



**COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO EN BOTÁNICA**

**ANATOMÍA ECOLÓGICA Y  
SISTEMÁTICA DEL GÉNERO  
*Forestiera* POIR. EN MÉXICO**

**JESÚS ALEJANDRO RUIZ VALENCIA**

**T E S I S**

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE :**

**MAESTRO EN CIENCIAS**

**MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO**

2021

La presente tesis, titulada: **Anatomía ecológica y sistemática del género *Forestiera* Poir.** en México, realizada por el alumno: **Jesús Alejandro Ruiz Valencia** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS

BOTÁNICA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



---

DRA. MONSERRAT VÁZQUEZ SÁNCHEZ

ASESORA



---

DRA. MIREYA BURGOS HERNÁNDEZ

ASESORA



---

DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

Montecillo, Texcoco, Estado de México, julio de 2021

# ANATOMÍA ECOLÓGICA Y SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Forestiera* POIR. EN MÉXICO

Jesús Alejandro Ruiz Valencia, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2021

## RESUMEN

El género *Forestiera* cuenta con 22 especies, de las cuales 13 se distribuyen en 29 estados de la República Mexicana, por lo que tiene amplia distribución en el país. Sin embargo, se trata de un grupo con escaso conocimiento sobre su anatomía, eco-anatomía y las condiciones abióticas idóneas para su establecimiento. Con el objetivo de contribuir al conocimiento de este género, el presente estudio describe la anatomía de la madera de ocho especies de *Forestiera* distribuidas en México desde los enfoques ecológico y sistemático. Se colectaron maderas de tres individuos por especie por sitio de colecta y se procesaron con la microtecnia convencional para obtener caracteres anatómicos cualitativos y cuantitativos. Los caracteres fueron evaluados con estadística multivariada para determinar cuáles son importantes para formar grupos de especies en *Forestiera* y para evaluar si existe correlación entre los caracteres anatómicos y las variables ambientales de los sitios de colecta. Además, se presenta un Modelo de Distribución de Especies (MDE) obtenido con el algoritmo de MaxEnt. Los caracteres más importantes para distinguir grupos de especies son diámetro de los vasos, longitud de elementos de vaso y fibras, diámetro de las fibras, tipo de radios, abundancia del parénquima marginal, así como tipo de cristales en los radios. Respecto a las correlaciones eco-anatómicas, la precipitación y la evapotranspiración se correlacionan con la pared de los vasos, el grosor de la pared de las fibras y la altura de los radios. En cuanto al MDE, se reporta que la precipitación y la altitud son las variables con mayor contribución para los modelos. Es importante continuar con la recolecta de especímenes utilizando la información producida por los modelos de distribución, para con ello, obtener más información biológica de las especies de *Forestiera* que se distribuyen en México.

**Palabras clave:** Análisis discriminante, cristales naviculares, parénquima marginal, radios triseriados, Correspondencia Canónica, MaxEnt, suelo, xeromorfía.

# ECOLOGICAL AND SYSTEMATIC ANATOMY OF GENUS *Forestiera* POIR. IN MEXICO

Jesús Alejandro Ruiz Valencia, M. C.

Colegio de Postgraduados, 2021

## ABSTRACT

Genus *Forestiera* has 22 species, of which 13 are distributed in 29 states of the Mexican Republic, so it has a wide distribution in the country. However, it is a group with scarce knowledge about its anatomy, eco-anatomy and the abiotic conditions suitable for its establishment. With the aim of contributing to the knowledge of this genus, this study describes the wood anatomy of eight *Forestiera* species distributed in Mexico from ecological and systematic approaches. Wood was collected from three individuals per species per collection site and processed with a conventional microtechnique to obtain qualitative and quantitative anatomical characters. The characters were evaluated with multivariate statistics to determine which ones are important to form groups of species in *Forestiera* and to evaluate if there is a correlation between the anatomical characters and the environmental variables of the collection sites. In addition, a Species Distribution Model (SDM) obtained with the MaxEnt algorithm is presented. The most important characters to form groups of species are the diameter of the vessels, length of vessel elements and fibers, diameter of the fibers, type of rays, abundance of the marginal parenchyma, as well as the type of crystals in rays. Regarding eco-anatomical correlations, precipitation and evapotranspiration are correlated with the diameter of the vessels, the thickness of the wall of the fibers and the height of rays. For the SDM, it is reported that precipitation and altitude are the variables with the greatest contribution to the models. It is important to continue collecting specimens using information produced by distribution models, in order to obtain more biological information about *Forestiera* species distributed in Mexico.

**Keywords:** Discriminant analysis, navicular crystals, marginal parenchyma, triseriate rays, Canonical Correspondence, MaxEnt, soil, xeromorphy.

## **A mi madre:**

No cabe duda que estos años no han sido fáciles, hemos tenido varias pruebas y pienso que las hemos superado una a una, con valor y tenacidad como tú y mi abuela me enseñaron. En una ocasión me escribiste:

*“...quiero que sepas que eres el mejor premio que dios me dio, porque desde que supe que te esperaba lloré, lloré de emoción...y desde ese momento supe que serías grande en este mundo, grande en sentimientos, grande en todo tu ser. Sabes, me siento tan orgullosa de ti porque eres tan estudioso, tan noble y cariñoso...”*

Sé que estoy muy lejos aún de ser quien tu piensas que puedo ser. Pero si algo te puedo asegurar, es que nunca me daré por vencido, que cumpliré mis sueños y que nunca apartaré de mí las enseñanzas que en casa me dieron. Por más lejos que esté, nunca me iré y nunca olvidaré los bellos momentos que pasamos como familia; algunos en el recuerdo y otros tantos por venir. Siempre seré aquel niño al que le diste la confianza de salir y descubrir el mundo, quien siempre estará agradecido por tener a una madre que nunca ha dejado de creer que de verdad puedo hacer lo que me proponga. Te prometo a ti, a mi abuela y a mi abuelo, que por sobre todas las cosas, jamás dejaré de creer en mí, y que pase lo que pase, jamás dejaré de recordar el pasado, que es la razón de mi presente. Gracias madre, gracias por todo.

## AGRADECIMIENTOS

A los ciudadanos mexicanos, que, con sus impuestos financiaron mi estancia en la maestría. Les debo mi formación y siempre viviré agradecido con ustedes y con el bello país donde he nacido.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca asignada para llevar a cabo mis estudios de maestría.

A la doctora Monserrat Vázquez Sánchez, por permitirme realizar los estudios de maestría bajo su dirección. Gracias por sus enseñanzas, por los consejos, por entender los momentos que me tocaron vivir y gracias por los buenos momentos con los colegas del laboratorio.

A la Dra. Teresa Terrazas, por todos sus consejos para el proyecto, por su paciencia y por mostrarme con su conocimiento, un mundo que aún veo de lejos, pero que deseo llegar a él.

A la Dra. Mireya Burgos Hernández, por sus enseñanzas y comentarios que aportaron mucho a esta investigación.

A la Dra. Rosa, que me enseñó el mundo de la anatomía de la madera y que me mostró que el camino era salir y buscar nuevos horizontes.

A Harol Revelo Tovar, mi hermano ecuatoriano. No puedo sino agradecerle a la vida poder coincidir contigo, eres el mejor amigo que he encontrado en este camino, me apoyaste en los momentos complejos y me animaste a construirme de nuevo, desde mis RAÍCES.

A Alicia, mi amiga querida, te agradezco el apoyo a lo largo de la maestría, y por todos los momentos que pasamos cuando pudimos, sin duda, la amistad perdurará por mucho tiempo.

A Carlos, mi hermano de la vida, siempre seremos amigos. Yo sé que la vida nos dará todo lo que deseamos y que pronto podremos ser socios.

A mis amigos de la BUAP, que, a pesar del tiempo y la distancia, nunca se alejaron, me apoyaron en todo y jamás me permitieron estar solo cuando las cosas se pusieron feas. Daniela, Saharai, Juan, Leo, Edgar (gracias por ayudarme en varias colectas), Diana, Kevin, Miguel, Ofelia, Norma y a mis amigos de la vida Fer, Angélica y Álvaro.

A mis colegas del Colpos, especialmente a mis colegas y amigos del laboratorio. Abraham por las pláticas, el apoyo mutuo y por las salidas a campo donde siempre dimos el extra, a Xochilt por tu buen humor y por demostrarme que el karma llega pronto y a Erick por escucharme y ayudarme a levantar los ánimos. A mi compañero Andrés por escucharme y enseñarme a no encerrarme en una burbuja. A Ruth por su carisma, por tantas pláticas, por compartir parte de su vida conmigo y por adoptarme para escuchar música clásica y sinfonías. A Paco por la buena vibra y por la convivencia agradable que logramos con todos los de la casa.

A Iraís, que me apoyó en los momentos más difíciles, que me dio ánimos para seguir adelante y que siempre estuvo cuando más necesitaba hablar. Agradezco mucho tu compañía, las pláticas, las recomendaciones de música y libros, y los momentos que me hiciste olvidar los malos ratos, agradezco mucho el haberte conocido.

Al Colegio de Postgraduados por permitirme ingresar a su posgrado en Botánica, a los profesores por tantas enseñanzas, especialmente a: Dr. Javier Suárez, Dr. Remigio Guzmán, Dr. Humberto Vaquera y al Dr. Lauro López Mata.

## CONTENIDO

RESUMEN .....	iii
ABSTRACT .....	iv
LISTA DE CUADROS.....	x
LISTA DE FIGURAS.....	xi
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	1
REVISIÓN DE LITERATURA .....	3
Estado del arte del conocimiento sobre el género <i>Forestiera</i> .....	3
Anatomía ecológica de la madera.....	6
La madera y la sistemática.....	8
Literatura citada.....	9
CAPÍTULO 1: ANATOMÍA DE LA MADERA DE ESPECIES DEL GÉNERO <i>Forestiera</i> POIR. (OLEACEAE) EN MÉXICO.....	14
1.1 RESUMEN .....	14
1.2 ABSTRACT .....	15
1.3 INTRODUCCIÓN .....	16
1.4 MATERIALES Y MÉTODO .....	18
1.4.1 Análisis estadístico .....	20
1.5 RESULTADOS .....	21
1.5.1 Anillos de crecimiento .....	21
1.5.2 Vasos .....	21
1.5.3 Fibras .....	22
1.5.4 Parénquima axial.....	22
1.5.5 Parénquima radial.....	22
1.5.6 Análisis estadístico.....	23
1.6 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	31
1.7 LITERATURA CITADA.....	36

<b>CAPÍTULO 2: ANATOMÍA ECOLÓGICA DEL GÉNERO <i>Forestiera</i> POIR. EN MÉXICO.....</b>	<b>42</b>
<b>2.1 RESUMEN .....</b>	<b>42</b>
<b>2.2 ABSTRACT.....</b>	<b>43</b>
<b>2.3 INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>44</b>
<b>2.4 MATERIALES Y MÉTODO .....</b>	<b>48</b>
<b>2.4.1 Análisis estadístico.....</b>	<b>48</b>
<b>2.4.2 Modelo de Distribución de Especies (MDE) .....</b>	<b>49</b>
<b>2.5 RESULTADOS .....</b>	<b>51</b>
<b>2.5.1 Índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía .....</b>	<b>51</b>
<b>2.5.2 Análisis CANOCO y RDA .....</b>	<b>51</b>
<b>2.5.3 Modelo de distribución potencial .....</b>	<b>57</b>
<b>2.6 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....</b>	<b>60</b>
<b>2.7 LITERATURA CITADA.....</b>	<b>67</b>
<b>CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>74</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>76</b>
<b>Descripciones anatómicas .....</b>	<b>76</b>
<b>Regresiones simples.....</b>	<b>92</b>

## LISTA DE CUADROS

### CAPÍTULO I: ANATOMÍA DE LA MADERA DE ESPECIES DEL GÉNERO *FORESTIERA* POIR. (OLEACEAE) EN MÉXICO:

**Cuadro 1.** Sitios de recolecta de las especies del género *Forestiera* estudiadas, diámetro y altura de los individuos recolectados. .... 19

**Cuadro 2.** Media (desviación estándar) para los caracteres anatómicos, de las especies de *Forestiera* estudiadas. Dvmt=Diámetro de vasos de la madera temprana; Pvmt=Pared de vasos de la madera temprana; Dvmtr=Diámetro de vasos de la madera tardía; Pvmtr=Pared de vasos de la madera tardía; Dfib=Diámetro total de fibras; Pfib=Pared de las fibras; % pared=Porcentaje de la pared de las fibras respecto al diámetro; Alto rm=Altura de radios multiseriados; Ancho rm=Ancho de radios multiseriados; Alto ru=Altura de radios uniseriados; Ancho ru=Ancho de radios uniseriados; Dpunt=Diámetro de punteaduras intervasculares; LV= Longitud de elementos de vaso; LF=Longitud de fibras; \*=caracteres que presentan diferencias entre las especies. .... 27

**Cuadro 3.** Coeficientes obtenidos del análisis discriminante canónico, para las variables cuantitativas de las especies de *Forestiera* estudiadas. .... 30

### CAPÍTULO 2: Anatomía ecológica del género *Forestiera* Poir. en México:

**Cuadro 1.** Localización de los sitios de recolecta de las especies de *Forestiera* estudiadas, se indica el tipo de vegetación (SBC=Selva Baja Caducifolia, MX=Matorral Xerófilo, BT=Bosque Templado), latitud y longitud. .... 52

**Cuadro 2.** Media de las mediciones realizadas a las poblaciones de *Forestiera* recolectadas. Dvmtr=Lumen de vasos de la madera tardía; Pvmtr=Pared de vasos de la madera tardía; Dfib=Diámetro de fibras; Pfib=Pared de las fibras; Alto rm=Altura de radios multiseriados; Alto ru=Altura de radios uniseriados; Dpunt=Diámetro de punteaduras intervasculares; LV= Longitud de elementos de vaso; LF=Longitud de fibras; V/mm<sup>2</sup>=Vasos por milímetro cuadrado; IV=Índice de Vulnerabilidad; IM=Índice de Mesomorfía..... 55

**Cuadro 3.** Coeficientes canónicos de las tres primeras variables canónicas para las variables ambientales y anatómicas. .... 56

**Cuadro 4.** Valores del Área Bajo la Curva (AUC), prueba binomial e intervalos de confianza de los modelos de distribución de las especies de *Forestiera* estudiadas..... 58

## LISTA DE FIGURAS

### REVISIÓN DE LITERATURA

**Figura 1.** Distribución de las especies de *Forestiera* en México ..... 5

#### CAPÍTULO I: ANATOMÍA DE LA MADERA DE ESPECIES DEL GÉNERO *Forestiera* POIR. (OLEACEAE) EN MÉXICO:

**Figura 1.** Secciones transversales de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. *F. tomentosa*, marcas de crecimiento delimitadas por reducción radial de diámetro de vasos y fibras; B. *F. angustifolia* y C. *F. racemosa*, porosidad semianular (flechas); D. *F. angustifolia*, E. *F. reticulata*, F. *F. rhamnifolia*, parénquima marginal escaso; G. *F. phillyreoides* y H. *F. durangensis*, con parénquima marginal abundante (flechas); I. *F. rhamnifolia*, placa de perforación simple (flecha). Barra en A-C=250  $\mu\text{m}$ , D-H=100  $\mu\text{m}$ , I=25  $\mu\text{m}$ . ..... 24

**Figura 2.** Detalles de la madera de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. Sección radial de *F. durangensis*, placa de perforación simple (flecha), radio heterocelular; B. Sección radial de *F. rotundifolia*, punteaduras vaso-radio similares a intervasculares (flecha); C. sección tangencial de *F. rhamnifolia* y D. *F. reticulata*, punteaduras intervasculares alternas, redondeadas; E. Sección transversal de *F. racemosa*, parénquima vasicéntrico con granos de almidón; F. Sección transversal de *F. phillyreoides*, parénquima apotraqueal difuso (flechas). Barra en A, E y F= 50  $\mu\text{m}$ , B-D=10  $\mu\text{m}$ . ..... 25

**Figura 3.** Secciones longitudinales de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. Sección tangencial de *F. racemosa* y B. *F. rotundifolia*, radios predominantemente uniseriados y biseriados; C. Sección tangencial de *F. durangensis* y D. *F. reticulata* con radios triseriados; E. Sección transversal de *F. rhamnifolia*, presencia de taninos (flecha), F. Sección radial de *F. angustifolia* y G. *F. rotundifolia*, cristales naviculares y prismáticos (flechas); H. Sección tangencial de *F. rhamnifolia* e I. *F. rotundifolia*, series cristalíferas (flechas). Barra es A-D=100  $\mu\text{m}$ , E, H, I=50  $\mu\text{m}$ , F,G=10  $\mu\text{m}$ . ..... 26

**Figura 4.** Dendrograma obtenido del análisis jerárquico de conglomerado. Se distinguen dos grupos: Grupo I: *F. reticulata*, *F. durangensis*, *F. phillyreoides* y *F. angustifolia*. Grupo II: *F. tomentosa*, *F. racemosa*, *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia*. ..... 28

**Figura 5.** Gráfica del análisis canónico discriminante, se grafican los coeficientes para las tres primeras variables discriminantes canónicas. Los valores bajo el nombre de la especie corresponden al valor de la media del diámetro de los vasos de la madera temprana, longitud de fibras y diámetro de la fibra. .... 29

## CAPÍTULO 2: ANATOMÍA ECOLÓGICA DEL GÉNERO *Forestiera* POIR. EN MÉXICO:

- Figura 1.** Sección transversal de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. *F. racemosa*, B. *F. rotundifolia*, C. *F. rhamnifolia*, D. *F. tomentosa*, marcas de crecimiento delimitadas por vasos y fibras, E. *F. phillyreoides*, parénquima marginal abundante, F. *F. durangensis*, parénquima marginal escaso, G. *F. angustifolia*, parénquima vasicéntrico, H. *F. reticulata*, porosidad semianular ..... 53
- Figura 2.** Sección tangencial de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. *F. racemosa*, B. *F. rotundifolia*, series cristalíferas, C. *F. rhamnifolia*, cristales prismáticos, D. *F. tomentosa*. E. *F. phillyreoides*, F. *F. durangensis*, G. *F. angustifolia*, series parenquimatosas de 2-4 células y H. *F. reticulata*, radios uniseriados a triseriados. .... 54
- Figura 3.** Modelos de Distribución de Especies para el género *Forestiera* en México, generados con variables ambientales y edafológicas..... 59
- Figura 4.** Relación entre la precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y la evapotranspiración, con la pared de las fibras y el alto de los radios en las especies de *Forestiera* estudiadas. .... 63
- Figura 5.** Registros del género *Forestiera* a lo largo del gradiente altitudinal de su distribución ..... 66

## ANEXOS

- Figura 1.** *Forestiera phillyreoides*, 1A. Porosidad semianular, 1B. Fibras libriformes, series parenquimatosas, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 1C. Sección radial, 1D. Parénquima marginal, 1E. Placa de perforación simple, 1F. Parénquima vasicéntrico, 1G. Punteaduras intervasculares, 1H. Engrosamientos helicoidales en elementos de vaso, 1I. Cristales naviculares en radios..... 78
- Figura 2.** *Forestiera angustifolia*, 2A. Porosidad semianular, 2B. Fibras libriformes, series parenquimatosas, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 2C. Sección radial, 2D. Parénquima marginal, 2E. Placa de perforación simple, 2F. Parénquima vasicéntrico, 2G. Punteaduras intervasculares, 2H. Engrosamientos helicoidales en elementos de vaso, 2I. Cristales naviculares en radios. .... 80
- Figura 3.** *Forestiera durangensis*, 3A. Porosidad semianular 3B. Fibras libriformes, series parenquimatosas, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 3C. Sección radial, 3D. Parénquima marginal, 3E. Placa de perforación simple, 3F. Parénquima vasicéntrico, 3G. Engrosamientos helicoidales en elementos de vaso, 3H. Punteaduras intervasculares, 3I. Cristales naviculares en radios..... 82

- Figura 4.** *Forestiera reticulata*, 4A. Porosidad semianular, 4B. Fibras libriformes, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 4C. Sección radial, 4D. Parénquima marginal, 4E. Placa de perforación simple, 4F. Parénquima vasicéntrico, 4G. Vista general de elemento de vaso, 4H. Cristales naviculares en radios, 4I. Punteaduras intervasculares. .... 84
- Figura 5.** *Forestiera tomentosa*, 5A. Porosidad semianular, 5B. Fibras libriformes, radios uniseriados, 5C. Sección radial, 5D. Marcas de crecimiento delimitadas por fibras y vasos, 5E. Placa de perforación simple, 5F. Parénquima vasicéntrico, 5G. Vista general de elemento de vaso, 5H. Punteaduras intervasculares. .... 86
- Figura 6.** *Forestiera racemosa*, 6A. Porosidad semianular, 6B. Fibras libriformes, radios uniseriados y biseriados, 6C. Sección radial, contenidos rojos en los radios, 6D. Parénquima axial vasicéntrico, 6E. Placa de perforación simple, 6F. Punteaduras intervasculares. .... 88
- Figura 7.** *Forestiera rotundifolia*, 7A. Porosidad semianular, 7B. Fibras libriformes, radios uniseriados y biseriados, 7C. Sección radial, 7D. Marcas de crecimiento delimitadas por fibras y vasos, 7E. Placa de perforación simple, 7F. Parénquima vasicéntrico, 7G. Vista general de elemento de vaso, 7H. Punteaduras intervasculares, 7I. .... 90
- Figura 8.** *Forestiera rhamnifolia*, 8A. Porosidad semianular, 8B. Fibras libriformes, radios uniseriados y biseriados, 8C. Sección radial, 8D. Punteaduras intervasculares, 8E. Placa de perforación simple, 8F. Parénquima vasicéntrico, 8G. Cristales prismáticos, 8H. Series Parenquimatosas cristalíferas. .... 92

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La estructura de la madera aporta caracteres que se utilizan por las diferentes escuelas de la sistemática. Mediante el análisis de los caracteres del xilema secundario, es posible evaluar la congruencia evolutiva de la anatomía respecto a las clasificaciones existentes (Stern, 1973; Dickison, 1975), identificar caracteres informativos (Baas *et al.*, 1988), apoyar el reconocimiento de grupos monofiléticos (van Vliet y Baas, 1984) y también realizar la reconstrucción de caracteres ancestrales (Pace *et al.*, 2013, 2015, 2016, Arévalo *et al.*, 2017; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017).

Al estudiar la madera, es indispensable tener en cuenta que este tejido puede estar influenciado por factores ambientales, como la temperatura y la precipitación (Carlquist, 1980, 2012). Hay conjuntos de caracteres estructurales que se comparten entre comunidades vegetales con características abióticas similares (Metcalf y Chalk, 1983; Baas y Carlquist, 1985; Carlquist y Hoekman, 1985; Lindorf, 1994) y, se sabe que las especies que mejor reflejan la interacción eco-anatómica, se distribuyen en regiones con estacionalidad marcada (Carlquist, 1980; Beeckman, 2016).

