una misma familia analizadas en este estudio y reportadas en otras publicaciones.

Familia/Autores	Especie	DV (µm)	PV (µm)	LV (µm)	AR (µm)	LR (µm)	DF (µm)	PF (µm)	LF (µm)
Apocynaceae Rebollar-Domínguez et al., 1993	*Cascabela gaumeri* (Hemsl.) Lippold	52	-	522	33	387	22	5 (3-10)	1085
Barajas-Morales y León-Gómez, 1989	*C. ovata* (Cav.) Lippold	61	-	334	-	362	16	3	861
Berberidaceae Rodríguez et al., 2016	*Berberis chococo* Schltdl.	-	-	-	-	-	-	-	-
Abundiz-Bonilla et al., 2004	*B. quinquefolia* (Standl.) Marroq. & Laferr.	42	-	245	-	7058	-	-	477
Burseraceae	*Bursera arborea* L. Riley	91	-	548	-	659	25	3	926
Barajas-Morales y León-Gómez, 1989	*B. excelsa* Engl.	115	-	434	-	386	21	2	747
	B. heteresthes Bullock	100	-	428	-	329	23	2	829
	B. instabilis McVaugh & Rzed.	168	-	154	-	496	25	2	1080
Barajas-Morales et al., 1997	*B. simaruba* Sarg.	149	-	553	-	436	-	1.8	114
Abundiz-Bonilla et al., 2004	*B. copallifera* Bullock	112	-	366	-	433	21	2	778
	B. morelense Ramírez	108	-	473	-	962	19	3	775
Convolvulaceae Barajas-Morales y León-Gómez, 1989	*Ipomoea wolcottiana* Rose	200	-	178	-	2190	18	3	1201
Ceja-Romero y Castro-Plata, 2010	*I. arborescens* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) G. Don	130	5	147	172	1078	25	5	1116
	I. chilopsidis Standl.	127	4	150	156	746	16	5	762
	I. intrapilosa Rose	136	5	163	174	1150	20	5	908
	I. murucoides Roem. & Schult.	130	4	130	156	1111	25	5	957
	I. pauciflora M. Martens & Galeotti	127	4	137	179	1118	23	4	900
	I. populina House	114	4	153	176	896	12	5	688
	I. rzedowskii E. Carranza, Zamudio & Murguía	142	4	158	199	1160	21	5	783
	I. wolcottiana Rose	127	4	150	285	1226	20	5	980
Fouquieriaceae Abundiz-Bonilla et al., 2004	*Fouquieria formosa* Kunth	162	-	536	-	1674	24	6	2002

Apéndice: Continuación.

Familia/Autores	Especie	DV (µm)	PV (µm)	LV (µm)	AR (µm)	LR (µm)	DF (µm)	PF (µm)	LF (µm)
Rhamnaceae Abundiz-Bonilla et al., 2004	*Karwinskia humboldtiana* (Schult.) Zucc.	56	-	351	-	363	-	3	925
Solanaceae Carlquist, 1992a	*Lycianthes lycioides* Hassl.	16	1.3	192	-	-	12	2	261