El género *Forestiera* Poir. de la familia Oleaceae, se distribuye en tipos de vegetación con estacionalidad marcada. En México existen registros de 13 de sus especies en 29 estados. De estas, *F. pubescens* Nutt. Presenta problemas de circunscripción, pues de acuerdo con algunos autores se divide en dos especies, *F. pubescens* y *F. neomexicana* (Brooks, 1977, Roskov *et al.*, 2019). La amplia distribución del género en el país y su distribución en ambientes con estacionalidad definida, hacen de este género un modelo ideal para estudiar los caracteres de la madera con un enfoque ecológico. Además, mediante análisis numéricos, es posible identificar caracteres que permitan reconocer a especies o grupos de

especies. En el presente trabajo, se estudió la anatomía de la madera de las especies de *Forestiera* distribuidas en territorio nacional, desde los enfoques ecológico y sistemático.

En el Capítulo I: Anatomía de la madera de especies de *Forestiera* (Oleaceae) en México, se describen los caracteres anatómicos de ocho especies del género, con distribución en México. Con los caracteres cuantitativos se realizaron modelos mixtos, para evaluar diferencias anatómicas inter e intraespecíficas. También se establecieron funciones discriminantes, para separar especies o grupos de especies. Finalmente, mediante un análisis de conglomerado, se muestran las agrupaciones que forman las especies de acuerdo a su similitud.

En el Capítulo II: Anatomía ecológica del género *Forestiera* Poir. en México, se calculan los Índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía de las poblaciones recolectadas, para evaluar si son resistentes a la sequía. Mediante un análisis de correspondencia canónico, se puso a prueba si existe correlación entre los caracteres anatómicos de *Forestiera* y algunas variables ambientales de los sitios donde se realizaron las colectas. Por otro lado, se presenta un Modelo de Distribución de Especies (MDE), con el objetivo de identificar las variables ambientales y edáficas más importantes para explicar la distribución de las especies del género en México.

## REVISIÓN DE LITERATURA

### Estado del arte del conocimiento sobre el género *Forestiera*

*Forestiera* Poir. es un género de plantas de la familia Oleaceae que se compone de árboles pequeños y arbustos con hojas simples, opuestas, con márgenes enteros, dentados, aserrados o lobados, ápice redondeado y base acuminada, frecuentemente con glándulas, las inflorescencias en dicasio, racimos compuestos o racemosas, muy cortas, con flores generalmente desprovistas de perianto, unisexuales, las estaminadas con 2-5 estambres, dos óvulos por lóculo y frutos drupáceos (Johnston, 1957; Cornejo y Bonifaz, 2006). La denominación *Forestiera* sustituyó a *Adelia* Michx., que se reasignó a un género de la familia Euphorbiaceae (Johnston, 1957); se le nombró así en honor al naturalista francés Charles Le Forestier (Vines, 1997) y fue descrito por primera vez en el documento *Encyclopédie Méthodique* (Lamarck y Poiret, 1810).

Respecto a los usos, se sabe que *F. phillyreoides* (Benth.) Torr. se utiliza como combustible, forraje, ornamento, melífera y tiene propiedades tóxicas (Gutiérrez *et al.*, 2012). *F. angustifolia* Torr. se emplea en ramoneo y pastoreo para actividades de ganadería extensiva (Yamallel *et al.*, 2012), mientras que *F. rhamnifolia* Griseb. es maderable (Acosta *et al.*, 2019).

El estudio filogenético más reciente para *Forestiera* fue realizado por Wallander y Albert (2000) quienes analizaron secuencias específicas para determinar las relaciones del género. En su estudio incluyeron a *F. acuminata* (Michx.) Poir. , *F. eggersiana* Krug & Urb., *F. segregata* (Jacq.) Krug & Urb. y *F. pubescens* siendo esta última la única especie distribuida en México. Los resultados del estudio filogenético indican que hay una dificultad evidente para relacionar a las especies de Oleaceae en subfamilias, por lo que

sugieren que se realicen clasificaciones a nivel de tribu. Los autores indican que *F. acuminata* y *F. pubescens* aparecen como hermanos muy cercanos a *Haenianthus* Griseb. y *Priogymnanthus* P.S. Green con un escaso soporte. Sin embargo, hablando de *F. eggersiana* y *F. segregata* no se reportan relaciones resueltas. En este trabajo, se muestra un filograma en el que las especies de *Forestiera* forman un grupo monofilético con *Priogymnanthus* indicándose así, cercanía con este género.

Actualmente se reconocen 22 especies de *Forestiera* (Govaerts, 2017; Roskov *et al.*, 2019; Palacios-Wassenaar y Castillo-Campos, 2021) de las cuales, nueve se distribuyen en Estados Unidos de América, cuatro en Centroamérica (Johnston, 1957) y una en Ecuador (Cornejo y Bonifaz, 2006). En México, se registran 13 especies de este género (Johnston, 1957; Nesom, 2009 y Roskov *et al.*, 2019; Palacios-Wassenaar y Castillo-Campos, 2021) y la mitad de ellas son endémicas de nuestro país (Villaseñor, 2016).

Las especies de *Forestiera* habitan en matorrales, bosques tropicales caducifolios, pastizales y encinares, comúnmente en pendientes rocosas y suelos calizos (Johnston, 1957; García-Mendoza *et al.*, 1994; Valiente-Banuet *et al.*, 1998; Rzedowski y Rzedowski, 2004; Ramírez-Noya *et al.*, 2011; Santiago *et al.*, 2016; Yañez *et al.*, 2017). De acuerdo a información de registros de herbarios, *Forestiera* se localiza en 29 estados (Figura 1), solo ausente en Campeche, Ciudad de México e Hidalgo.

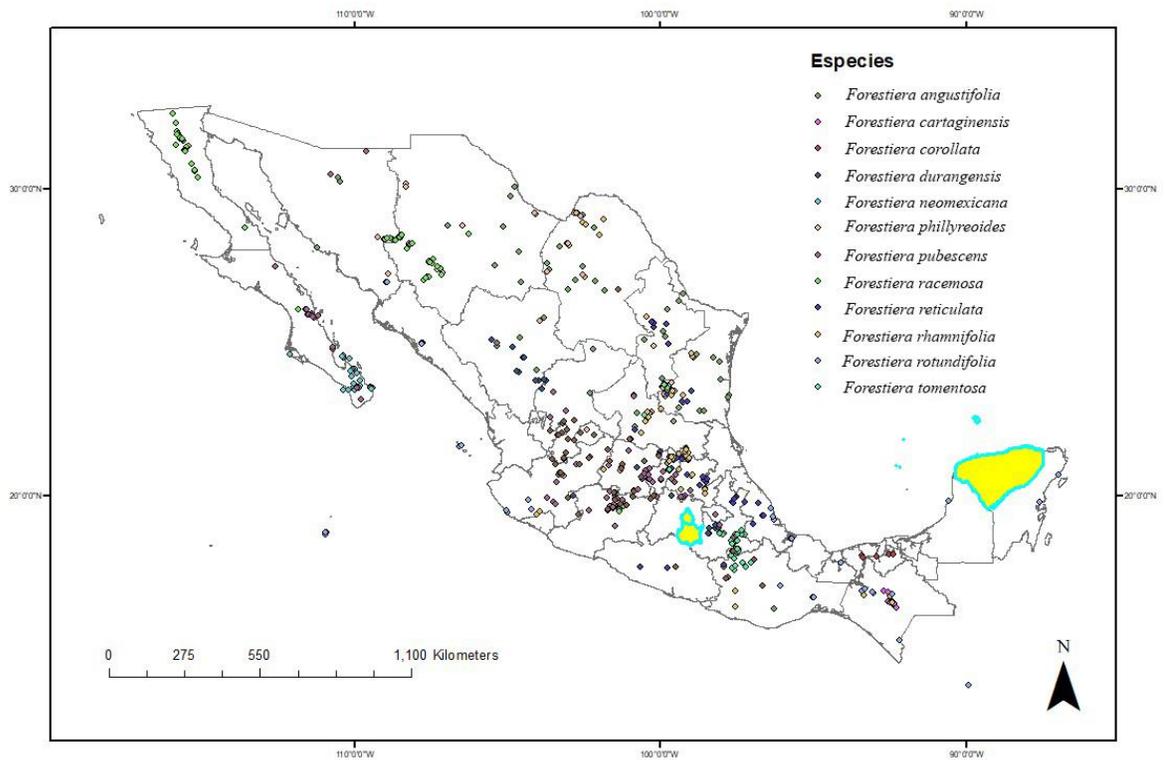


Figura 1. Distribución de las especies de *Forestiera* en México

Respecto a los estudios anatómicos de *Forestiera*, destaca el trabajo de Baas *et al.* (1988), quienes incluyeron en su trabajo a seis especies de *Forestiera*, tres de ellas con distribución en México (*F. angustifolia*, *F. pubescens*, *F. rhamnifolia*), cuyas maderas presentan porosidad difusa y ausencia de marcas de crecimiento. También se encuentra el estudio de Rohwer (1996), que se centra en los atributos anatómicos del fruto y la semilla. El autor indica que uno de los caracteres más relevantes al identificar a *Forestiera* es el fruto drupáceo. Otros caracteres que agrupan al género son la presencia de parénquima marginal,

vasos agrupados y fibras libriformes en el xilema, así como flavonas glucosídicas y presencia de dos óvulos por lóculo (Wallandert y Albert, 2000).

### **Anatomía ecológica de la madera**

La anatomía ecológica estudia la variación de los caracteres del xilema secundario, principalmente de los elementos de vaso, con relación a variables ambientales. Los caracteres de las fibras, la distribución del parénquima y la presencia de marcas de crecimiento, también son influenciados por los factores macro y microambientales de los sitios donde se distribuyen las especies (Carlquist, 1988). Uno de los estudios pioneros sobre anatomía ecológica de la madera es el Carlquist (1980), quien menciona que los anillos de crecimiento tienen una estrecha relación con el clima, y que los caracteres de los elementos de vaso como son longitud, diámetro y tipo de placa de perforación reflejan las características ambientales de los sitios donde se distribuyen las especies.

Los caracteres de los elementos de vaso permiten clasificar a las especies como xeromórficas, si tienen el siguiente conjunto de rasgos alta densidad de vasos, longitud corta y diámetro de vaso angosto, espesor de la pared de los vasos alto, presencia de engrosamientos helicoidales, placas de perforación simples y marcas de crecimiento bien definidas. Por otro lado, cuando hay vasos anchos, largos y escasos, ausencia de anillos de crecimiento y placas de perforación escalariforme se les denomina mesomórficas (Carlquist, 1977; Carlquist y Hoekman, 1985).

Al comparar la anatomía del xilema secundario de especies del sur de California e Israel, que presentaban gradientes ambientales similares, se reportó que hay paralelismo entre los caracteres anatómicos y los gradientes de temperatura y precipitación de los sitios de

estudio. Con esto, se supo entonces que las maderas, además de reflejar las condiciones ambientales locales, también comparten caracteres con especies de otros grupos taxonómicos que se establecen en ambientes similares (Baas y Carlquist, 1985).

En 1977, Carlquist propuso el uso de índices de vulnerabilidad y mesomorfía, que se calculan a partir del diámetro, longitud y densidad de los elementos de vaso. Si los valores de vulnerabilidad y mesomorfía son bajos, las especies tienen la capacidad de soportar estrés hídrico, al tener menor cantidad de eventos de embolismo, mientras que, si los valores resultantes de las ecuaciones son altos, las especies están adaptadas a zonas mesofíticas. El uso de estos índices ha persistido a lo largo del tiempo (Carlquist, 1982; Carlquist y Hoekman, 1985; Ashworth y Dos Santos, 1997; Psaras y Sofroniou, 2004; Anoop *et al.*, 2010), incluso en la actualidad se emplean para reconocer el impacto de la urbanización (Vasconcellos y Callado, 2019).

En los estudios eco-anatómicos se puede mencionar la correlación de los caracteres de la madera con la información ambiental de los sitios de estudio sin evidencia estadística (Baas y Schweingruber, 1987; dos Santos Silva *et al.*, 2015; Fontana *et al.*, 2019). Sin embargo, pocos son los análisis estadísticos que refuercen las conclusiones de los autores respecto a las correlaciones de los caracteres anatómicos con las variables ambientales.

Los métodos de estadística multivariada son utilizados recientemente para corroborar las correlaciones eco-anatómicas de la madera. Un ejemplo de ello es el trabajo de Boura *et al.* (2011), que, a través del análisis bivariado de correlación de Spearman, evaluaron la intensidad de la relación entre variables ambientales del archipiélago Mascarene y la anatomía de la madera de la subfamilia Dombeyoideae Beilschm. Los autores encontraron que la altitud, temperatura y humedad se relacionan con los caracteres de vasos y radios.

Por su parte, De Villiers *et al.* (2012) mediante el análisis de componentes principales (PCA), encontraron que la precipitación se relaciona en cierta medida con la altura de los radios de los géneros *Cussonia* Thunb. ex Thunb. y *Seemannaralia* R. Vig.

### **La madera y la sistemática**

Los caracteres anatómicos de la madera también juegan un papel importante en el área de la sistemática. Grew (1682) fue el primero en interesarse por conocer el significado de la diversidad anatómica. Más adelante, en el siglo XX, se plantearon preguntas como: ¿Cuál es el valor taxonómico y diagnóstico de un carácter del xilema secundario? y ¿A qué nivel puede cada variable anatómica ser usado? Estos cuestionamientos llevaron a reconocer caracteres con significado taxonómico, como son el agrupamiento de los vasos, el tipo de placas de perforación, el tipo de punteaduras intervasculares y radio-vaso, el tipo de radios, así como la distribución del parénquima (Baas, 1982).

Cuando se estudia la anatomía de la madera desde la sistemática, los métodos empleados difieren. Por ejemplo, desde buscar congruencia de los caracteres con las clasificaciones preexistentes para los grupos taxonómicos (Frost, 1930; Sporne, 1956; Stern, 1973; Dickison, 1975); encontrar caracteres que discriminen a los taxa (Baas *et al.*, 1988; Terrazas y Wendt 1995; Aguilar-Rodríguez y Terrazas, 2016), reconocer caracteres que sean sinapomorfías de grupos monofiléticos (Zhang, 1992; Lens *et al.*, 2007) o entender los patrones de evolución de caracteres (Pace *et al.*, 2015). En otros trabajos, los autores presentan las diferencias estadísticas encontradas entre los caracteres anatómicos de las especies estudiadas (Rury, 1985; Bosio *et al.*, 2010).

Los análisis discriminantes son utilizados para encontrar los caracteres anatómicos cuantitativos que mejor discriminan a las especies (Kobayashi *et al.*, 2019). En general, este

método se combina con análisis de conglomerado para reconocer a los grupos de especies (Palacio *et al.*, 2020). Kobayashi *et al.* (2019) utilizan estadística de agrupamiento, con el criterio del vecino más cercano, para identificar las similitudes de la familia Fagaceae. Angyalossy-Alfonso y Miller (2002) utilizaron este método para identificar los caracteres anatómicos que separan mejor a las especies del género *Swartzia* Schreb. y encontraron que la estratificación celular, la altura de los radios y el número por milímetro, así como el tamaño de las punteaduras intervasculares son importantes para separar a los taxa.

### **Literatura citada**

- Acosta R. Z., Gallardo C. A. D. la C. y Alfonso M. J. 2019. Especies arbóreas del Jardín Botánico de Pinar del Río y sus potencialidades de uso. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* 7: 111-124.
- Aguilar-Rodríguez, S. y Terrazas, T. 2016. Anatomía de la madera de *Buddleja* L. (Buddlejaceae): análisis fenético. *Madera y Bosques*, 7(2), 63–85. <https://doi.org/10.21829/myb.2001.721312>
- Angyalossy-Alfonso, V. y Miller, R. B. 2002. Wood anatomy of the Brazilian species of *Swartzia* and considerations within the tribe Swartzieae. *IAWA Journal*, 23: 359–390.
- Anoop, E. v, Neriampambil, J. O. B. J. y Fasil, M. M. 2010. Eco-Anatomical Characteristics of the Wood of Certain Selected Mangrove Species of Kerala. *Zoological Survey of India*: 435–445.
- Arévalo, R., van Ee, B. W., Riina, R., Berry, P. E., y Wiedenhoeft, A. C. 2017. Force of habit: shrubs, trees and contingent evolution of wood anatomical diversity using *Croton* (Euphorbiaceae) as a model system. *Annals of botany*, 119:563-579.
- Ashworth, V. E. T. M. y dos Santos, G. 1997. Wood anatomy of four Californian mistletoe species (*Phoradendron*, Viscaceae). *IAWA Journal*, 18: 229–245.
- Baas, P. y Carlquist, S. 1985. Comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. *IAWA Bulletin new series* 6(4), 349-353.
- Baas, P., Esser, P.M., van der Westen, M.E.T. y Zandee, M. 1988. Wood anatomy of the Oleaceae. *International Association of Wood Anatomists News Bulletin* 9: 103-182.
- Baas, P. y Schweingruber, F. H. 1987. Ecological trend in the wood of trees, shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bulletin*, 8: 245–274.

- Beeckman, H. (2016). Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal* 37: 127-151.
- Bosio, F., Soffiatti, P., & Boeger, M. R. T. 2010. Ecological wood anatomy of. 31: 179-190.
- Boura, A., Pechon, T. le, & Thomas, R. 2011. Wood anatomy of the mascarene dombeyoideae: Systematic and ecological implications. *IAWA Journal*, 32(4), 493-519.
- Brooks, C. J. 1977. A revision of the genus *Forestiera* (Oleaceae). Ph.D. Dissertation, Dept. of Biology, Univ. of Alabama, Tuscaloosa.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- Carlquist, S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso* 9: 499-553.
- Carlquist, S. 1982. Wood Anatomy of Onagraceae: Further Species; Root Anatomy; Significance of Vestured Pits and Allied Structures in Dicotyledons. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69: 755-769.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag Berlin Beideiberg: New York.
- Carlquist, S. 2012. How wood evolves: A new synthesis. *Botany* 90: 901-940.
- Carlquist, S. y Hoekman, D.A. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern California flora. *IAWA Bulletin new series* 6: 319-347.
- Cornejo, X. y Bonifaz C. 2006. *Forestiera ecuadorensis* una nueva especie endémica de Oleaceae y un nuevo registro genérico para Ecuador. *Brittonia*. 58: 78–82.
- De Juana Clavero, J.I. 2019. Notas sobre la taxonomía actual del género *Forestiera* (Oleaceae); las especies presentes en España. *Bouteloua* 28: 3-11.
- de Villiers, B. J., Okolsoki, A. A., Tilney, P. M. y van Wyk, B.-E. 2012. Wood anatomy of *Cussonia* and *Seemannaralia* (Araliaceae) with systematic and ecological implications. *IAWA Journal*, 33: 163–186.
- Dickison W.C. 1975. The Bases of Angiosperm Phylogeny: Vegetative Anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 62(3): 590-620.
- dos Santos Silva, M., De Assis Ribeiro Dos Santos, F., Da Silva, C. R. A., Dos Santos, N. C., & Da Silva, L. B. 2015. Systematic wood anatomy of *Huberia*, *Miconia* and *Tibouchina* (Melastomataceae). *IAWA Journal*, 36(3), 326–337. <https://doi.org/10.1163/22941932-20150103>
- Fontana, C., Santini Jr, Luiz, C., Morales, J., Filho, M. y Botosso, P. 2019. Wood anatomy of the rare species *Dinizia jueirana-facao* (Fabaceae), “Tabuleiros” Atlantic Forest, Brazil. *Brazilian Journal of Botany*. 42: 521–528.
- Frost, F. H. 1930. Specialization in secondary xylem in dicotyledons. I. Origin of vessels.

- Botanique Gazzette (Crawfordsville) 89: 67-94.
- García-Mendoza, A., Tenorio L., P. y Reyes S., J. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la mixteca alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botánica Mexicana*, 27, 53–73.
- Govaerts, R. 2017. *Forestiera* en: World Checklist of Selected Plant Families. <http://apps.keew.org/wcsp/qsearch.do> (Acceso: 15-03-2020).
- Grew, N. 1682. The anatomy of plants with an idea of a philosophical history of plants. Rawlins, London.
- Gutiérrez, G., Siqueiros Delgado, M. E., Rodríguez Chávez, H. E., de la Cerda Lemus M. & Carranza González, E. 2012. Estudio de caso: Usos potenciales de las plantas en tres áreas protegidas del estado de Guanajuato. En: CONABIO (Ed.). La biodiversidad en Guanajuato. Estudio de Estado. Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato (IEE). México. pp. 262-265.
- Johnston, J.C. 1957. Synopsis of the United States Species of *Forestiera* (Oleaceae). The Southwestern Naturalist 2: 140-151.
- Kobayashi, K., Kegasa, T., Hwang, S. W., & Sugiyama, J. 2019. Anatomical features of Fagaceae wood statistically extracted by computer vision approaches: Some relationships with evolution. *PLoS ONE*, 14: 1–13.
- Lamarck, J.P.P.A.M y Poiret, JLM. 1810. Encyclopédie méthodique. Botanique. Supplement. Paris:Agasse.
- Lens, F., Schonenberger, J., Baas, P., Jansen, S., & Smets, E. 2007. The role of wood anatomy in phylogeny reconstruction of Ericales. *Cladistics* 23, January 2005. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00142.x>
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361-376.
- Metcalfe, C.R. y Chalk, L. 1983. Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2, 2nd Ed. Oxford: Oxford Science.
- Nesom, G.L. 2009. Taxonomy of *Forestiera pubescens* and *Forestiera neomexicana* (Oleaceae). *Lundellia* 12:8–14.
- Pace, M. R. y Angyalossy, V. 2013. Wood Anatomy and Evolution: A Case Study in the Bignoniaceae. *International Journal of Plant Sciences*, 174: 1014-1048.
- Pace, M. R., Lohmann, L. G., Olmstead, R. G. y Angyalossy, V. 2015. Wood anatomy of major Bignoniaceae clades. *Plant Systematics and Evolution*, 301(3), 967–995. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1129-2>

- Pace, M. R., Zuntini, A. R., Lohmann, L. G. y Angyalossy, V. 2016. Phylogenetic relationships of enigmatic Sphingiphila (Bignoniaceae) based on molecular and wood anatomical data. *Taxon*, 65: 1050-1063.
- Palacio, F. X., Apodaca, M. J. y Crisci, J. v. 2020. Análisis multivariado para datos biológicos. Teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R.
- Palacios-Wassenaar, O. y Castillo-Campos, G. 2021. *Forestiera veracruzana* (Oleaceae), a new species from the riparian forests of central Veracruz, Mexico. *Phytotaxa* 512 (3): 190-196.
- Psaras, G. K., & Sofroniou, I. 2004. Stem and root wood anatomy of the shrub *Phlomis fruticosa* (Labiatae). *IAWA Journal*, 25: 71–77.
- Ramírez-Noya, D., González Elizondo, M., & Molina Torres, J. 2011. *Heliopsis suffruticosa* (Compositae, Heliantheae), una nueva especie del occidente de Zacatecas. *Acta Botánica Mexicana*, 47(97), 39–48.
- Rohwer, J. G. 1996. Die Frucht und Samenstrukturen der Oleaceae. *Bibliotheca Botanica* 148: 1-177.
- Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieukerken E. van, Zarucchi J., Penev L., eds. 2019. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X.
- Rury, P. M. 1985. Systematic and ecological wood anatomy of the Erythroxylaceae. *IAWA Bulletin*, 6: 365–397.
- Rzedowski, J. y Rzedowski G. 2004. Oleaceae. En: *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*. Fascículo: 124.
- Santiago, F. H., Moreno, J. P., Cázares, B. X., Suárez, J. J. A., Trejo, E. O., de Oca, G. M. M., & Aguilar, I. D. 2016. Traditional knowledge and use of wild mushrooms by Mixtecs or Nuu savi, the people of the rain, from Southeastern Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 12(1), 1–22. <https://doi.org/10.1186/s13002-016-0108-9>
- Sporne, K. 1956. The phylogenetic classification of the angiosperms. *Biol. Rev. Cambridge Philosophy Society* 31: 1-29.
- Stern, W. L. 1973. The wood collection-What should be its future? *Arnoldia* 33: 67-80.
- Terrazas, T. y Wendt, T. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae)- a numerical approach. *Brittonia*, 47(2), 109–129. <https://doi.org/10.2307/2806951>
- Turner, B. L., H. Nichols, G. Denny, and O. Doron. 2003. Atlas of the Vascular Plants of Texas. Vol. 1–Dicots. Sida, Botanical Miscellany 24.

- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernandez, N., Verdu, M., & Davila, P. 1998. Nonmediterranean Climate: The Convergence. *American Journal of Botany*, 85(10), 1398–1408.
- Van Vliet G.J.C.M. y Baas P. 1984. Wood anatomy and classification of the Myrtales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 783-800.
- Vasconcellos, T. y Callado, C. 2020. Wood anatomy of *Ceiba speciosa* (A. St.-Hil.) Ravenna under urban pollution. *IAWA Journal*. 41: 30-47.
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., Grego-Valencia, D. y Arias S. 2017. Growth form and wood evolution in the tribe Cacteeae (Cactaceae). *Willdenowia* 47: 49-67.
- Villaseñor, J.L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.
- Vines, R. A. 1997. *Trees of East Texas*. Texas: University of Texas Press.
- Wallander E., Albert V.A. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on rps16 and trnL-F sequence data. *Am. J. Bot.* 87: 1827–1841.
- Yamallel, J. I. Y., Pérez, J. J., Calderón, O. A. A., & Garza, E. J. T. 2012. Contenido de carbono total en los componentes de especies arbóreas y arbustivas en áreas con diferente uso, en el matorral espinoso tamaulipeco, en México. *Bosque*, 33(2), 145–152. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002012000200004>
- Yáñez Díaz, M. I., Cantú Silva, I., González Rodríguez, H., Jurado, E., & Gómez Meza, M. V. 2017. Respiración del suelo en cuatro sistemas de uso de la tierra. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(42). <https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i42.22>.
- Zhang S. Y. 1992. Systematic wood anatomy of the Rosaceae. *Blumea* 37: 81-158.

# CAPÍTULO I: ANATOMÍA DE LA MADERA DE ESPECIES DEL GÉNERO

## *Forestiera* POIR. (OLEACEAE) EN MÉXICO

### WOOD ANATOMY OF SPECIES OF GENUS *Forestiera* POIR. (OLEACEAE) IN MEXICO

#### 1.1 RESUMEN

**Antecedentes y objetivos:** Uno de los enfoques más recientes para delimitar especies es el uso de caracteres anatómicos de la madera, que ha sido poco explorado en taxones mexicanos. El género *Forestiera* (Oleaceae) es un ejemplo de esto, pues solo se han descrito dos de 12 especies distribuidas en el país. Con el objetivo de contribuir al conocimiento de la anatomía de la madera del género, así como a la búsqueda de caracteres anatómicos que discriminen entre especies, en el presente estudio se describe la anatomía de la madera de ocho de especies de *Forestiera* distribuidas en México con un enfoque sistemático.

**Métodos:** Se colectaron maderas de tres individuos por especie y se procesaron con la microtecnia convencional para obtener caracteres anatómicos cualitativos y cuantitativos. Los caracteres fueron evaluados con estadística multivariada para determinar cuáles son importantes para formar grupos de especies en *Forestiera*.

**Resultados clave:** Algunos caracteres anatómicos reportados anteriormente coinciden con los observados en este trabajo. Sin embargo, se encuentran diferencias como la porosidad semianular y la delimitación de marcas de crecimiento sin la presencia de parénquima marginal. Los caracteres más importantes para distinguir grupos de especies son diámetro de los vasos de la madera temprana, longitud de elementos de vaso y fibras, diámetro de las

fibras, tipo de radios, abundancia del parénquima marginal, así como tipo de cristales en los radios. Con base en los caracteres anatómicos evaluados se propone una clave taxonómica para identificar las maderas de las especies estudiadas.

**Conclusiones:** Se reconocen caracteres en la madera que permiten distinguir grupos de especies. Con seguridad futuros estudios confirmarán su valor taxonómico.

**Palabras clave:** Análisis discriminante, cristales naviculares, parénquima marginal, modelo lineal generalizado mixto, radios triseriados.

## 1.2 ABSTRACT

**Background and Aims:** One of the most recent approaches to delimiting species is using of anatomical wood characters, which has been little explored in Mexican taxa. The genus *Forestiera* (Oleaceae) is an example of this, since only two of the 12 species distributed in the country have been described. With the aim of contributing to the knowledge of the wood anatomy of the genus, as well as the search for anatomical characters that discriminate between species, this study describes the wood anatomy of eight species of *Forestiera* distributed in Mexico, with a systematic approach.

**Methods:** Wood of three individuals per species was collected and conventional microtechniques were performed to obtain qualitative and quantitative anatomical characters. Characters were evaluated with multivariate statistics to determine which ones are important to form groups of species in *Forestiera*.

**Key results:** Some anatomical characters previously reported agree with those observed in this paper. However, there are differences such as semi-ring porous wood and growth

marks without marginal parenchyma. The most important characters to distinguish groups of species are diameter of early-wood vessels, length of vessel elements and fibers, diameter of the fibers, type of rays, abundance of the marginal parenchyma, as well as type of crystals in rays. Based on the evaluated characters, a taxonomic key is proposed to identify the woods of the species studied.

**Conclusions:** Characters were recognized in woods which allow distinguishing groups of species. Future studies will surely confirm their taxonomic value.

**Key words:** Discriminant analysis, navicular crystals, marginal parenchyma, generalized linear mixed model, tri-seriate rays.

### 1.3 INTRODUCCIÓN

*Forestiera* Poir. pertenece a la familia Oleaceae y se conforma de árboles pequeños y arbustos (Brooks, 1977), distribuidos en Estados Unidos de América, México, Centroamérica y Ecuador (Johnston, 1957; Cornejo y Bonifaz, 2006). Se reconocen entre 10 y 21 especies (Brooks, 1977; Govaerts, 2017; De Juana Clavero, 2019; Roskov et al., 2019); de las cuales, 12 (51%) si se toma en cuenta la cifra más alta, se distribuyen en México (Villaseñor, 2016). Los estudios para *Forestiera* se han centrado en su morfología (Turner et al., 2003), palinología (Brooks, 1977), usos potenciales (Gutiérrez et al., 2012; Yamallel et al., 2012; Acosta et al., 2019) y anatomía de la madera (Baas et al., 1988; Rohwer, 1996) con un número limitado de especies.

Los caracteres anatómicos de la madera que han demostrado tener importancia taxonómica en diferentes géneros para discriminar entre especies son el agrupamiento de

los vasos, el tipo de placa de perforación, de punteaduras intervasculares y de radio-vaso, así como el tipo de radios y de parénquima axial (Baas, 1982; Baas et al., 1988; Terrazas y Wendt 1995; Aguilar-Rodríguez y Terrazas, 2001; Bodin et al., 2019; Kobayashi et al., 2019; Dos Santos et al., 2019). En algunos de los estudios de la madera con un enfoque sistemático, el uso de análisis multivariados, como los discriminantes y los de conglomerado han ayudado a identificar caracteres que separan a las especies o grupos de especies (Kobayashi et al., 2019).

En México, los estudios que emplean caracteres morfológicos y anatómicos para delimitar especies son numerosos (Cosa et al., 2002; Ramírez-Roa y Varela, 2011; Sánchez et al., 2013; Gutiérrez et al., 2017; Pérez-Atilano et al., 2018). Específicamente para los caracteres de la madera, Terrazas y Wendt (1995) buscaron diferencias entre las especies del género *Tapirira* Aubl. Estos autores encontraron que la madera de *T. mexicana* Marchand se distingue claramente de la de *T. chimalapana* T. Wendt & J.D. Mitch., por el espesor de la pared de vasos y fibras, el diámetro de canales radiales y los taninos que ocluyen el lumen celular de las fibras en *T. mexicana*. Aguilar-Rodríguez y Terrazas (2001) analizaron la similitud anatómica de 41 especies del género *Buddleja* L., por métodos de agrupamiento y encontraron que caracteres como las dimensiones de vasos y fibras, así como la presencia de cristales permiten reconocer dos grupos. El primero de ellos, formado por 12 especies, se distingue por las fibras con punteaduras semiareoladas, diámetro mediano de los vasos (36-66  $\mu\text{m}$ ), fibras con diámetro pequeño (8-15  $\mu\text{m}$ ) y longitud mediana (385-767  $\mu\text{m}$ ). El segundo grupo, con 24 especies, se caracteriza por presentar engrosamientos helicoidales en los elementos de vaso, fibras con punteaduras simples y parénquima paratraqueal escaso.

Para el género *Mimosa* L. se sabe que los caracteres de la madera: porosidad, tipo de punteaduras, tipo y predominancia de parénquima axial, así como presencia de traqueidas vasicéntricas y de cristales prismáticos, permiten diferenciar entre especies (Montaño-Arias et al., 2016; Montaño-Arias et al., 2020). Además, se reconoce que hay caracteres estructurales importantes a nivel de sección. Por ejemplo, la sección *Batocaulon* se distingue de otras secciones por la presencia de radios homogéneos (Montaño-Arias et al., 2020).

Dada la importancia de los caracteres anatómicos para diferenciar entre especies, los objetivos de este trabajo fueron: a) describir los caracteres anatómicos de la madera de ocho especies del género *Forestiera* distribuidas en México, b) determinar si existen diferencias entre las especies estudiadas con base en la anatomía de la madera e c) identificar caracteres de la madera que puedan discriminar entre las especies del género *Forestiera*.

#### **1.4 MATERIALES Y MÉTODO**

Se seleccionaron tres individuos adultos por sitio de colecta de ocho especies del género *Forestiera*, en cinco estados de la república (Cuadro 1). De cada individuo se midió la altura y el diámetro a la altura del pecho (DAP) a 1.30 m del suelo en caso de ser árboles, y el diámetro de la rama más gruesa en los arbustos. De cada ejemplar, se cortó del tronco o rama principal, muestras de 2 a 3 cm de altura a una distancia de 10-20 cm del suelo, las cuales fueron fijadas en formaldehído, alcohol, ácido acético glacial y agua (Sass, 1958). Paralelamente, se prensaron ejemplares para herbario, que fueron depositados en el Herbario-Hortorio CHAPA del Colegio de Postgraduados. También se registraron datos de

altitud, latitud y longitud de cada sitio de recolecta con un geoposicionador (GPS, marca Garmin®, modelo eTrex).

En el laboratorio, las muestras se lavaron en agua corriente y se almacenaron en una solución de glicerina, alcohol y agua (1:1:1) hasta su procesamiento. Se realizaron cortes con un micrótopo de deslizamiento (Reichert-Jung Hn40) en los planos transversal, tangencial y radial a 20 µm de grosor. Los cortes se deshidrataron, para después ser teñidos con safranina alcohólica al 1% y montados en resina sintética. Con el propósito de medir la longitud de los elementos de vaso y fibras, así como verificar la presencia de traqueidas, se realizaron disociados de cada individuo, mediante solución Jeffrey (Sass, 1958) y únicamente se hicieron preparaciones temporales.

Cuadro 1. Sitios de recolecta de las especies del género *Forestiera* estudiadas, diámetro y altura de los individuos recolectados.

Especie	Estado	Municipio	DAP (cm)	Altura (m)	Número de colecta
<i>F. angustifolia</i>	Querétaro	Huimilpan	4.77±0.3	2	JARV2
	Puebla	Tzicatlacoyan	4.82±0.5	2	JARV15
	Oaxaca	Santiago Miltepc	5.09±0.2	2	JARV22
<i>F. durangensis</i>	Guanajuato	San José Iturbide	4.13±0.7	3	JARV5
	Durango	San Vicente Guerrero	3.81±0.1	2	MVS420
<i>F. phillyreoides</i>	Querétaro	Huimilpan	3.81±0.3	2	JARV1
	Guanajuato	León	3.52±0.4	2	MVS422
	Oaxaca	San Juan Bautista Cuicatlán	3.81±0.1	2.5	JARV24
<i>F. racemosa</i>	Querétaro	Landa de Matamóros	4.77±0.5	4.5	JARV20
<i>F. reticulata</i>	Querétaro	Cadereyta	3.81±0.2	1	JARV13
	Querétaro	Landa de Matamóros	4.45±0.2	5.5	JARV21
<i>F. rhamnifolia</i>	Oaxaca	Ixtepec	5.72±0.3	2.5	JARV23
<i>F. rotundifolia</i>	Puebla	Huatlatlauca	5.09±0.2	0.5	JARV17
<i>F. tomentosa</i>	Puebla	Caltepec	1.59±0.35	0.5	JARV18

Los caracteres cuantitativos de los tipos celulares (elementos de vasos, fibras y radios), se obtuvieron con un analizador de imágenes Image Pro Plus versión 6.1, Media Cybernetics adaptado a un microscopio Olympus BX-51. Se realizaron 50 mediciones de longitud de elementos de vaso y fibras por individuo por especie; para el resto de caracteres (Cuadro 2), se hicieron 25 mediciones por carácter por individuo por especie. Los datos cualitativos y cuantitativos se describieron de acuerdo con las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989).

#### **1.4.1 Análisis estadístico**

Para evaluar si existen diferencias entre la anatomía de la madera de las especies del género *Forestiera* y entre las poblaciones recolectadas, se realizó un Modelo Mixto Linear Generalizado (GLMM). Este análisis permite evaluar diferencias entre grupos sin el supuesto de normalidad multivariada (Bolker *et al.*, 2009) y, por lo tanto, permite neutralizar el efecto de número de muestras diferentes por especie, como fue el caso de este trabajo. También se realizó un análisis jerárquico aditivo de conglomerado con datos estandarizados (Zelterman, 2015), usando el coeficiente distancias Euclidianas (Crisci y López-Armengol, 1983). Finalmente, los agrupamientos se establecieron con el promedio aritmético no ponderado (UPGMA).

Se realizó un análisis canónico discriminante, que permite determinar las diferencias entre grupos y encontrar las variables necesarias para su clasificación, denominadas también variables discriminantes (Marhold, 2011), y así, identificar aquellos caracteres anatómicos que separan a las especies o grupos de especies. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico R 3.6.1 (R Core Team, 2019). Con base en los resultados

de este análisis, se construyó una clave de identificación para la madera del género en México.

## 1.5 RESULTADOS

### 1.5.1 Anillos de crecimiento.

Las ocho especies estudiadas presentaron marcas de crecimiento. Las marcas se delimitaron por la reducción del diámetro radial de los vasos y fibras (*F. tomentosa*, Fig. 1A). En otras especies, las marcas de crecimiento además se definieron por parénquima marginal abundante (*F. durangensis* y *F. phyllireoides*, Figs. 1G, H) o escaso (*F. angustifolia*, *F. racemosa*, *F. reticulata* y *F. rhamnifolia*, *F. rotundifolia*, Figs. 1D-F).

### 1.5.2 Vasos.

Las especies estudiadas presentaron porosidad semianular (Figs. 1A-C). La densidad de vasos fue de 33 v/mm<sup>2</sup> en *F. tomentosa* a 384 v/mm<sup>2</sup> en *F. racemosa*. Los vasos se encontraron principalmente solitarios y en hileras radiales de 2 a 8 células. El contorno de los vasos solitarios, en el plano transversal, fue redondeado en todas las especies. Tanto en la madera temprana como en la tardía, los vasos más angostos se encontraron en *F. racemosa*, y los más anchos en *F. reticulata* (Cuadro 2). Las paredes más delgadas de los vasos de la madera temprana y tardía fueron las de *F. racemosa* (3.02 µm y 2.83 µm respectivamente) y las más gruesas fueron las de *F. durangensis* (5.74 µm) para la madera temprana y *F. reticulata* (4.75 µm) para la tardía.

Los elementos de vaso de las ocho especies presentaron placas de perforación simple (Fig. 1I) y punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Figs. 2C, D). El diámetro de las punteaduras intervasculares varió entre 1.97 µm en *F. durangensis* y 2.96

$\mu\text{m}$  en *F. rotundifolia*; las punteaduras vaso-radio fueron similares a las intervasculares (Fig. 2B). Los elementos de vaso más cortos se encontraron en *F. tomentosa* (206  $\mu\text{m}$ ), mientras que los más largos fueron los de *F. durangensis* (471  $\mu\text{m}$ ).

### **1.5.3 Fibras.**

Las fibras fueron libriformes en las ocho especies (Fig. 3). El diámetro de las fibras se encontró entre 13  $\mu\text{m}$  en *F. tomentosa* y 25  $\mu\text{m}$  en *F. rotundifolia*. La pared de las fibras varió entre 2.48  $\mu\text{m}$  en *F. angustifolia* y 6.48  $\mu\text{m}$  en *F. rotundifolia*. Las paredes de las fibras representaron entre 30. % y 71% del diámetro de las fibras (Cuadro 2). Las fibras de menor longitud fueron las de *F. tomentosa* (343  $\mu\text{m}$ ) y las más largas fueron las de *F. rhamnifolia* (1015  $\mu\text{m}$ ).

### **1.5.4 Parénquima axial.**

El parénquima apotraqueal fue difuso en todas las especies. Además, *F. tomentosa* presentó parénquima paratraqueal escaso (Fig. 2F) y el resto de las especies vasicéntrico (Figs. 2E, F). En *F. angustifolia*, *F. racemosa*, *F. reticulata*, *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia*, se encontró parénquima marginal de una a tres células de ancho (Figs. 1D, F); mientras que en *F. durangensis* y *F. phillyreoides* se observaron cinco o más células de ancho (Figs. 1G, H). Las series parenquimatosas se conformaron por dos a ocho células (Fig. 3A). En *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia*, las series fueron cristalíferas con un cristal por célula (Figs. 3H, I).

### **1.5.5 Parénquima radial.**

Radios uniseriados y biseriados se encontraron en *F. racemosa*, *F. rhamnifolia*, *F. rotundifolia* y *F. tomentosa* (Figs. 3A, B), mientras que, en *F. angustifolia*, *F. durangensis*,

*F. phillyreoides* y *F. reticulata* también se encontraron triseriados (Figs. 3C, D). Los radios de todas las especies fueron heterocelulares, compuestos por células procumbentes con una o dos hileras marginales de cuadráticas y/o erectas (Fig. 2A). Los radios uniseriados y multiseriados más angostos (10.84 y 19.28  $\mu\text{m}$ ) y cortos (136.04  $\mu\text{m}$  y 181.12  $\mu\text{m}$ ) se encontraron en *F. tomentosa*, mientras que los más altos fueron los de *F. racemosa* (264.49  $\mu\text{m}$  y 411.61  $\mu\text{m}$ ). Los radios uniseriados más anchos, fueron los de *F. durangensis* (22.25  $\mu\text{m}$ ), los multiseriados más anchos, los tuvo *F. angustifolia* (33.3  $\mu\text{m}$ ). Los radios presentaron granos de almidón (Fig. 2E), taninos (Fig. 3E), cristales prismáticos o cristales naviculares (Figs. 3F, G).

#### **1.5.6 Análisis estadístico.**

El GLMM indicó que existen diferencias significativas en algunos de los caracteres evaluados. El diámetro de los vasos de la madera tardía ( $P < 0.0001$ ), en la longitud de elementos de vaso ( $P = 4.03 \times 10^{-10}$ ), diámetro ( $P = 0.0009$ ) y pared de fibras ( $P = 0.0005$ ) y la altura de los radios ( $P = 4.06 \times 10^{-10}$ ) son diferentes entre las especies estudiadas (Cuadro 2).

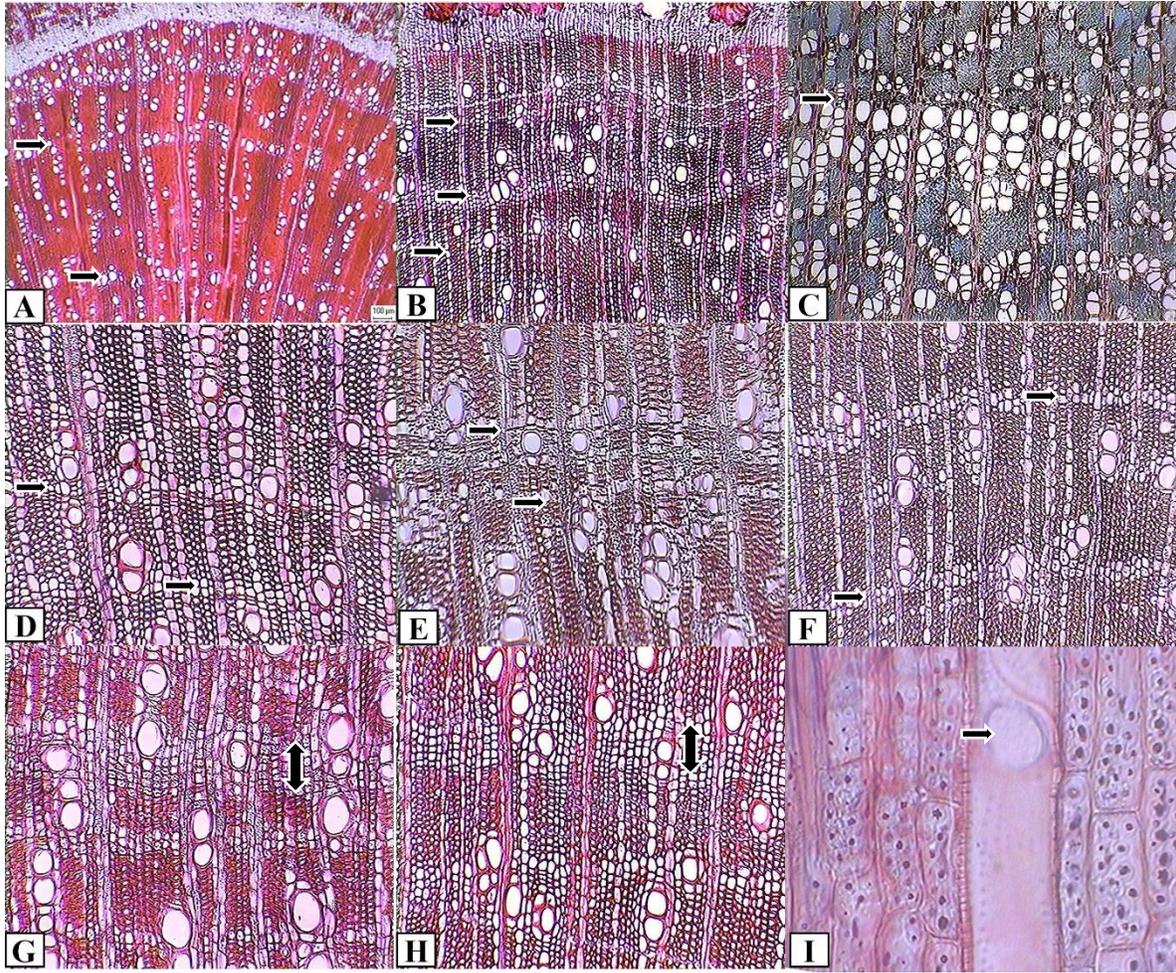


Figura 1. Secciones transversales de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. *F. tomentosa*, marcas de crecimiento delimitadas por reducción radial de diámetro de vasos y fibras; B. *F. angustifolia* y C. *F. racemosa*, porosidad semianular (flechas); D. *F. angustifolia*, E. *F. reticulata*, F. *F. rhamnifolia*, parénquima marginal escaso; G. *F. phillyreoides* y H. *F. durangensis*, con parénquima marginal abundante (flechas); I. *F. rhamnifolia*, placa de perforación simple (flecha). Barra en A-C=250  $\mu$ m, D-H=100  $\mu$ m, I=25  $\mu$ m.

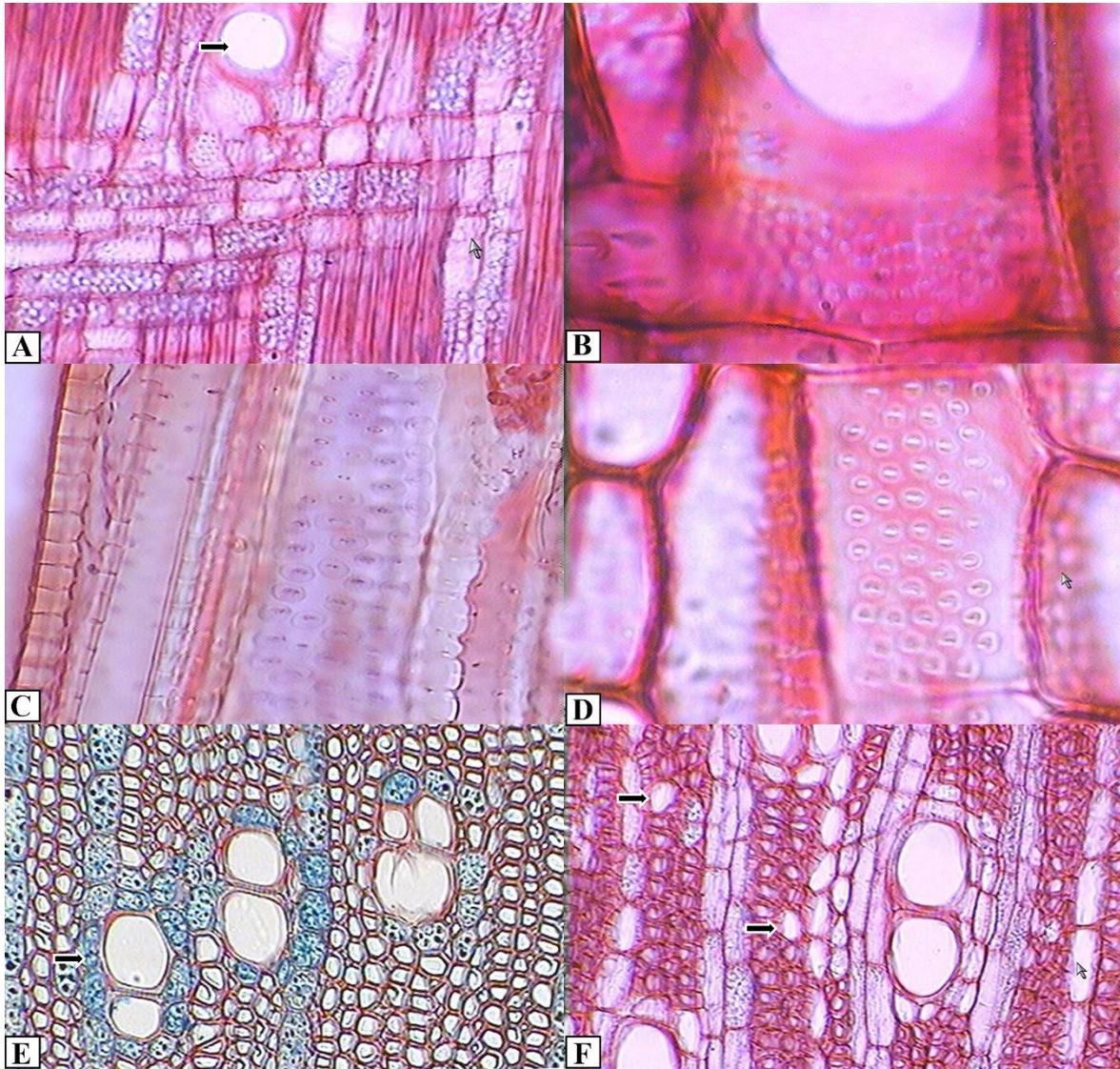


Figura 2. Detalles de la madera de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. Sección radial de *F. durangensis*, placa de perforación simple (flecha), radio heterocelular; B. Sección radial de *F. rotundifolia*, punteaduras vaso-radio similares a intervasculares (flecha); C. sección tangencial de *F. rhamnifolia* y D. *F. reticulata*, punteaduras intervasculares alternas, redondeadas; E. Sección transversal de *F. racemosa*, parénquima vasicéntrico con granos de almidón; F. Sección transversal de *F. phillyreoides*, parénquima apotraqueal difuso (flechas). Barra en A, E y F= 50  $\mu$ m, B-D=10  $\mu$ m.

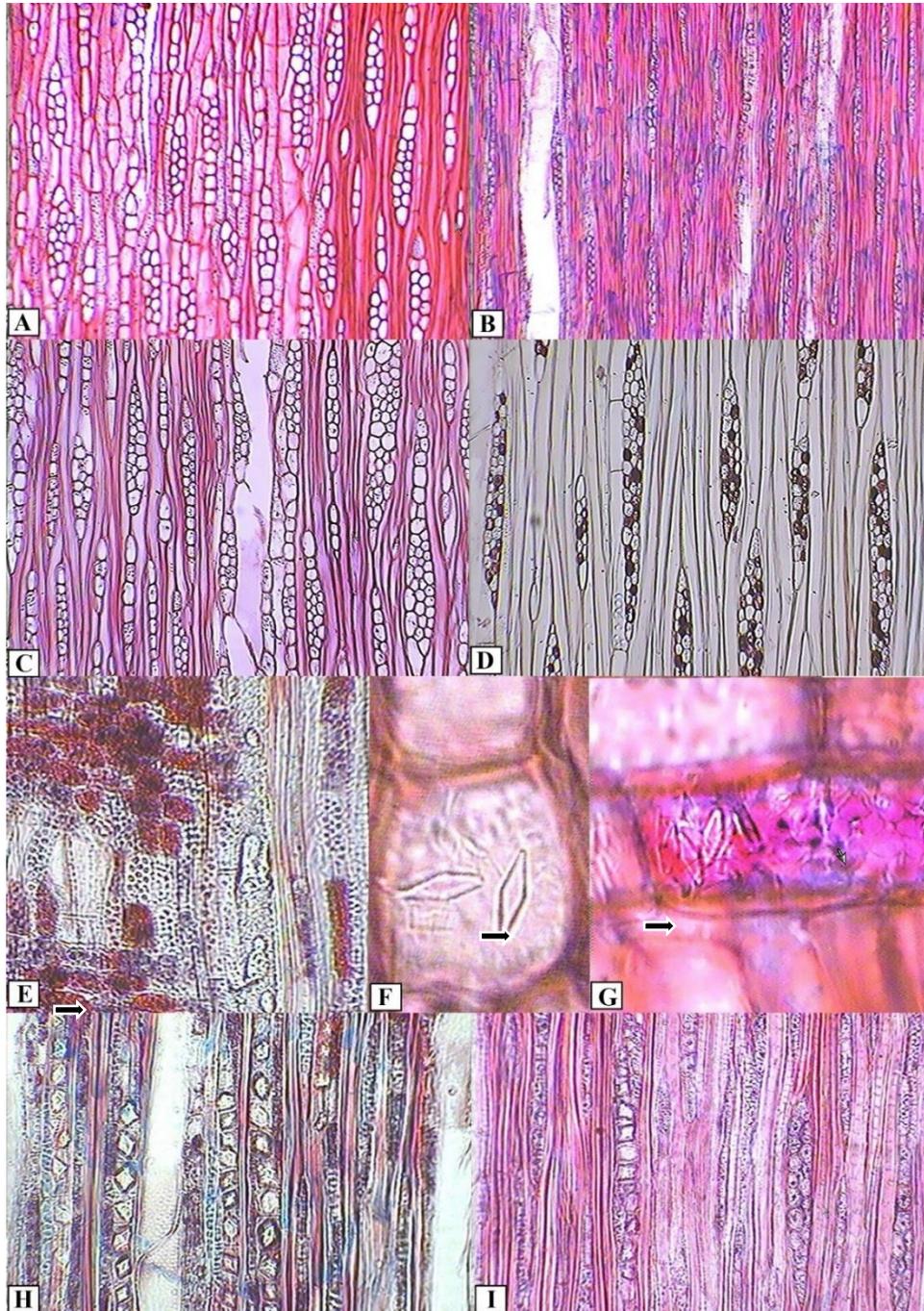


Figura 3. Secciones longitudinales de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. Sección tangencial de *F. racemosa* y B. *F. rotundifolia*, radios predominantemente uniseriados y biseriados; C. Sección tangencial de *F. durangensis* y D. *F. reticulata* con radios triseriados; E. Sección transversal de *F. rhamnifolia*, presencia de taninos (flecha), F. Sección radial de *F. angustifolia* y G. *F. rotundifolia*, cristales naviculares y prismáticos (flechas); H. Sección tangencial de *F. rhamnifolia* e I. *F. rotundifolia*, series cristalíferas (flechas). Barra es A-D=100  $\mu$ m, E, H, I=50  $\mu$ m, F,G=10  $\mu$ m.

Cuadro 2. Media (desviación estándar) para los caracteres anatómicos, de las especies de *Forestiera* estudiadas. Dvmt=Diámetro de vasos de la madera temprana; Pvmt=Pared de vasos de la madera temprana; Dvmtr=Diámetro de vasos de la madera tardía; Pvmtr=Pared de vasos de la madera tardía; Dfib=Diámetro total de fibras; Pfib=Pared de las fibras; % pared=Porcentaje de la pared de las fibras respecto al diámetro; Alto rm=Altura de radios multiseriados; Ancho rm=Ancho de radios multiseriados; Alto ru=Altura de radios uniseriados; Ancho ru=Ancho de radios uniseriados; Dpunt=Diámetro de punteaduras intervasculares; LV= Longitud de elementos de vaso; LF=Longitud de fibras; \*=caracteres que presentan diferencias entre las especies.

Especie	Dvmt* ( $\mu\text{m}$ )	Pvmt ( $\mu\text{m}$ )	Dvmtr ( $\mu\text{m}$ )	Pvmtr ( $\mu\text{m}$ )	Dfib * ( $\mu\text{m}$ )	Pfib * ( $\mu\text{m}$ )	% pared	Alto rm* ( $\mu\text{m}$ )	Ancho rm ( $\mu\text{m}$ )	Alto ru* ( $\mu\text{m}$ )	Ancho ru ( $\mu\text{m}$ )	Dpunt ( $\mu\text{m}$ )	LV * ( $\mu\text{m}$ )	LF ( $\mu\text{m}$ )
<i>F.phillyreoides</i>	45.02 (8.8)	5.56 (1.92)	18.08 (5.46)	3.7 (1.53)	14.54 (4.1)	2.84 (1)	39	230.1 (109.4)	28.74 (8.9)	164.09 (96.4)	19.01 (7.55)	2.55 (0.6)	321.43 (121.3)	718.68 (200.8)
<i>F.angustifolia</i>	45.62 (13.03)	5.3 (1.62)	18.19 (4.57)	3.43 (1.3)	16.05 (2.5)	2.48 (0.81)	31	204.85 (80.8)	33.3 (8.9)	154.56 (58.6)	19.96 (5.12)	2.11 (0.54)	360.81 (85.7)	740.1 (148.3)
<i>F.durangensis</i>	46.7 (9.4)	5.74 (1.63)	20.09 (7.6)	4.29 (1.81)	16.16 (1)	2.72 (0.83)	33.7	234.37 (59.9)	32.17 (7)	188.18 (58.3)	22.25 (4.38)	1.97 (0.6)	471.01 (174.8)	639.93 (236.44)
<i>F.reticulata</i>	73.15 (13.2)	5.18 (1.5)	40.97 (12.8)	4.75 (1.4)	18.83 (1.4)	3.06 (0.7)	32.5	295.42 (117)	32.76 (10.2)	158.89 (54.7)	19.49 (4.1)	2.77 (1.3)	261.8 (49)	814.11 (221.9)
<i>F.tomentosa</i>	27.2 (5.2)	3.78 (0.8)	11.78 (2.2)	2.64 (0.6)	12.71 (1.9)	3.15 (0.7)	49.7	181.12 (45.8)	19.28 (5.1)	136.04 (33.8)	10.84 (2.8)	2.55 (0.5)	205.8 (34.6)	342.65 (53.6)
<i>F.racemosa</i>	17.54 (2.7)	3.02 (0.6)	8.74 (1.8)	2.83 (0.6)	13.28 (1.2)	4.54 (0.82)	68.4	411.61 (99.5)	22.58 (4.6)	264.49 (79.8)	23.3 (9.6)	2.27 (0.4)	285.9 (56.4)	768.27 (94)
<i>F.rhamnifolia</i>	31.89 (3.9)	4.55 (0.8)	13.9 (2.4)	4.61 (1)	14.17 (0.75)	5.04 (1)	71.21	273.23 (52.7)	20.66 (4)	195.9 (57.7)	14.46 (5.1)	2.53 (0.4)	455.53 (88)	1015.07 (185.7)
<i>F.rotundifolia</i>	36.83 (4.9)	4.35 (1)	12.88 (3.5)	3.46 (1)	25.02 (2.9)	6.48 (1.5)	51.7	214.66 (40.7)	18.15 (3.2)	159.81 (35.8)	12.22 (2.3)	2.96 (0.5)	336.04 (61.3)	827.65 (104.7)

El dendrograma recuperó dos grupos (Fig. 4). Uno formado por *F. angustifolia*, *F. durangensis*, *F. phillyreoides* y *F. reticulata* (Grupo I) y otro compuesto por *F. racemosa*, *F. rhamnifolia*, *F. rotundifolia* y *F. tomentosa* (Grupo II). El Grupo I fue definido por la presencia de radios biseriados a triseriados, vasos con diámetro mayor que 45  $\mu\text{m}$  y paredes de las fibras menores que 3  $\mu\text{m}$  y algunas de las especies con fibras de menos de 750  $\mu\text{m}$  de longitud. El Grupo II se caracterizó presentar radios predominantemente uniseriados, presencia de taninos en radios, vasos con diámetro menor que 45  $\mu\text{m}$  y paredes de las fibras mayores que 3  $\mu\text{m}$ , así como fibras de longitud mayor que 750  $\mu\text{m}$ . En este mismo grupo, *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia* se agrupan por la presencia de series parenquimatosas cristalíferas.

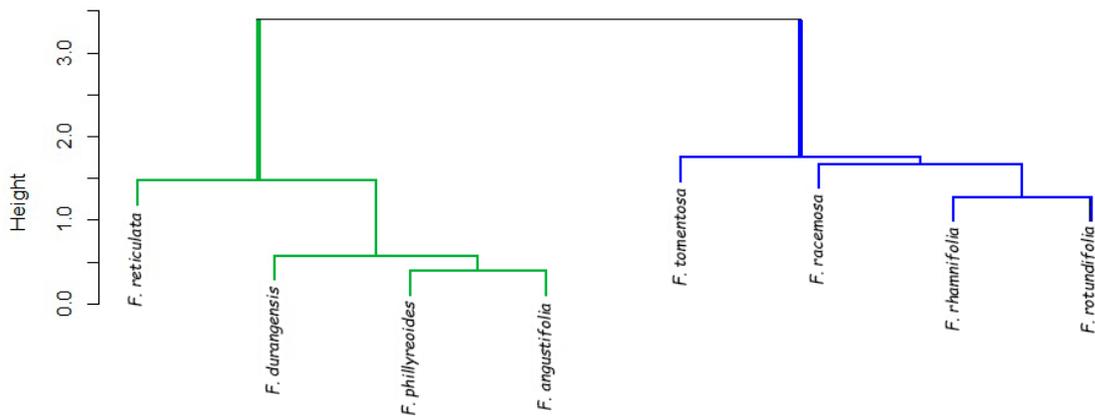


Figura 2. Dendrograma obtenido del análisis jerárquico de conglomerado. Se distinguen dos grupos: Grupo I: *F. reticulata*, *F. durangensis*, *F. phillyreoides* y *F. angustifolia*. Grupo II: *F. tomentosa*, *F. racemosa*, *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia*.

Las tres primeras variables discriminantes canónicas explican 83.6% de la variación en las maderas de *Forestiera* (Cuadro 3). La primera variable canónica tuvo un eigenvalor de 5.45 y acumuló 62.3% de la variación; los caracteres con mayor peso fueron el diámetro de los vasos de la madera temprana y la longitud de las fibras. Para la segunda variable canónica, que acumuló 12.26% de la variación, los caracteres importantes fueron la longitud de elementos de vaso y fibras. Respecto a la tercera variable canónica, que explicó 11.73% de la variación, el carácter más importante fue el diámetro de las fibras. La gráfica del análisis discriminante canónico (Fig. 5) muestra dos grupos definidos, que coinciden con los obtenidos en el análisis de agrupamiento jerárquico, aunque *F. tomentosa* se separa de su grupo, pero con valores también negativos en la primera variable canónica.

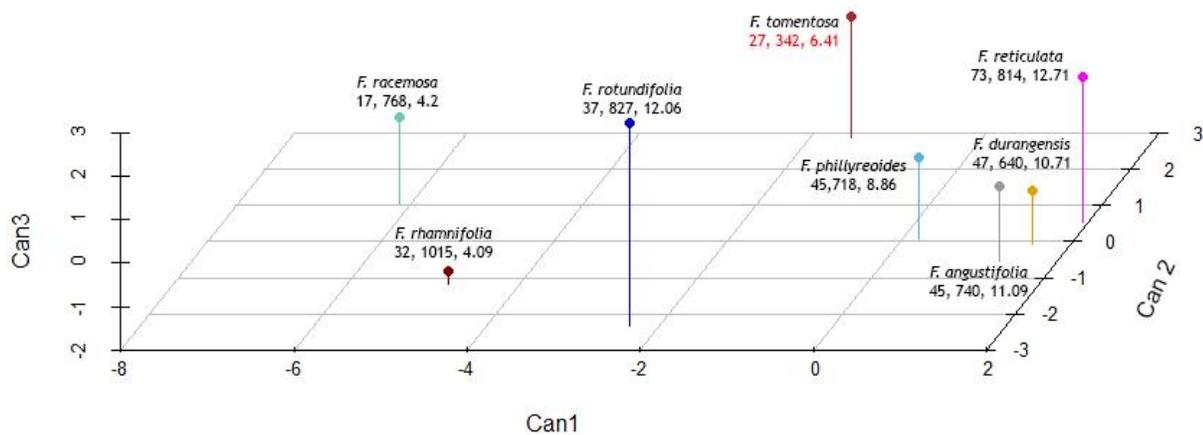


Figura 3. Gráfica del análisis canónico discriminante, se grafican los coeficientes para las tres primeras variables discriminantes canónicas. Los valores bajo el nombre de la especie corresponden al valor de la media del diámetro de los vasos de la madera temprana, longitud de fibras y diámetro de la fibra.

Cuadro 3. Coeficientes obtenidos del análisis discriminante canónico, para las variables cuantitativas de las especies de *Forestiera* estudiadas.

Carácter	Can1	Can2	Can3
Lumen de vasos de madera temprana	0.53	0.06	0.12
Pared de vasos madera temprana	0.07	0.07	0.26
Lumen de vasos de madera tardía	0.35	0.43	0.13
Pared de vasos de madera tardía	0.09	0.05	0.20
Diámetro de fibras	0.48	0.34	0.69
Pared de fibras	0.39	0.23	0.37
Altura de radios multiseriados	0.37	0.32	0.29
Ancho de radios multiseriados	0.36	0.12	0.32
Altura de radios uniseriados	0.24	0.30	0.09
Ancho de radios uniseriados	0.27	0.01	0.16
Lumen de punteaduras	0.35	0.18	0.29
Longitud de elementos de vaso	0.03	0.77	0.60
Longitud de fibras	0.54	0.92	0.01

## 1.6 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies de *Forestiera* descritas en este trabajo presentan vasos en hileras radiales, fibras libriformes, parénquima marginal, cristales prismáticos, radios heterogéneos y punteaduras intervasculares con diámetro menor que 6  $\mu\text{m}$ . Estos caracteres se consideran típicos de las maderas de *Forestiera* y otros géneros de la familia Oleaceae como *Fraxinus* L., *Haenianthus* Griseb., *Hesperelaea* A. Gray, *Noronhia* Stadman ex Thouars, *Tessarandra* Miers, *Chionanthus* D. Royen y *Olea* L. (Baas y Xinying, 1986; Baas et al., 1988; Erşen Bak y Merev, 2016). Además de los caracteres mencionados, en este estudio se encontró que las especies de *Forestiera* presentan punteaduras alternas y areoladas, así como parénquima apotraqueal difuso.

La madera de las ocho especies de *Forestiera* estudiadas presenta porosidad semianular. Este resultado difiere de lo reportado por Baas et al. (1988), quienes describieron la anatomía de la madera de siete especies del género como difusa. Las especies caducifolias en general presentan porosidad anular (Carlquist, 2001; Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Boura y Franceschi, 2007). Sin embargo, las especies de *Forestiera* pueden conservar las hojas si hay disponibilidad de agua (Brooks, 1977; Martínez-Calderón et al., 2020), lo que puede explicar que presenten porosidades semianulares o difusas; además, la variación en la porosidad responde a la disyuntiva seguridad-eficiencia en ambientes con estacionalidad marcada (Carlquist, 2012). Sumado a lo anterior, es importante medir tanto los vasos cercanos a las marcas de crecimiento, como los que se encuentran en la parte media, ya que en este trabajo las maderas se describen como semianulares debido a que el diámetro de los vasos de la madera temprana, fue al menos del doble que el de los vasos de la madera tardía (Cuadro 2).

Otro carácter reportado por Baas et al. (1988) para *Forestiera* es la presencia de parénquima en bandas marginales, carácter que también fue observado por Carlquist (1980) en la madera de *F. segregata* (Jacq.) Krug & Urb. En este trabajo, se encontró que siete de las especies presentan parénquima en bandas marginales asociado a los vasos de la madera temprana, lo que correspondería a parénquima marginal inicial. Sin embargo, estudios de actividad cambial podrían confirmar esta descripción. El parénquima en bandas es importante en la comunicación entre los sistemas axial y radial, ya que se sabe que entre más bandas existan, se genera un mayor contacto entre estos dos sistemas, haciendo más eficiente el movimiento de fotosintatos entre ellos (Carlquist, 2001). Esto es relevante para especies que pueden presentar alto porcentaje de embolismo (Nardini et al., 2011; Spicer, 2014) o escasez de carbono por cierre estomático (Kiorapostolou et al., 2019) debido a que se distribuyen en tipos de vegetación con temporadas de sequía largas, como es el caso de algunas especies de *Forestiera* (Brooks, 1977).

La presencia de cristales prismáticos y aciculares ya se ha reportado en especies de *Forestiera* (Carlquist, 1980; Baas et al., 1988). En este estudio se encontró que *F. angustifolia*, *F. durangensis*, *F. phillyreoides* y *F. rotundifolia* presentan cristales naviculares; *F. rotundifolia* desarrolla cristales prismáticos y naviculares; *F. reticulata* y *F. tomentosa* no tienen cristales. Por otro lado, se reportan por primera vez series parenquimatosas cristalíferas en este género, encontradas en *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia*. Las formas de los cristales o combinaciones de formas, pueden tener importancia taxonómica (Chattaway, 1955; Al-Rais et al., 1971; IAWA, 1989; Melandri y Pernía, 2009; Stepanova et al., 2013; Marques et al., 2015; Cuéllar-Cruz et al., 2020). Las

diferentes formas de los cristales presentes en las especies de *Forestiera* permiten suponer que son un carácter importante para diferenciar las maderas del género.

Respecto a los caracteres cuantitativos, todos fueron diferentes entre especies analizadas. Sin embargo, es importante señalar que *F. angustifolia*, *F. durangensis* y *F. phillyreoides* presentaron diferencias en el lumen de vasos, diámetro de fibras, lumen de punteaduras y longitud de elementos de vaso. Los caracteres anteriores y la altura de los radios también mostraron diferencias entre sus respectivas poblaciones. Lo anterior destaca la importancia de las variables cuantitativas de vasos y fibras para diferenciar entre las maderas a nivel poblacional y específico, como se ha reportado en *Tapirira* (Terrazas y Wendt, 1995) y *Viburnum* L. (Ghimire et al., 2020). Aparentemente *F. angustifolia*, *F. durangensis* y *F. phillyreoides* comparten varios caracteres, pero sus relaciones jerárquicas son aún desconocidas. Esto implica que los caracteres cuantitativos aquí utilizados, pueden ser evaluados posteriormente para conocer su valor informativo.

El análisis de conglomerado de las variables cuantitativas evaluadas, resultó en la formación de dos grupos, que se diferencian principalmente por el diámetro de los vasos de la madera temprana y la pared de las fibras. Dentro de los grupos, la longitud de las fibras permite la formación de subgrupos. Este carácter permitió discriminar especies en géneros como *Buddleja* (Aguilar-Rodríguez y Terrazas, 2001) y *Maytenus* Molina (Giménez et al., 2014). En las especies de *Forestiera*, no hay una relación alométrica significativa entre la altura de los individuos y la longitud de las fibras ( $P=0.802$ ); por ello, se sugiere realizar estudios donde se evalúe si este carácter se correlaciona con factores ambientales, la edad o el hábito las plantas como se ha observado en otros trabajos (Jorge et al., 2000, Moya y Tomazello, 2008; Arévalo et al., 2017).

Diversos trabajos han demostrado la importancia de los radios para distinguir especies o grupos de especies (Carlquist, 2001; Wickremasinghe y Herat, 2006; Melandri y Pernía, 2009; Oladipo y Oyaniran, 2013; Marques et al., 2015; Santos et al., 2019; Ghimire et al., 2020; Montaña-Arias et al., 2020; Farinaccio et al., 2021). Lo anterior, pudo ser corroborado con los dos grupos obtenidos, pues el Grupo I se caracteriza por presentar radios predominantemente biseriados y triseriados, mientras que en el Grupo II, los radios uniseriados son los más comunes.

Además, en el Grupo I se distingue la mayor similitud entre *F. angustifolia* y *F. phillyreoides* (Fig. 4), lo cual, ya había sido identificado previamente por Brooks (1977) en su análisis morfológico, donde indicó que la estructura de las inflorescencias de estas especies las agrupa. Esto revela que ambas especies son muy similares en su morfología, resaltando la importancia de llevar a cabo estudios que permitan elucidar la causa de dichas similitudes.

El análisis canónico discriminante es congruente con el análisis de conglomerado, donde los caracteres cuantitativos importantes para separar las especies son la longitud de las fibras, el lumen de los vasos de la madera temprana, el diámetro de las fibras y la longitud de los elementos de vaso. En este sentido, se corrobora la importancia de utilizar análisis multivariados para identificar caracteres anatómicos relevantes para agrupar a las especies como lo indican Wickremasinghe y Herat (2006) y Kobayashi et al. (2019). En este análisis, la ubicación de *F. tomentosa* en el Grupo II no es clara (Fig. 5), debido a que la especie tiene elementos de vaso y fibras más cortas que las otras especies del mismo grupo. Sin embargo, para la primera variable canónica, que explica más de 60% de la variación, el diámetro de los vasos es la variable que agrupa a *F. tomentosa* en el Grupo II.

Los análisis multivariados realizados permitieron identificar la combinación de caracteres cualitativos y cuantitativos necesaria para identificar a las maderas del género *Forestiera*. A continuación, se presenta una clave dicotómica para las maderas de las especies del género *Forestiera* estudiadas en esta investigación:

### **Clave para la identificación de maderas del género *Forestiera*:**

- 1a** Radios predominantemente biseriados y triseriados, vasos de madera temprana mayores que 45  $\mu\text{m}$  de diámetro, pared de las fibras <3  $\mu\text{m}$  ..... **2**
- 2a** Fibras de longitud <750  $\mu\text{m}$ , cristales naviculares en parénquima radial ..... **3**
- 3a** Parénquima marginal escaso (1-3 bandas) ..... ***F. angustifolia* Torr.**
- 3b** Parénquima marginal abundante (5 o más bandas) ..... **4**
- 4a** Longitud de elementos de vaso <350  $\mu\text{m}$  ..... ***F. phillyreoides* (Benth.) Torr.**
- 4b** Longitud de elementos de vaso >350  $\mu\text{m}$  ..... ***F. durangensis* Standl.**
- 2b** Fibras de longitud >750  $\mu\text{m}$ , sin cristales en parénquima axial .... ***F. reticulata* Torr.**
- 1b** Radios predominantemente uniseriados, vasos de madera temprana menores que 45  $\mu\text{m}$  de diámetro, pared de las fibras >.3  $\mu\text{m}$  ..... **5**
- 5a** Fibras de longitud >750  $\mu\text{m}$ , cristales prismáticos en parénquima axial ..... **6**
- 6a** Series parenquimatosas de 2-4 células ..... ***F. racemosa* S.Watson**
- 6b** Series parenquimatosas de 5-8 células, cristalíferas ..... **7**
- 7a** Presencia de cristales prismáticos ..... ***F. rhamnifolia* Griseb.**
- 7b** Presencia de cristales prismáticos y naviculares ... ***F. rotundifolia* (Brandeggee) Standl.**
- 5b** Fibras de longitud <750  $\mu\text{m}$ , sin cristales ..... ***F. tomentosa* S.Watson**

Los caracteres anatómicos de la madera del género *Forestiera* son útiles para discriminar entre sus especies. Los diámetros y longitudes de elementos de vaso y fibras son especialmente importantes para diferenciar las maderas, a nivel de especie y entre poblaciones. El parénquima axial, los radios y los cristales son importantes para formar grupos en las especies estudiadas. Consideramos importante efectuar estudios en los que se ponga a prueba el valor taxonómico de los caracteres anatómicos de *Forestiera* aquí descritos. Además, resultaría relevante evaluar la relación entre la anatomía de la madera y el medio ambiente con la finalidad de explicar la eco-fisiología y su tolerancia ante el cambio climático.

### **Agradecimientos**

A Edgar Cabrera Acatitla y Abraham Hernández de la Rosa por su apoyo en la colecta de algunos ejemplares.

### **1.7 LITERATURA CITADA**

- Acosta Z., A. De la Caridad y M. Alfonso. 2019. Especies arbóreas del Jardín Botánico de Pinar del Río y sus potencialidades de uso. *Revista Cubana de Ciencias Forestales* 7: 111-124.
- Aguilar-Rodríguez, S. y J. Barajas-Morales. 2005. 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: 10.17129/botsoci.1712
- Aguilar-Rodríguez, S. y T. Terrazas. 2001. Anatomía de la madera de *Buddleja* L. (Buddlejaceae): análisis fenético. *Madera y Bosques* 7: 63-85. DOI: 10.21829/myb.2001.721312
- Al-Rais, A. H., A. Myers y L. Watson. 1971. The isolation and properties of oxalate crystals from plants. *Annals of Botany* 35: 1213-1218.
- Arévalo, R., B. W. van Ee, R. Riina, P. E. Berry y A. C. Wiedenhoeft. 2017. Force of habit: shrubs, trees and contingent evolution of wood anatomical diversity using *Croton* (Euphorbiaceae) as a model system. *Annals of Botany* 119: 563-579. DOI: 10.1093/aob/mcw243

- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy-history and perspectives. In: Baas P. (eds) *New Perspectives in Wood Anatomy*. Forestry Sciences, vol 1. Springer, Dordrecht. DOI: 10.1007/978-94-017-2418-0\_2
- Baas, P., P.M. Esser, M. E. T. van der Westen y M. Zandee. 1988. Wood anatomy of the Oleaceae. *IAWA Bulletin new series* 9: 103-182. DOI: 10.1163/22941932-90001064
- Baas P y Z. Xinying. 1986. Wood anatomy of trees and shrubs from China. I. Oleaceae. *IAWA Bulletin* 7: 195-220.
- Bodin, S. C., R. Scheel-Ybert, J. Beauchêne, J-F. Molino y L. Bremond. 2019. CharKey: An electronic identification key for wood charcoals of French Guiana. *IAWA Journal* 40: 70-91. DOI: 10.1163/22941932-40190227
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S.W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens y J.-S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127-135. DOI: 10.1016/j.tree.2008.10.008
- Boura, A., y D. De Franceschi. 2007. Is porous wood structure exclusive of deciduous trees? *Comptes Rendus Palevol* 6: 385-391. DOI: 10.1016/j.crpv.2007.09.009
- Brooks, C. J. 1977. A revision of the genus *Forestiera* (Oleaceae). Tesis doctoral, Departamento de Biología Universidad de Alabama. Alabama, Estados Unidos. 369 pp.
- Carlquist, S. 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. *Aliso* 9: 499-553. DOI:10.5642/ALISO.19800904.02
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin, Alemania. 436 pp. DOI: 10.1007/978-3-662-04578-7
- Carlquist, S. 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90: 901-940. DOI: 0.1139/b2012-048
- Chattaway, M. M. 1955. Crystals in woody tissue. Part I. *Tropical Woods* 102: 55-74.
- Cornejo, X. y C. Bonifaz. 2006. *Forestiera ecuadorensis* una nueva especie endémica de Oleaceae y un nuevo registro genérico para Ecuador. *Brittonia* 58: 78-82. DOI: 10.1663/0007-196X(2006)58[78:FEUNEE]2.0.CO;2
- Cosa, M. T., M. Hadid, N. Dottori y G. Bruno. 2002. Anatomía de órganos vegetativos en *Solanum palinacanthum*, *S. sisymbriifolium* y *S. euacanthum* (Solanaceae). *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 73: 27-38
- 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., Estados Unidos. 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: 591. DOI: 10.3390/cryst10070591
- De Juana Clavero, J.I. 2019. Notas sobre la taxonomía actual del género *Forestiera* (Oleaceae); las especies presentes en España. *Bouteloua* 28: 3-11.
- Dos Santos, K. C., G. U. Santos, C. F. Barros, F. Cavalcante y C. Henriques. 2019. Wood anatomy of seven *Stryphnodendron* species (Mimosoid clade - Caesalpinioideae - Leguminosae). *IAWA Journal* 40: 43-57. DOI: 10.1163/22941932-40190229
- Erşen, F. B. y N. Merev. 2016. Ecological wood anatomy of *Fraxinus* L. in Turkey (Oleaceae): Intraspecific and interspecific variation. *Turkish Journal of Botany* 40: 356-372. DOI:10.3906/bot-1506-43
- Farinaccio, M. A., M. V. Santiago, D. J. Machate, J. M. de Figueiredo, C. de Araujo, S. Galdino y R. do Carmo. 2021. Wood of *Aspidosperma* Sections *Aspidosperma* and *Pungentia* (Apocynaceae) from Mato Grosso Do Sul State, Brazil: Taxonomic Implications. *Systematic Botany* 46: 175-185. DOI: 10.1600/036364421X16128061189477
- Ghimire, B., D. C. Son, B. K. Park y S-H. Oh. 2020. Comparative wood anatomy of Korean *Viburnum* L. (Adoxaceae) and its taxonomic implication. *PhytoKeys* 156: 27-46. DOI: 10.3897/phytokeys.156.52031
- Giménez, A. M., J. G. Moglia, M. E. Figueroa, J. A. Díaz-Zírpolo y F. Calatayu. 2014. Comparative wood anatomy of *Maytenus* in Northwestern Argentina (South America). *Madera y Bosques* 20: 95-110.
- Govaerts, R. 2017. *Forestiera*. In: World checklist of selected plant families. <http://apps.kew.org/wcsp/qsearch.do> (consultado marzo de 2020).
- Gutiérrez, G., D. M. E. Siqueiros, C. H. E. Rodríguez, L. M. de la Cerda y G. E. Carranza. 2012. Estudio de caso: Usos potenciales de las plantas en tres áreas protegidas del estado de Guanajuato. En: CONABIO (Ed.). La biodiversidad en Guanajuato. Estudio de Estado. Vol. I. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)/Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato (IEE). Guanajuato, México. 262-265 pp.
- Gutiérrez, J., T. Terrazas & I. Luna-Vega. 2017. Morphometric analysis of *Milla biflora* (Asparagaceae: Brodiaeoideae), with an identification key for *Milla*. *Plant Ecology and Evolution* 150: 76-86. DOI: 10.5091/plecevo.2017.1276
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin new series* 10: 219-332.
- Johnston, J.C. 1957. Synopsis of the United States species of *Forestiera* (Oleaceae). *The Southwestern Naturalist* 2: 140-151. DOI: 10.2307/3669007
- Jorge, F., T. Quilhó y H. Pereira. 2000. Variability of fibre length in wood and bark in *Eucalyptus globulus*. *IAWA Journal* 21: 41-48. DOI: 10.1163/22941932-90000235

- Kiorapostolou, N., L. Da Sois, F. Petruzzellis, T. Savi, P. Trifilo, A. Nardini y G. Petit. 2019. Vulnerability to xylem embolism correlates to wood parenchyma fraction in angiosperms but not in gymnosperms. *Tree Physiology* 39: 1675-1684. DOI: 10.1093/treephys/tpz068/5519844
- Kobayashi, K., T. Kegasa, S. W. Hwang y J. Sugiyama. 2019. Anatomical features of Fagaceae wood statistically extracted by computer vision approaches: Some relationships with evolution. *PLoS ONE* 14: 1-13. DOI: 10.1371/journal.pone.0220762
- Marhold, K. 2011. Multivariate morphometrics and its application to monography at specific and infraspecific levels. In: Stuessy, T. y H. Lack (eds) *Monographic Plant Systematics: Fundamental Assessment of Plant Biodiversity*. Pp. 73-99.
- Marques, J. B. C., C. H. Callado, G. R. Rabelo, S. J. da Silva Neto y M. da Cunha. 2015. Comparative wood anatomy of species of *Psychotria* L. (Rubiaceae) in Atlantic Rainforest remnants of Rio de Janeiro State, Brazil. *Acta Botánica Brasilica* 29: 433-444. DOI: 10.1590/0102-33062015abb0006
- Martínez-Calderón, V. M., J. Sosa-Ramírez, J. A. Torres-González, A. G. Mendieta-Vázquez y M. H. Sandoval-Ortega. 2020. Propagación de *Forestiera phillyreoides*: una especie potencial para la restauración en el centro-norte de México. *Madera y Bosques* 26: 1-13. DOI: 10.21829/myb.2020.2622052
- Melandri, J. y N. Pernía. 2009. Wood anatomy of tribe Detarieae and comparison with tribe Caesalpinieae (Leguminosae, Caesalpinioideae) in Venezuela. *Revista de Biología Tropical* 57: 303-319. DOI: 10.15517/rbt.v57i1-2.11323
- Montaño-Arias, S. A., S. L. Camargo-Ricalde y R. Grether. 2016. Anatomía de la madera de tres especies de *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae) distribuidas en México. *Madera y Bosques* 22: 191-202. DOI: 10.21829/myb.2016.221486
- Montaño-Arias, S. A., R. Grether, S. L. Camargo-Ricalde, M. H. Flores-Olvera. 2020. Comparative wood anatomy of eight tree species of *Mimosa* sect. *Batocaulon* (Leguminosae) distributed in Mexico and their taxonomic implications. *Phytotaxa* 428: 209-227. DOI: 10.11646/phytotaxa.428.3.3
- Moya, R. y M. F. Tomazello. 2008. Variation in the wood anatomical structure of *Gmelina arborea* (Verbenaceae) trees at different ecological conditions in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56: 689-704. DOI: 10.15517/rbt.v56i2.5617
- Nardini, A., M. A. Lo Gullo y S. Salleo. 2011. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading? *Plant Science* 180: 604-611. DOI: 10.1016/j.plantsci.2010.12.011
- Oladipo, O. T. y A. O. Oyaniran. 2013. Taxonomic study of the wood anatomy of the genus *Ocimum* L. in Nigeria. *Ife Journal of Science* 15: 295-302. DOI: 10.1016/j.sajb.2013.02.053

- Pérez-Atilano, Y., A. Sánchez-González, T. Terrazas y. A. Vasco. 2018. Análisis morfológico y anatómico del complejo *Myriopteris lendigera* (Pteridaceae) en México. *Brittonia* 70: 40-49. DOI:10.1007/s12228-017-9496-y
- Ramírez-Roa, A. y G. Varela. 2011. Características anatómicas de hoja y flor con importancia taxonómica para la delimitación de cuatro especies en el género *Moussonia* (Gesneriaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 98: 413-429. DOI: 10.3417/2005150
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rohwer, J. G. 1996. Die frucht und samenstrukturen der Oleaceae. *Bibliotheca Botanica* 148: 1-177.
- Roskov Y., G. Ower, T. Orrell, D. Nicolson, N. Bailly, P.M. Kirk, T. Bourgoin, R.E. DeWalt, W. Decock, E. van Nieukerken, J. Zarucchi, L. Penev, eds. 2019. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019)
- Sánchez, D., S. Arias y T. Terrazas. 2013. Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia* 65: 368-385. DOI: 10.1007/s12228-012-9285-6
- Sass, J.E. 1958. Botanical microtechnique. Iowa State College Press. Iowa, Estados Unidos. 228 pp.
- Spicer, R. 2014. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany* 65: 1829-1848. DOI: 10.1093/jxb/ert459
- Stepanova, A. V., E. L. Kotina, P. M. Tilney y B-E. Van-Wyk. 2013. Wood and bark anatomy of *Hypocalyptus* support its isolated taxonomic position in Leguminosae. *South African Journal of Botany* 89: 234-239. DOI: 10.1007/s10482-019-01269-5
- Terrazas, T. y T. Wendt. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae): a numerical approach. *Brittonia* 47: 109-129. DOI: 10.2307/2806951
- Turner, B. L., H. Nichols, G. Denny y O. Doron. 2003. Atlas of the Vascular Plants of Texas. Vol. 1-Dicots. Sida, Bot. Misc., vol. 24.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902. DOI: 10.1016/j.rmb.2016.06.017
- Wickremasinghe, B. y T. Herat. 2006. A comparative wood anatomical study of the genus *Diospyros* L. (Ebenaceae) in Sri Lanka. *Ceylon Journal of Science* 35: 115:136.
- Yamallel, J. I. Y., J. J. Pérez, O. A. A. Calderón y E. J. T. Garza. 2012. Contenido de carbono total en los componentes de especies arbóreas y arbustivas en áreas con diferente uso, en el matorral espinoso tamaulipeco, en México. *Bosque* 33: 145-152. DOI: 10.4067/S0717-92002012000200004

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

## **CAPÍTULO 2: ANATOMÍA ECOLÓGICA DEL GÉNERO *Forestiera* POIR. EN MÉXICO**

### **ECOLOGICAL WOOD ANATOMY OF GENUS *Forestiera* POIR. IN MEXICO**

#### **2.1 RESUMEN**

El género *Forestiera* de la familia Oleaceae, presenta una amplia distribución en México, ya que 12 de sus especies se encuentran distribuidas en más de 90% de los estados de la República Mexicana. Sin embargo, se trata de un grupo con escaso conocimiento sobre su anatomía y las condiciones abióticas idóneas para su establecimiento. Esto hace al género un modelo idóneo para realizar estudios eco-anatómicos y también para generar Modelos de Distribución de Especies (MDE), por ello, en este trabajo se evalúa si las maderas de *Forestiera* son xeromórficas o mesomórficas y se pone a prueba si existe correlación entre los caracteres anatómicos y variables ambientales y edáficas. También se presenta un MDE con el objetivo de determinar las variables abióticas que más contribuyan a explicar la distribución del género en México. Se recolectaron maderas que fueron procesadas con técnicas histológicas estandarizadas con el objetivo de obtener variables anatómicas cualitativas y cuantitativas, también se llevó a cabo la recolección de datos de presencia del género a través de plataformas de libre acceso. Los datos obtenidos se evaluaron junto con variables abióticas mediante estadística multivariada para los caracteres anatómicos y con el algoritmo de MaxEnt para el MDE. Se encontró que la precipitación y la evapotranspiración se correlacionan de manera positiva con el diámetro de los vasos, el grosor de la pared de las fibras y la altura de los radios. En cuanto al MDE, se reporta que la precipitación y la altitud son las variables con mayor contribución para los modelos. Se encontraron variables ambientales que se correlacionan con caracteres anatómicos que

promueven la seguridad en la conducción y la eficiencia en el transporte de productos fotosintéticos. Los MDE producidos son válidos y pueden ser utilizados para planificar futuras colectas de especímenes de *Forestiera*.

**Palabras clave:** Correspondencia canónica, MaxEnt, MDE, suelo, xeromorfa.

## 2.2 ABSTRACT

Genus *Forestiera* of the family Oleaceae, has a wide distribution in Mexico, because 12 of its species are distributed in more than 90% of the states of the Mexican Republic. However, it is a group with scarce knowledge about its anatomy and the abiotic conditions suitable for its establishment. This makes the genus an ideal model to carry out eco-anatomical studies and also to generate Species Distribution Models (SDM), therefore, in this work we evaluate whether the woods of *Forestiera* are xeromorphic or mesomorphic and test whether there is a correlation between anatomical characters and environmental and soil variables. An SDM is also presented with the aim of determining the abiotic variables that most contribute to explaining the distribution of the genus in Mexico. Woods were collected and processed with standardized histological techniques, with the aim of obtaining qualitative and quantitative anatomical variables, collection of presence data of the genus was also carried out through open access platforms. Obtained data were evaluated together with abiotic variables using multivariate statistics for anatomical characters and MaxEnt algorithm for SDM. Precipitation and evapotranspiration correlate positively with vessel diameter, fiber wall thickness, and radius height. For the SDM, it is reported that precipitation and altitude are the variables with the greatest contribution to the models. We found environmental variables that correlate with anatomical characters that promote

driving safety and efficiency in the transport of photosynthetic products. The SDM produced are valid and can be used to plan future collections of *Forestiera* specimens.

**Keywords:** Canonical correspondence, MaxEnt, SDM, soil, xeromorphy.

## 2.3 INTRODUCCIÓN

La anatomía ecológica estudia la variación de los caracteres del xilema secundario con relación a variables ambientales. En particular, caracteres como los elementos traqueales, las fibras, la distribución del parénquima y la presencia de marcas de crecimiento, son aquellos que presentan mayor variación respecto a los factores macro y microambientales (Carlquist, 1988, 2012; Beeckman, 2016; Pandey, 2021). La madera de las especies se puede clasificar como xeromórfica, si tiene vasos abundantes y de diámetro angosto, la pared de los vasos es gruesa, así como elementos de vaso cortos, presencia de engrosamientos helicoidales, placas de perforación simples y marcas de crecimiento definidas. Cuando hay vasos anchos y escasos, ausencia de marcas de crecimiento y los elementos de vaso son largos y tienen placas de perforación escalariforme, se les clasifica como especies con madera mesomórfica (Carlquist, 1977; Carlquist, 2001; Sperry, 2003).

El uso de la estadística multivariada como los métodos de correlación, de regresión múltiple y el análisis de componentes principales ha permitido hacer más objetivas las interpretaciones eco-anatómicas de la madera. Con estas técnicas se ha encontrado, por ejemplo, que existe relación positiva o negativa entre la latitud, temperatura y humedad con los caracteres de vasos, fibras y radios (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2000, 2002; Moya y Tomazello, 2008; Boura *et al.*, 2011; De Villiers *et al.*, 2012; da Silva *et al.*, 2017; Noshiro *et al.*, 2020).

En México, la investigación eco-anatómica se centra en trabajos para floras regionales o bien a nivel de género o especie (Arias y Terrazas, 2001; Terrazas *et al.*, 2008). A nivel de floras, destacan los trabajos realizados en selvas bajas caducifolias (Barajas-Morales 1985; Ramírez-Martínez *et al.*, 2017), cuyas especies presentan maderas con un comportamiento xeromórfico, lo cual coincide con la disponibilidad de agua en ese tipo de vegetación. De manera contraria, los estudios de la madera de especies que habitan sitios húmedos, como los bosques mesófilos de montaña, reportan maderas con un comportamiento mesomórfico (Aguilar-Rodríguez *et al.* 2000, 2006, 2014).

A nivel de especie, Aguilar-Rodríguez *et al.* (2006) indicaron que la temperatura media anual, la temperatura máxima del período más cálido, la precipitación y la altitud tienen efecto en la longitud de las fibras y la densidad de los vasos de la madera de *Buddleja cordata* Kunth. Además, la porosidad de la madera de esta especie, se correlaciona con la altitud y la isothermalidad. Jiménez-Noriega *et al.* (2015) determinaron que la densidad de vasos y el número de radios de la madera de *Ribes ciliatum* Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult. son caracteres sensibles al gradiente altitudinal, los cuales decrecen conforme aumenta la altitud.

También se han reportado casos en los que no se ha encontrado correlación entre los caracteres anatómicos y las variables ambientales, como en el trabajo de Montaña-Arias *et al.* (2013), quienes evaluaron la resistencia a la sequía de cinco especies del género *Mimosa* L. y encontraron que las cinco especies estudiadas son poco resistentes al estrés hídrico, por lo que concluyen, que las cinco especies de *Mimosa* estudiadas pueden distribuirse en zonas secas debido a adaptaciones de otros órganos como las hojas y las raíces que contrarrestan la pérdida de agua.

Recientemente, Zumaya-Mendoza *et al.* (2019) analizaron la correlación entre las características del hábitat y los caracteres anatómicos de la madera de 25 especies del género *Iresine* P. Browne. Los autores de este trabajo encontraron que la disminución en la temperatura media anual y el incremento en la longitud de la planta, explican el grosor de la pared de los vasos, el diámetro de las punteaduras intervasculares y el grosor de la pared de fibras. También señalan que la precipitación anual es importante para explicar la variación en la altura de las plantas.

Los Modelos de Distribución de Especies (MDE) permiten identificar las variables ambientales que influyen en la distribución de las especies. Estos modelos establecen relaciones entre variables ambientales y datos de presencia, presencia-absencia o abundancias conocidas de especies. Los mapas resultantes se pueden interpretar como distribuciones potenciales o actuales de una especie (Illoldi y Escalante, 2008; Soberón *et al.*, 2017). Entre las aplicaciones de estos modelos, se tiene el poder predecir la distribución potencial de especies invasoras, entender patrones de endemismo y pronosticar cambios en la distribución bajo escenarios de cambio climático (Elith *et al.*, 2011). Además, es posible correlacionar características anatómicas con el nicho fundamental de las especies (Costa-Saura *et al.*, 2015).

MaxEnt es un algoritmo que se alimenta con datos de presencia, y representa la distribución espacial del nicho ecológico fundamental de las especies (Correia, 2019). En otras palabras, MaxEnt calcula la probabilidad de presencia de una especie, condicionada por el ambiente (Elith *et al.*, 2011). En México, se ha implementado MaxEnt en programas de conservación (Martínez-Méndez *et al.*, 2016), en el establecimiento de unidades productoras de germoplasma forestal (Reynoso Santos *et al.*, 2018), para modelar la

distribución futura bajo escenarios de cambio climático de diferentes grupos de plantas (Hernández-Ramos *et al.*, 2018), delimitar la probabilidad de presencia de plagas (Martínez-Rincón *et al.*, 2016) y para resolver problemas taxonómicos (Martínez-Méndez *et al.*, 2016). Sin embargo, aún no existen investigaciones en México, en las que los resultados de este algoritmo, se utilicen para analizar las correlaciones entre caracteres anatómicos y el nicho ecológico de las especies.

El género *Forestiera* Poir. pertenece a la familia Oleaceae, cuenta con 21 especies (De Juana Clavero, 2019) que se distribuyen desde Estados Unidos de América hasta Ecuador. En general se encuentran en matorrales xerófilos, pero algunas especies también se registran en bosques tropicales caducifolios, pastizales y encinares; comúnmente se establecen en pendientes rocosas y suelos calizos (Johnston, 1957; Brooks, 1977; García-Mendoza *et al.*, 1994; Valiente-Bonuet *et al.*, 1998; Rzedowski y Rzedowski, 2004; Ramírez-Noya *et al.*, 2011; Santiago *et al.*, 2016; Yañez *et al.*, 2017). En México, se distribuyen 12 especies (Johnston, 1957; Nesom, 2009; Roskov *et al.*, 2019), de las cuales, *F. durangensis* Standl., *F. macrocarpa* Brandegees, *F. phillyreoides* (Benth.) Torr., *F. racemosa* S.Watson, *F. rotundifolia* (Brandegee) Standl. y *F. tomentosa* S.Watson son endémicas al país (Villaseñor, 2016). Se ha registrado la presencia del género en 29 estados y, por lo tanto, cuenta con una amplia distribución en el territorio mexicano.

La presencia de las especies de *Forestiera* en un número importante de estados y su grado de endemismo en México, lo hacen un modelo idóneo para evaluar las características anatómicas de la madera, desde un enfoque ecológico, ya que se trata de un género del que se tiene un escaso conocimiento, el cual requiere ser estudiado y conservado. Debido a lo anterior, es importante conocer aspectos básicos, como el nicho fundamental de sus

especies. Por lo tanto, los objetivos de este trabajo fueron: a) determinar si las maderas de las especies del género *Forestiera* tienen un comportamiento xeromórfico o mesomórfico, b) evaluar si existe correlación entre los caracteres anatómicos del género *Forestiera* y las variables ambientales de los sitios de colecta, c) determinar si las variables abióticas y del suelo son importantes para explicar la distribución de las especies de *Forestiera* en México y d) determinar si existe correlación entre la anatomía de la madera y las variables ambientales que más contribuyen para explicar el nicho fundamental las especies de *Forestiera* estudiadas.

## **2.4 MATERIALES Y MÉTODO**

Los datos cualitativos y cuantitativos de las maderas de *Forestiera* fueron tomados de Ruiz-Valencia et al. (2021, en prep.). Con estos datos se llevaron a cabo los análisis estadísticos para determinar las correlaciones entre caracteres anatómicos y variables ambientales de los sitios de colecta (Cuadro 1).

### **2.4.1 Análisis estadístico**

Se calcularon los Índices de Vulnerabilidad (IV) y Mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977) para clasificar las maderas como xeromórficas o mesomórficas. Para ello, se utilizaron las mediciones del diámetro y densidad de los vasos, así como la longitud de los elementos de vaso.

Se elaboró una base de datos con los caracteres anatómicos de la madera. Las variables ambientales se obtuvieron de la Unidad de Informática para las Ciencias Atmosféricas y Ambientales, UNAM (UNIATMOS) (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2021). La matriz resultante, fue transformada con logaritmo para cumplir con el supuesto de normalidad

multivariada. Se realizó un análisis de correlación (Zelterman, 2015), y se procedió a realizar un Análisis de Correspondencia Canónico (CANOCO) para reconocer el conjunto de variables ambientales que se correlacionan con los atributos de la madera.

Posteriormente, se realizó un Análisis de Redundancia (RDA) para determinar qué porcentaje de variación en los caracteres es explicada por las variables abióticas (ter Braak y Verdonschot, 1995). Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico R 3.6.1 (R Core Team, 2019).

#### **2.4.2 Modelo de Distribución de Especies (MDE)**

Los datos de presencia de las especies de *Forestiera* se obtuvieron de la base de datos de Tropicos (tropicos.org), la Red de Herbarios del Noroeste de México (herbanwmex.net) y las bases de datos del Herbario Nacional (Dirección General de Repositorios Universitarios, UNAM, 2021), además de la plataforma Global Biodiversity Information Facility (GBIF <gbif.org>). En los casos donde se indica una localidad específica de colecta, se realizó la búsqueda de coordenadas con la plataforma en línea de Google Earth Versión 9.140.0.5 (earth.google.com), mientras que en los casos donde solo se indicó el estado o municipio, los datos no fueron tomados en cuenta para el modelo; tampoco se incluyeron datos repetidos ni aquellos que presentaran controversia en la identidad taxonómica de la colecta.

Para evitar la autocorrelación de los datos de presencia (Soberón *et al.*, 2000), se llevó a cabo un análisis de aleatoriedad. Cuando los datos no estaban distribuidos al azar, se realizó un análisis de patrones en el programa Ilwis 3.5.8.0, para seleccionar presencias al azar en el programa QGIS 3.10.13 (QGIS, 2021) y obtener sitios de entrenamiento para los

modelos. Se utilizaron las 19 variables ambientales producidas por UNIATMOS (Fernández-Eguiarte *et al.*, 2021) y las variables de suelos de Cruz-Cárdenas *et al.* (2014). Con el objetivo de evitar el sobreajuste de los modelos (Peterson y Nakazawa, 2008), se realizó un análisis de componentes principales y se tomó en cuenta las variables que explican 80% de la variación en los datos de presencia. Las pruebas previas a la modelación, se realizaron en el programa R 3.6.1 (R Core Team, 2019).

Los modelos se generaron con el algoritmo MaxEnt versión 3.4.1 (Phillips *et al.*, 2006; Phillips y Dudik, 2008), se solicitó una salida logística, con 75% de los datos utilizados para entrenar el modelo y 25% para validarlo (Martínez-Méndez *et al.*, 2016). Se desactivaron las opciones “Extrapolate” y “Do clamping”, ya que estos parámetros se utilizan en trabajos de transferencia de nicho (Owens *et al.*, 2013). Los parámetros restantes fueron los “default” de MaxEnt.

Para determinar la validez de los modelos, se utilizó el área bajo la curva (AUC) del análisis ROC (Receiver Operating Characteristic) y se consideró que los modelos con valores de 0.50 a 0.60 representan modelos insuficientes; de 0.60 a 0.70 son pobres; de 0.70 a 0.80 son modelos medianamente aceptables; de 0.80 a 0.90 son buenos y de 0.90 a 1, excelentes (Araujo y Guisan, 2006; Phillips *et al.* 2006; Pearson *et al.*, 2007). También se realizó una prueba binomial para cada modelo, utilizando el programa R 3.6.1 (R Core Team, 2019), con el objetivo de evaluar si un modelo en particular es mejor que otro tomado al azar (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014). Para determinar el número de éxitos, se utilizó como base los valores logísticos que se encontraron por arriba del umbral de corte de MaxEnt (Cumulative Threshold=10).

Los mapas resultantes se reclasificaron en el programa QGIS 3.10.13 (QGIS, 2021), utilizando el umbral de corte (Cumulative Threshold=10), para obtener capas booleanas, que se proyectaron mediante la Proyección Conforme Cónica de Lambert, con datum WGS84. Para evaluar la correlación entre caracteres anatómicos y las características del nicho de *Forestiera*, se realizaron análisis de correlación simple (Warton *et al.*, 2006).

## 2.5 RESULTADOS

Los caracteres cuantitativos de las maderas se resumen en el Cuadro 2, así como en las figuras 1 y 2. En este estudio no se encontraron relaciones alométricas entre los tipos celulares de las maderas y la altura o diámetro de los individuos ( $P > 0.05$ ), por lo tanto, estas dos variables no se tomaron en cuenta para analizar las relaciones eco-anatómicas.

### 2.5.1 Índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía.

Los IV e IM de las especies en los distintos sitios de colecta se muestran en el Cuadro 3. Respecto al IV, la mayoría de las especies tuvo un valor menor que 1. Sin embargo, una de las poblaciones de *F. reticulata* tuvo un valor considerado como mesomórfico (IM= 3.07). El IM fue menor que 200 en nueve de las poblaciones, mientras que en las cinco restantes, los valores fueron superiores a 200.

### 2.5.2 Análisis CANOCO y RDA.

El Análisis de Correspondencia Canónico (Cuadro 4) indicó que las primeras tres variables canónicas, son estadísticamente significativas (Wilk's  $\lambda$ ,  $P = 0.002$ ). La primera variable canónica, explicó 40% de la variación, la segunda 27% y la tercera 14%. El análisis de redundancia indicó que la precipitación del trimestre más cálido (BIO18) explica 40% de la variación en la altura de los radios, 12.5% del lumen de las punteaduras y 37%

de la pared de las fibras. La evapotranspiración anual, explica 43.5% de la altura de los radios y 40% de la pared de las fibras. El 23% de la variación de la pared de los vasos de la madera tardía se explica con la precipitación del trimestre más húmedo, la precipitación de los meses húmedos (22.7%) y la precipitación del trimestre más frío (18.5%).

Cuadro 1. Localización de los sitios de recolecta de las especies de *Forestiera* estudiadas, se indica el tipo de vegetación (SBC=Selva Baja Caducifolia, MX=Matorral Xerófilo, BT=Bosque Templado), latitud y longitud.

Especie	Estado	Municipio	Tipo de Vegetación	Latitud	Longitud
<i>F. angustifolia</i>	Querétaro	Huimilpan	SBC	20.515	-100.331
	Puebla	Tzicatlacoyan	SBC	18.862	-98.045
	Oaxaca	Santiago Miltepec	SBC	17.975	-97.684
<i>F. durangensis</i>	Guanajuato	San José Iturbide	MX	20.909	-100.441
	Guanajuato	León	SBC	21.207	-101.559
<i>F. phillyreoides</i>	Querétaro	Huimilpan	SBC	20.515	-100.331
	Guanajuato	León	SBC	21.207	-101.559
	Oaxaca	Sn. Juan Cuicatlán	SBC	17.746	-96.938
<i>F. racemosa</i>	Querétaro	Landa de Matamóros	BT	21.224	-99.149
<i>F. reticulata</i>	Querétaro	Cadereyta	SBC	20.732	-99.712
	Querétaro	Landa de Matamóros	BT	21.283	-99.171
<i>F. rhamnifolia</i>	Oaxaca	Ixtepec	SBC	16.66	-95.021
<i>F. rotundifolia</i>	Puebla	Huatlatlauca	MX	18.742	-98.082
<i>F. tomentosa</i>	Puebla	Caltepec	SBC	18.181	-97.478

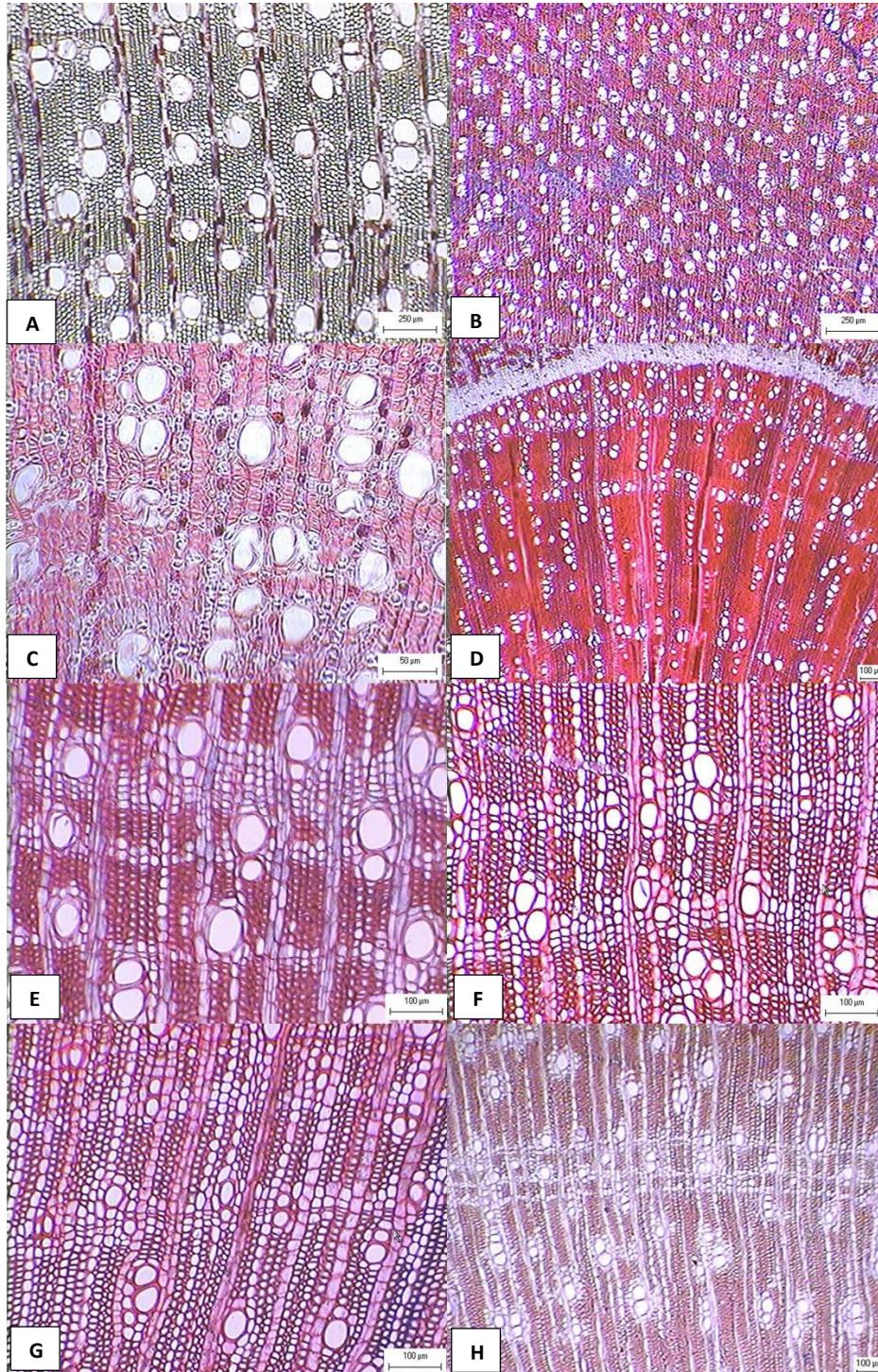


Figura 1. Sección transversal de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. *F. racemosa*, B. *F. rotundifolia*, C. *F. rhamnifolia*, D. *F. tomentosa*, marcas de crecimiento delimitadas por vasos y fibras E. *F. phillyreoides*, parénquima marginal abundante, F. *F. durangensis*, parénquima marginal escaso, G. *F. angustifolia*, parénquima vasicéntrico H. *F. reticulata*, porosidad semianular.

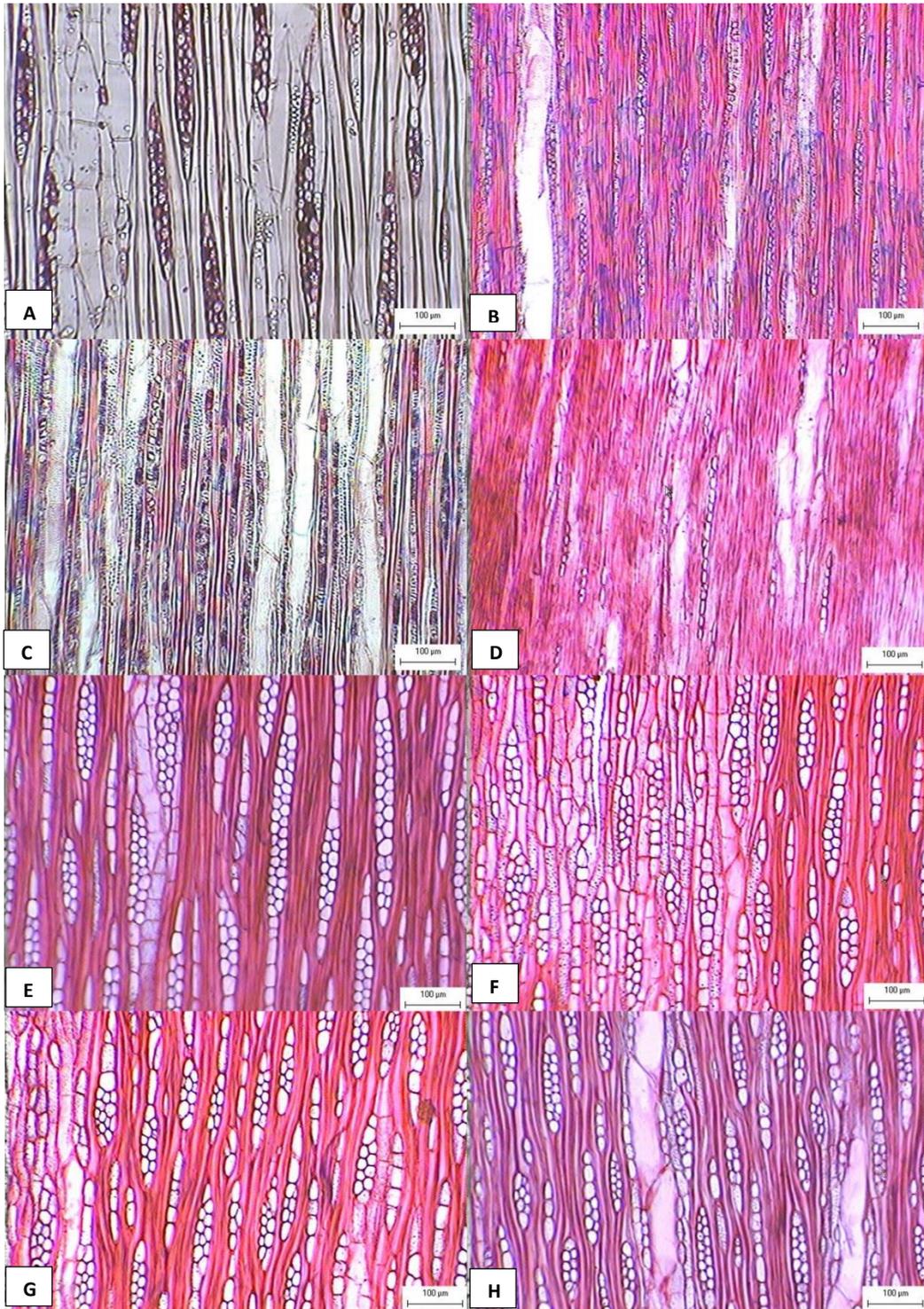


Figura 2. Sección tangencial de las especies de *Forestiera* estudiadas. A. *F. racemosa*, B. *F. rotundifolia*, series cristalíferas, C. *F. rhamnifolia*, cristales prismáticos, D. *F. tomentosa*. E. *F. phillyreoides*, F. *F. durangensis*, G. *F. angustifolia*, series parenquimatosas de 2-4 células y H. *F. reticulata*, radios uniseriados a triseriados.

Cuadro 2. Media de las mediciones realizadas en los individuos de las poblaciones de *Forestiera* recolectadas. Dvmtr=Lumen de vasos de la madera tardía; Pvmtr=Pared de vasos de la madera tardía; Dfib=Diámetro de fibras; Pfib=Pared de las fibras; Alto rm=Altura de radios multiseriados; Alto ru=Altura de radios uniseriados; Dpunt=Diámetro de punteaduras intervasculares; LV= Longitud de elementos de vaso; LF=Longitud de fibras; V/mm<sup>2</sup>=Vasos por milímetro cuadrado; IV=Índice de Vulnerabilidad; IM=Índice de Mesomorfía

Especie	Dvmtr ( $\mu\text{m}$ )	Pvmtr ( $\mu\text{m}$ )	Dfib ( $\mu\text{m}$ )	Pfib ( $\mu\text{m}$ )	Alto rm ( $\mu\text{m}$ )	Alto ru ( $\mu\text{m}$ )	Dpunt ( $\mu\text{m}$ )	LV	LF	V/mm <sup>2</sup>	IV	IM
<i>F. angustifolia</i>	17.26	3.52	11.54	2.12	210.68	167.25	2.19	356.97	681.95	69.6	0.41	144.95
	20.06	3.27	10.14	3.22	193.20	129.21	1.97	368.51	856.41	41.64	0.94	346.97
	17.15	3.73	9.47	3.57	233.85	169.53	2.45	717.95	301.84	53	0.54	387.63
<i>F. durangensis</i>	15.29	3.39	10.79	2.35	242.17	201.21	1.49	364.57	761.41	48	0.7	256.54
	17.02	3.17	9.61	2.41	229.29	179.65	2.39	374.33	678.44	55.5	0.52	194.85
<i>F. phillyreoides</i>	20.11	3.26	7.99	2.53	309.70	194.15	2.47	329.08	739.23	51.1	0.65	213.5
	19.32	3.21	9.72	2.52	249.17	240.47	2.35	457.65	745.04	75	0.43	198.54
	12.31	2.78	7.57	2.30	91.07	42.69	3.19	158.98	454.39	50.6	0.58	92.77
<i>F. racemosa</i>	8.75	2.83	4.19	4.55	411.61	264.50	2.27	285.90	768.27	384.6	0.03	9.77
<i>F. reticulata</i>	19.67	3.88	10.38	2.69	194.47	142.93	1.67	260.39	639.02	64.6	0.48	125.89
	62.29	5.63	15.05	3.43	396.38	174.86	3.88	263.21	989.21	27	3.07	808.13
<i>F. rhamnifolia</i>	13.91	4.62	4.08	5.05	273.23	195.91	2.54	455.53	1015.07	129.2	0.18	80.75
<i>F. rotundifolia</i>	12.88	3.46	12.06	6.48	214.67	159.82	2.96	336.04	827.65	110.2	0.23	75.81
<i>F. tomentosa</i>	11.79	2.64	6.39	3.16	181.13	136.04	2.56	205.80	342.66	33.18	0.59	120.91

Cuadro 3. Coeficientes canónicos de las tres primeras variables canónicas para las variables ambientales y anatómicas.

Variables ambientales	CCA1	CCA2	CCA3
Precipitación del trimestre más cálido	<b>0.467</b>	0.284	0.335
Precipitación del trimestre más frío	0.235	0.135	<b>0.391</b>
Evapotranspiración anual	<b>0.445</b>	0.26	<b>0.397</b>
Evaporación del trimestre más seco	0.135	0.046	0.164
Precipitación de los meses húmedos	0.333	0.18	<b>0.423</b>
Precipitación de los meses secos	0.135	0.044	0.157
Latitud	0.379	<b>0.444</b>	0.042
Longitud	<b>0.529</b>	<b>0.534</b>	0.116
Precipitación del mes más seco	0.241	0.077	0.374
Precipitación del trimestre más húmedo	0.266	0.127	<b>0.419</b>
Precipitación del trimestre más seco	0.127	0.197	0.259
Variables anatómicas	CCA1	CCA2	CCA3
Diámetro de vasos de madera temprana	0.057	0.043	0.015
Pared de vasos de madera temprana	0.076	0.003	0.009
Diámetro de vasos de madera tardía	0.08	0.038	0.029
Pared de vasos de madera tardía	0.04	0.022	<b>0.142</b>
Diámetro de fibras	0.101	0.033	0.005
Pared de fibras	<b>0.22</b>	0.093	0.093
Altura de radios multiseriados	<b>0.35</b>	0.013	0.011
Ancho de radios multiseriados	0.029	0.036	0.013
Altura de radios uniseriados	0.039	0.041	0.005
Ancho de radios uniseriados	0.005	0.073	0.004
Lumen de punteaduras	0.062	<b>0.227</b>	0.109
Longitud de elementos de vaso	0.023	0.016	0.011
Longitud de fibras	0.019	0.004	0.007

### 2.5.3 Modelo de distribución potencial.

El análisis de aleatoriedad indicó que los registros de seis de las especies presentaron niveles bajos de agregación ( $G(r) \approx 0.7$ ), por lo tanto, se utilizaron 25% de los registros para entrenar los modelos de nicho. Los datos de presencia para *F. reticulata* y *F. rotundifolia*, presentaron valores altos de agregación (0.85 y 0.9 respectivamente), por lo tanto, se realizaron selecciones aleatorias, resultando en diez registros para validar el modelo de *F. reticulata* y siete para el de *F. rotundifolia*. El AUC indicó que los modelos son aceptables a excelentes con valores entre 0.71 y 0.94. La prueba binomial corroboró la validez de los modelos, ya que, en todos los casos, se rechazó la hipótesis nula ( $P < 0.05$ ), y, por lo tanto, los modelos obtenidos fueron mejores que cualquier otro tomado al azar. Los intervalos de confianza encontrados, fueron desde 0.85 hasta 1 (Cuadro 4).

Las variables ambientales más importantes para los modelos de distribución (Fig. 4), fueron el Modelo Digital de Elevación (MDE) y la precipitación del mes más seco (Cuadro 4), excepto para *F. angustifolia*, especie donde la conductividad eléctrica fue la variable abiótica que mayor contribución tuvo en el modelo (30%). Las otras propiedades del suelo que tuvieron una contribución importante en los modelos fueron el calcio (Ca), el sodio (Na) y el pH. Para *F. racemosa*, el sodio fue la variable más importante (24%) en el modelo de distribución de esta especie (Cuadro 4).

Una vez que se conocieron las variables con mayor contribución en los MDE de las especies de *Forestiera* estudiadas, se llevaron a cabo análisis de regresión simple entre todos los caracteres anatómicos y las variables abióticas de los sitios donde se recolectó el material para esta investigación. Los resultados indican que existe un efecto significativo de la precipitación del mes más seco (BIO14) y la altitud sobre la altura de los radios y las paredes

de las fibras de las especies de *Forestiera* estudiadas ( $P<0.05$ ). En el caso de *F. angustifolia*, se encontró que conductividad eléctrica tiene efecto significativo ( $P<0.05$ ) en la longitud de los radios y el diámetro de los vasos de la madera temprana (ANEXO 2).

Cuadro 4. Valores del Área Bajo la Curva (AUC), prueba binomial e intervalos de confianza de los modelos de distribución de las especies de *Forestiera* estudiadas. MDE=Modelo Digital de Elevación; BIO14=Precipitación del mes más seco; Ca=Calcio; Na=Sodio; CE=Conductividad Eléctrica; pH=Potencial de Hidrógeno.

Especie	AUC del modelo	Prueba binomial	Intervalo de confianza	MDE (%)	BIO14 (%)	Ca (%)	Na (%)	CE	pH
<i>F. angustifolia</i>	0.77	$3.64e^{-12}$	0.92-1	-	12	-	-	<b>30</b>	-
<i>F. durangensis</i>	0.76	$1.91e^{-06}$	0.85-1	<b>29</b>	19	-	3	-	-
<i>F. phillyreoides</i>	0.87	$2.20e^{-16}$	0.95-1	<b>24</b>	7	10	1	-	-
<i>F. racemosa</i>	0.92	$2.91e^{-11}$	0.91-1	21	21	-	<b>24</b>	-	-
<i>F. reticulata</i>	0.85	$5.82e^{-11}$	0.91-1	<b>25</b>	21	-	-	-	21
<i>F. rhamnifolia</i>	0.71	$1.91e^{-06}$	0.85-1	<b>26</b>	9	3	0	-	-
<i>F. rotundifolia</i>	0.94	$7.45e^{-09}$	0.89-1	<b>22</b>	16	-	-	-	-
<i>F. tomentosa</i>	0.87	$1.46e^{-11}$	0.92-1	22	<b>29</b>	0	-	-	-

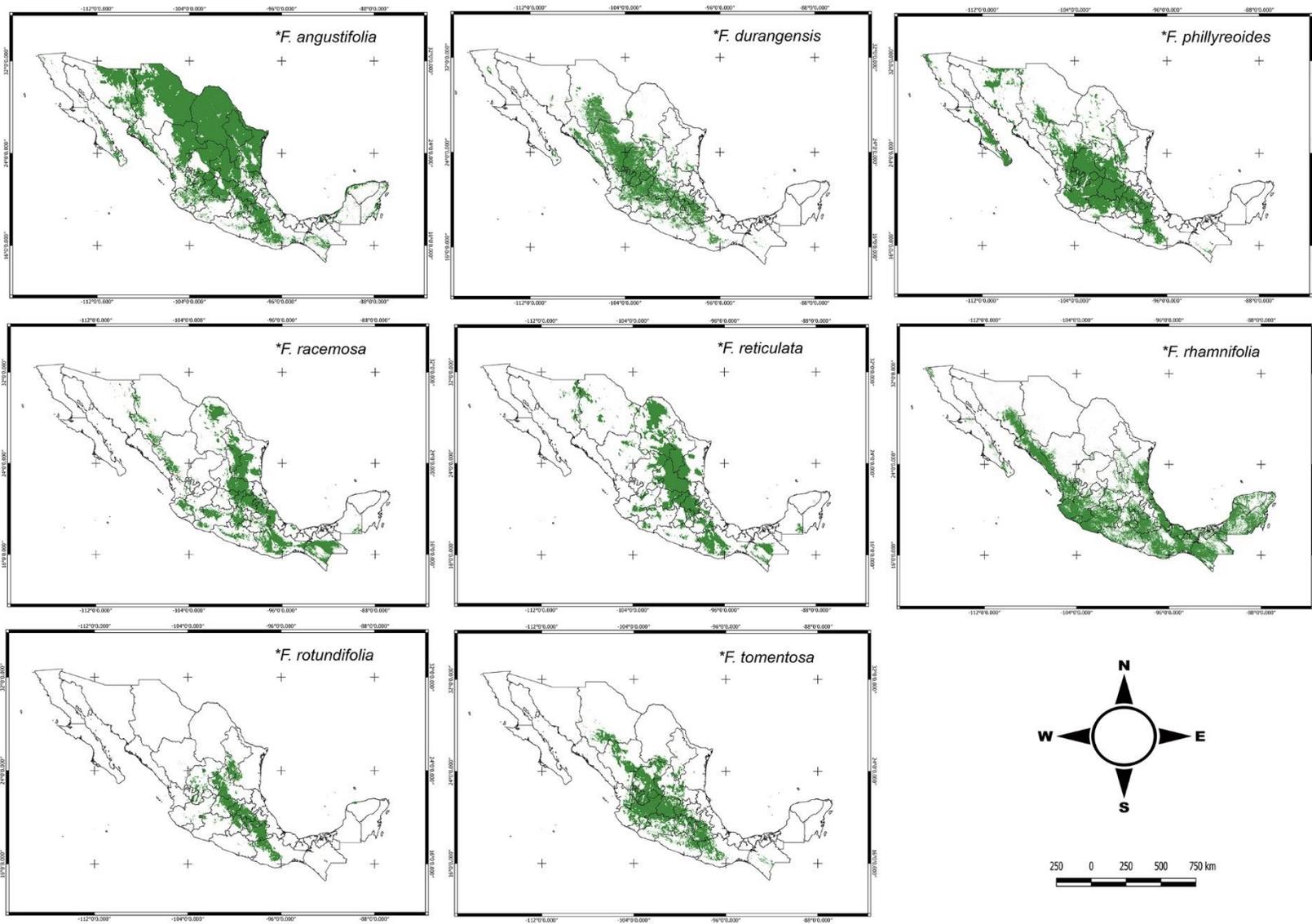


Figura 3. Modelos de Distribución de Especies para el género *Forestiera* en México, generados con variables ambientales y edafológicas.

## 2.6 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las especies del género *Forestiera* estudiadas en este trabajo, presentan marcas de crecimiento distinguibles, vasos angostos que forman hileras radiales, paredes gruesas en vasos y de delgadas a gruesas en las fibras, además de placas de perforación simple. De acuerdo con Carlquist (1977, 2001), estos caracteres cualitativos y cuantitativos son típicos de maderas xeromórficas, debido a que permiten realizar una conducción que, aunque menos eficiente, es más segura para las plantas, porque se disminuyen los eventos de cavitación, lo cual es importante para especies que se distribuyen en sitios con temporadas de sequía prolongadas, donde se puede presentar estrés hídrico (Carlquist, 2012).

Respecto a los índices de vulnerabilidad, solo la población de *F. reticulata* colectada en Landa de Matamoros, Qro. tiene un índice de vulnerabilidad mayor que 1. El índice del resto de las poblaciones es indicador de xeromorfia ( $< 1$ ), por lo tanto, se considera que tienen la capacidad de soportar estrés hídrico (Carlquist, 1977). Estos resultados son congruentes con los sitios donde se colectaron las especies estudiadas, ya que se caracterizan por presentar climas cálidos y semiáridos (INEGI, 2008). En este tipo de ambientes se ha observado que el diámetro de los vasos es angosto y la longitud de los elementos de vaso es corta, además, los vasos tienden a agruparse más que en lugares con mayor precipitación (Rury, 1985; Lindorf, 1994; Montañó-Arias *et al.*, 2013; Beekman, 2016; Delbón *et al.*, 2021). Estos caracteres se consideran adaptaciones que se relacionan con la eficiencia y seguridad conductiva de las maderas (Mauseth y Plemos-Rodriguez, 1998; Sperry, 2003), lo que es relevante para aquellas especies que se distribuyen en ambientes con estacionalidad marcada, como es el caso de *Forestiera* (INEGI, 2008).

En el presente estudio, cinco de las catorce poblaciones tienen IM mayor que 200, por lo que se consideran indicadores de mesomorfía de acuerdo con el criterio de Carlquist (1977). Este autor también menciona que la longitud de los elementos de vaso puede ser controlada por diferentes aspectos morfogénéticos. Se ha reportado que la longitud de los elementos de vaso de *Forestiera* es importante para separar grupos de especies (Ruiz-Valencia *et al.*, 2021 en prep.), por lo que es un carácter que tiene un potencial valor taxonómico. Por otro lado, las poblaciones presentaron IM que exceden 200 pero no 400, con excepción de la población de *F. reticulata* (Cuadro 3) que se colectó en Landa de Matamoros, donde el clima es templado subhúmedo (INEGI, 2008). Sin embargo, en otros trabajos realizados en ambientes mésicos, los valores del IM exceden de 1000 en maderas mesomórficas (Carlquist, 1977b; Rury, 1985; Lindorf, 1997; Marcati *et al.*, 2014; Ersen y Merev, 2016); debido a esto, se puede considerar que la longitud de los elementos de vaso en *Forestiera* no es un carácter que se pueda utilizar para evaluar si las maderas presentan comportamiento xeromórfico o mesomórficos.

Los análisis CANOCO y RDA revelaron que la precipitación y la evapotranspiración se correlacionan con la pared de los vasos de la madera tardía, el grosor de la pared de las fibras y la altura de los radios (Fig. 4). Se sabe que la precipitación se correlaciona con las dimensiones de los tipos celulares de la madera (Rita *et al.*, 2015; Pandey, 2021), ya que existen estudios en los que se reporta que la precipitación tiene influencia en el grosor de la pared, el diámetro de los vasos y la altura de los radios (Alves y Angyalossy-Alfonso, 2002; Zumaya-Mendoza *et al.*, 2019). En este trabajo, se encontró una relación proporcional entre la precipitación y las paredes de las fibras, así como con la altura de los

radios, ya que estos caracteres anatómicos tienen mayores dimensiones en sitios con mayor cantidad de lluvia en temporadas cálidas (Fig. 4).

Respecto a la relación precipitación-vasos, es ampliamente conocida la correlación del diámetro de los vasos con la cantidad de lluvia (Woodcock y Ignas 1994; Carlquist, 2001; Schreiber *et al.*, 2015), lo cual se corrobora en este estudio. Esta relación se presenta debido a que la activación del cámbium vascular depende de la disponibilidad de agua, siendo esta la razón de la presencia de marcas de crecimiento delimitadas por vasos de diferentes diámetros (Begum *et al.*, 2013, 2018; Giagli *et al.*, 2016; Rahman *et al.*, 2019). Por otro lado, la correlación entre la precipitación y el grosor de la paredes de las fibras puede explicarse debido a que, en épocas de sequía, es importante la presencia de fibras con paredes gruesas, que aporten resistencia a implosión en los vasos (Jacobsen *et al.*, 2005) que devengan en eventos de cavitación.

La evapotranspiración también explica la variación en las paredes de las fibras y la altura de los radios de las maderas de *Forestiera*. Se sabe que la evapotranspiración y la precipitación son factores que están altamente correlacionados (Zhang y Wang, 2021), por lo que resulta congruente la presencia de ambos factores correlacionándose con las dimensiones de fibras y radios. Es importante tomar en cuenta que las especies de *Forestiera* pueden mantener las hojas si hay agua disponible (Brooks, 1977; Martínez-Calderón *et al.*, 2020), por este motivo, se sugiere evaluar en trabajos posteriores el comportamiento fisiológico de las especies del género y su correlación con caracteres de la madera.

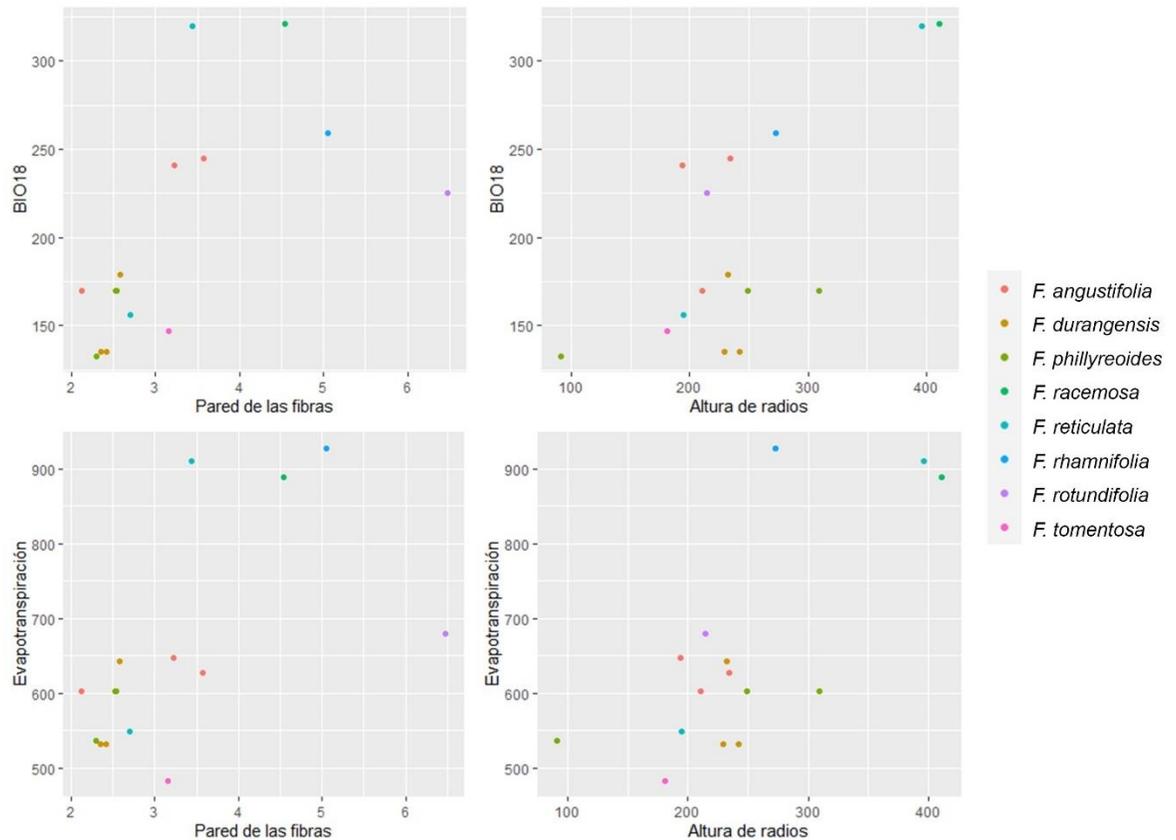


Figura 4. Relación entre la precipitación del trimestre más cálido (BIO18) y la evapotranspiración, con la pared de las fibras y el alto de los radios en las especies de *Forestiera* estudiadas.

VARIABLES relacionadas con la precipitación han sido reportadas en otros estudios donde se realizan MDE para miembros de la familia Oleaceae como *Olea* L. (Ashraf *et al.*, 2016). Esto también se encontró en los modelos producidos en este trabajo por el algoritmo de Maxent, ya que una de las variables con mayor contribución para explicar los sitios idóneos para la presencia de *Forestiera* en México es la precipitación del mes más seco (BIO14). Se ha reportado que la fructificación de *Forestiera* se sincroniza con la época de sequía (Rzedowski y Rzedowski, 2004; Martínez-Calderón *et al.*, 2020), por lo que la humedad

disponible en este período es importante para la producción de frutos con la consecuente dispersión de semillas de este género y por lo tanto, de su presencia en determinados sitios.

El calcio, el sodio, el pH y la conductividad eléctrica son variables con una importante contribución para los MDE de las especies de *Forestiera* estudiadas; en otros trabajos se ha reportado que las propiedades del suelo tienen una contribución importante para los MDE (Leal-Nares *et al.*, 2012; Dubuis *et al.*, 2014; Beauregard y de Blois, 2014; Cruz-Cárdenas *et al.*, 2014, 2016; Velazco *et al.*, 2017; McMahon *et al.*, 2021). Por ello, se propone realizar estudios en los que se evalúe la importancia de las propiedades del suelo para el establecimiento de plántulas especies de *Forestiera*.

Otro de los factores ambientales con mayor contribución a los modelos es el Modelo Digital de Elevación (MDE). Está ampliamente estudiado el efecto de la altitud en la presencia y abundancia de especies (MacArthur, 1972; Vasic *et al.*, 2016; Moradi *et al.*, 2020; Di Musciano *et al.*, 2021). Asimismo, existen estudios en los que se ha reportado que la elevación tiene una contribución importante en los modelos de distribución de especies (Cruz-Cárdenas *et al.*, 2016; Aceves-Rangel *et al.*, 2018; García-Aranda *et al.*, 2018). En este trabajo, los datos de presencia indican que las especies de *Forestiera* estudiadas se encuentran en altitudes que van de 18 a 2769 m ((Dirección General de Repositorios Universitarios, UNAM, 2021)); la mayor cantidad de registros, se encuentra entre 1400 m y 2200 m (Fig. 5). *F. rhamnifolia* es la que se encuentra a una menor altitud, casi a nivel del mar (18 m), mientras que *F. durangensis* llega hasta los 2769 m; con esto se puede indicar que *Forestiera* tiene un amplio rango de distribución respecto al gradiente altitudinal en México.

Anteriormente se había reportado que *F. angustifolia*, se encuentra distribuida entre 1900 y 2000 m en la región del Bajío (Rzedowski y Rzedowski, 2004). En este trabajo, se encontró que la especie antes mencionada se encuentra entre 50 m y 2148 m, de acuerdo con los registros obtenidos del Portal de Datos Abiertos UNAM (2020). Esto mismo se encontró en *F. phillyreoides*, que se distribuye desde los 200 m hasta los 2734 m, pero solo se tenía registro de presencias entre 1700 y 2400 m (Rzedowski y Rzedowski, 2004). De acuerdo con los resultados obtenidos, se propone tomar en cuenta los resultados obtenidos en los MDE para re-enfocar los esfuerzos de muestreo en aquellos lugares que no han sido explorados, pero que presentan condiciones idóneas para la presencia de especies. Además, estos modelos pueden ser importantes para conocer aspectos fenológicos de especies poco estudiadas como las que integran a *Forestiera*.

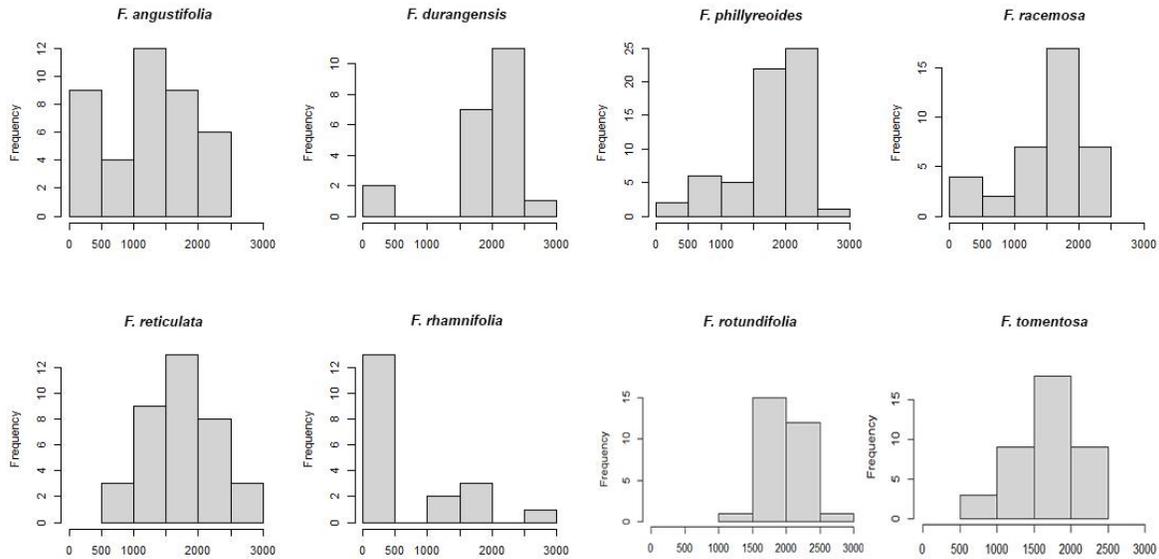


Figura 5. Registros del género *Forestiera* a lo largo del gradiente altitudinal de su distribución.

Costa-Saura *et al.* (2016), ya habían indicado que existe correlación entre las características del nicho y las variables foliares de especies con distribución mediterránea. Esto coincide con lo reportado en este trabajo, con caracteres anatómicos de la madera de especies de *Forestiera*. A partir de estos resultados, se puede suponer que es importante evaluar si los resultados de los MDE se correlacionan con caracteres morfológicos, anatómicos y fisiológicos de las especies.

Las maderas de las especies de *Forestiera* estudiadas, se pueden considerar como xeromórficas por la combinación de caracteres cualitativos e Índices de Vulnerabilidad propios de especies resistentes al estrés hídrico. Algunos de los IM calculados, son indicadores de mesomorfía, esto puede deberse a que la longitud de los elementos de vaso de las especies de *Forestiera* tiene un potencial valor taxonómico, aseveración que será

comprobada en estudios posteriores. La precipitación y la evapotranspiración son las variables más importantes para explicar la variación en las dimensiones de las células de las maderas estudiadas, debido a que el agua es un recurso fundamental para la actividad cambial en plantas con distribución en sitios con estacionalidad marcada.

Respecto a los MDE, la precipitación y la altitud son las variables más importantes para explicar la distribución de *Forestiera* en México. Estas mismas variables abióticas, presentan correlaciones significativas con las variables anatómicas de las especies estudiadas. También se encontró que variables edáficas tienen contribuciones importantes para los modelos, por ello se recomienda incorporar las variables edáficas en los MDE de plantas mexicanas. Un punto a para futuros estudios es conocer si las variables aquí seleccionadas se correlacionan con características foliares y fisiológicas en *Forestiera*.

## 2.7 LITERATURA CITADA

- Aceves-Rangel, L. D., Méndez-González, J., García-Aranda, M. A. y Nájera-Luna, J. A. (2018). Distribución potencial de 20 especies de pinos en México. *Agrociencia* 52: 1043-1057.
- Aguilar-Alcántara, M., Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T. (2014). Anatomía de la madera de doce especies de un bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 20 (3): 69-86.
- Aguilar-Rodríguez, S., Barajas-Morales, J., Tejero-Díez, J. D. (2000). Anatomía de maderas de México: Especies de un bosque mesófilo de montaña. *Publicaciones Especiales del Instituto de Biología* 17.
- Aguilar-Rodríguez, S. y Castro-Plata, B. J. (2006). Anatomía de la madera de doce especies del bosque mesófilo de montaña del Estado de México. *Madera y Bosques* 12 (1): 95-115.
- Aguilar-Rodríguez, S., Terrazas, T. y López-Mata, L. (2006). Anatomical wood variation of *Buddleja cordata* (Buddlejaceae) along its natural range in Mexico. *Trees: Structure and Function* 20: 253-261.
- Alves, E. S. y Angyalossy-Alfonso, V. (2000). Ecological trends in the wood anatomy of

- some brazilian species. 1. Growth rings and vessels. IAWA Journal 21: 3-30.
- Alves, E. S. y Angyalossy-Alfonso, V. (2002). Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 2. Axial parenchyma, rays and fibres. IAWA Journal 23: 391-418.
- Araujo, M. B. y A. Guisan. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modeling. Journal of Biogeography 33 10: 1677-1688.
- Arias, S., y Terrazas, T. (2001). Variación en la anatomía de la madera de *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 2: 157-169.
- Ashraf, U., Ali, H., Chaudry, M. N., Ashraf, I., Batool, A. y Saqib, Z. (2016). Predicting the potential distribution of *Olea ferruginea* in Pakistan incorporating climate change by using Maxent Model. Sustainability 8: 722.
- Barajas-Morales, J. (1985). Wood structural differences between trees of two tropical forests in Mexico. IAWA Bulletin new series 6: 349-353.
- Beauregard, F. y de Blois, S. (2014). Beyond a climate-centric view of plant distribution: Edaphic variables add value to distribution models. PLoS ONE 9: e92642.
- Beeckman, H. (2016). Wood anatomy and trait-based ecology. IAWA Journal 37: 127-151.
- Begum, S., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Oribe, Y. y Funada, R. (2013). Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees. Physiologia Plantarum 147: 46-54.
- Begum, S., Kudo, K., Rahman, M. H., Nakaba, S., Yamagishi, Y., Nabeshima, E., Oribe, Y. *et al.* 2018. Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. Trees 32: 3-15.
- Boura, A., Pechon, T. le, & Thomas, R. (2011). Wood anatomy of the mascarene dombeyoideae: Systematic and ecological implications. IAWA Journal 32: 493-519.
- Brooks, C. J. (1977). A revision of the genus *Forestiera* (Oleaceae). Ph.D. Dissertation, Dept. of Biology, Univ. of Alabama, Tuscaloosa.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. American Journal of Botany 64: 887-896.
- Carlquist, S. (1977b). Wood Anatomy of Onagraceae: Additional Species and Concepts. Annals of the Missouri Botanical Garden 64: 627-637.
- Carlquist, S. (1988). Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag Berlin Beideiberg: New York.

- Carlquist, S. y Hoekman, D.A. (1985). Ecological wood anatomy of the woody Southern Californian Flora. *IAWA Journal* 6: 319-347.
- Carlquist, S. (2001). Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin, Alemania. 436 pp.
- Carlquist, S. (2012). How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90: 901-940.
- Correia, M. (2019). Criterios confiables para la construcción del Modelo de Máxima Entropía - MAXENT - (PARTE 2). *Boletín COFA*, April: 8-13.
- Costa-Saura, J. M., Martínez-Vilaltab, J., Trabucco, A., Spanoa, D., y Mereu, S. (2016). Specific leaf area and hydraulic traits explain niche segregation along an aridity gradient in Mediterranean woody species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 21: 23-30.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Silva, J. T., Bernal-Santana, N., Estrada-Godoy, F. y López-Sandoval, J. A. (2016). Potential distribution modelo of Pinaceae species under climate change escenarios in Michoacan. *Revista de Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22: 135-148.
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Ortiz-Solorio, C. A., Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Silva, J. T., y Estrada-Godoy, F. (2014). Interpolation of Mexican soil properties at a scale of 1:1,000,000. *Geoderma* 213: 29-35.
- da Silva, M. G., de Lima, M. L. E., de Oliveira, R. A., Oliveira, S. A. Pereira, H., Akira, M. F. (2017). Ecologic features of wood anatomy of *Casearia sylvestris* SW (Salicaceae) in three brazilian ecosystems. *CERNE* 23: 445-453.
- De Juana Clavero, J.I. (2019). Notas sobre la taxonomía actual del género *Forestiera* (Oleaceae); las especies presentes en España. *Bouteloua* 28: 3-11.
- De Villiers, B. J., Okolsoki, A. A., Tilney, P. M., & van Wyk, B.-E. (2012). Wood anatomy of *Cussonia* and *Seemannaralia* (Araliaceae) with systematic and ecological implications. *IAWA Journal* 33: 163-186.
- Di Musciano, M., Zannini, P., Ferrara, C., Spina, L., Nascimbene, J., Vetaas, O.R., Bhatta, K. P., d'Agostino, M., Peruzzi, L., Carta, A. y Chiarucci, A. (2021). Investigating elevational gradients of species richness in a Mediterranean plant hotspot using a published flora. *Frontiers of Biogeography* 13: e50007.
- Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México. (2021). Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias. <https://datosabiertos.unam.mx/>. (Fecha de consulta: agosto de 2020).
- Dubuis, A., Giovanettina, S., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P. y Guisan, A. (2014). Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science* 24: 593-606.
- Elith, J., Phillips, S. J., Hastie, T., Dudík, M., Chee, Y. E., & Yates, C. J. (2011). A statistical

- explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- Erşen, F. y Merev, N. (2016). Ecological wood anatomy of *Fraxinus* L. in Turkey (Oleaceae): intraspecific and interspecific variation. *Turkish Journal of Botany* 40: 1-18.
- Fernandez-Eguiarte, A., Zavala-Hidalgo J. y Romero-Centeno, R. (2021). Atlas Climático Digital de México. Centro de Ciencias de la Atmósfera. Universidad Nacional Autónoma de México. <http://uniatmos.atmosfera.unam.mx/>.
- García-Aranda, M. A., Méndez-González, J. y Hernández-Arizmendi, J. Y. (2018). Distribución potencial de *Pinus cembroides*, *Pinus nelsonii* y *Pinus culminicola* en el Noreste de México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios* 5: 3-13.
- García-Mendoza, A., Tenorio L., P., & Reyes S., J. (1994). El endemismo en la flora fanerogámica de la mixteca alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botanica Mexicana* 27: 53-73.
- GBIF [Global Biodiversity Information Facility]. (2011). Gobierno de Dinamarca. Disponible en: <<http://www.gbif.org/resources/2970>> (consultada en marzo de 2020).
- Giagli1, K., Gričar, J., Vavrčík, H., Menšík, L. y Gryc, V. (2016). The effects of drought on wood formation in *Fagus sylvatica* during two contrasting years. *IAWA Journal* 37: 332-348.
- Google. (2021). Google Earth Versión 9.140.0.5. Disponible en <[earth.google.com](http://earth.google.com)> (consultada en mayo-junio de 2020)
- Hernández-Ramos, J., R. Reynoso Santos, A. Hernández Ramos, X. García Cuevas, E. Hernández-Máximo, J. V. Cob Uicab y D. Sumano López. (2018). Distribución histórica, actual y futura de *Cedrela odorata* en México. *Acta Botanica Mexicana* 124: 117-134.
- Illoldi, P., & Escalante, T. (2008). De los modelos de nicho ecológico a las áreas de distribución geográfica. *Biogeografía* 3: 7-12.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática] . (2008). Conjunto de datos vectoriales escala 1:1 000 000. Unidades climáticas. México, DF: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., Pratt, R. B., Paddock III, W. A. y Davis, S. D. (2005). Do Xylem Fibers Affect Vessel Cavitation Resistance? *Plant Physiology* 139: 546-556.
- Jiménez-Noriega, M.S., Terrazas T. y López-Mata, L. (2015). Variación morfo-anatómica de *Ribes ciliatum* a lo largo de un gradiente altitudinal en el norte de la Sierra Nevada, México. *Botanical Sciences* 93: 23-32.
- Johnston, J.C. (1957). Synopsis of the United States Species of *Forestiera* (Oleaceae). *The Southwestern Naturalist* 2: 140-151.
- Leal-Nares, O., Mendoza, M. E., Pérez-Salicrup, D., Geneletti, D., López-Granados, E. y Carranza, E. (2012). Distribución potencial del *Pinus martinezii*: un modelo espacial

basado en conocimiento ecológico y análisis multicriterio. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1152-1170.

Lindorf, H. (1994). Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361-376.

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. s. Princeton, N. J.: Princeton University Press.

Marcati, C. R., Longo, L. R., Wiedenhoeft, A. y Barros, C. F. (2014). Comparative wood anatomy of root and stem of *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae). *Rodriguésia* 65: 567-576.

Martínez-Calderón, V. M., Sosa-Ramírez, J., Torres-González, J. A., Mendieta-Vázquez A. G. y Sandoval-Ortega, M. H.. (2020). Propagación de *Forestiera phillyreoides*: una especie potencial para la restauración en el centro-norte de México. *Madera y Bosques* 26: 1-13.

Martínez-Méndez, N., Aguirre-Planter, E., Eguiarte, L. E., & Jaramillo-Correa, J. P. (2016). Modelado de nicho ecológico de las especies del género *Abies* (pinaceae) en México: Algunas implicaciones taxonómicas y para la conservación. *Botanical Sciences* 94: 362-371.

Martínez-Rincón, S., J. Hernández-Ramos, J. T. Sáenz-Reyes, I. López-Pérez, J. J. García-Magaña, M. A. Aguilar-Vidales, M. Martínez-Salvador y A. Hernández-Ramos. (2016). Distribución potencial para *Dendroctonus mexicanus* en la Meseta Purhépecha, Michoacán. *Revista Mitigación del Daño Ambiental Agroalimentario y Forestal de México* 2: 95-104.

Mauseth, J. y Plemons-Rodríguez, B. (1998). Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: A study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.

McMahon, D. E., Urza, A. K., Brown, J. L., Phelan, C. y Chambers, J. C. (2021). Modelling species distributions and environmental suitability highlights risk of plant invasions in western United States. *Diversity and Distributions* 27: 710-728.

Montaño-Arias, S.A., Camargo-Ricalde, S.L. y Pérez-Olvera, C. (2013). Ecoanatomía de los elementos de vaso de la madera de cinco especies del género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Botanical Sciences* 91: 1-10.

Moradi, H., Fattorini, S. y Oldeland, J. (2020). Influence of elevation on the species–area relationship. *Journal of Biogeography* 00: 1-13.

Moya, R. y Tomazello, M. F. (2008). Variation in the wood anatomical structure of *Gmelina arborea* (Verbenaceae) trees at different ecological conditions in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 56: 689-704.

Nesom, G.L. (2009). Taxonomy of *Forestiera pubescens* and *Forestiera neomexicana* (Oleaceae). *Lundellia* 12: 8-14.

- Noshiro, S., Suzuki, M., Joshi, L., Ikeda, H. y Ohba H. (2020). Ecological wood anatomy of *Alnus nepalensis* (Betulaceae) throughout Nepal. *IAWA Journal* 41: 261–277.
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., Ingenloff, K., Lira-Noriega, A., Hensz, Ch. M., Myers, C. E. y Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modeling* 263: 10-18.
- Pandey, S. (2021). Climatic influence on tree wood anatomy: a review. *Journal of Wood Science* volume 67: 1-7.
- Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M. y Peterson A.T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102-117.
- Peterson A.T. y Nakazawa Y. (2008). Environmental data sets matter in ecological niche modelling: an example with *Solenopsis invicta* and *Solenopsis richteri*. *Global Ecology and Biogeography* 17:135-144.
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapired R.E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*. 190: 231-259.
- Phillips S.J., Dudík M. (2008). Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175
- QGIS. (2021). QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rahman, M. H., Nugroho, W. D., Nakaba, S., Kitin, P., Kudo, K., Yamagishi, Y., Begum, S., Marsoem, S. N. y Funada, R. (2019). Changes in cambial activity are related to precipitation patterns in four tropical hardwood species grown in Indonesia. *American Journal of Botany* 106: 760-771.
- Ramírez-Martínez, M., Terrazas, T., Aguilar-Rodríguez, S. y Martínez-Ávalos, J. G. (2017). Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 23: 21-41.
- Ramírez-Noya, D., González Elizondo, M., & Molina Torres, J. (2011). *Heliopsis suffruticosa* (Compositae, Heliantheae), una nueva especie del occidente de Zacatecas. *Acta Botanica Mexicana* 47: 39-48.
- Reynoso-Santos, R., Pérez-Hernández, M. J., López-Baez, W., Hernández-Ramos, J., Muñoz-Flores, H. J., Cob-Uicab, J. V., Reynoso-Santos, M. D. (2018). El nicho ecológico como herramienta para predecir áreas potenciales de dos especies de pino. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 9: 47-68.
- Rita, A., Cherubini, P., Leonardi, S., Todaro, L. y Borghetti, M. (2015). Functional adjustments of xylem anatomy to climatic variability: insights from long-term *Ilex aquifolium* tree-ring

- series. *Tree Physiology* 35: 817-828.
- Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieukerken E. van, Zarucchi J., Penev L., eds. (2019). *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist*. Digital resource at [www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019](http://www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X.
- Rury, P. (1985). Systematic and ecological wood anatomy of the Erythroxylaceae. *IAWA Bulletin* 6: 365-397.
- Ruiz-Valencia, J. A., Vázquez-Sánchez, M., Burgos-Hernández, M., Gutiérrez, J. Terrazas, T. (2021). Anatomía de la madera de especies del género *Forestiera* Poir. (Oleaceae) en México. En proceso. Manuscript submitted for publication.
- Rzedowski, J. y Rzedowski G. (2004). Oleaceae. En: *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*. Fascículo: 124.
- Santiago, F. H., Moreno, J. P., Cázares, B. X., Suárez, J. J. A., Trejo, E. O., de Oca, G. M. M., & Aguilar, I. D. (2016). Traditional knowledge and use of wild mushrooms by Mixtecs or Ñuu savi, the people of the rain, from Southeastern Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 12: 1-22.
- Schreiber, S. G., Hacke, U. G. y Hamann, A. (2015). Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient. *Functional Ecology* 29: 1392-1401.
- Soberón, J. M., Llorente, J. B. y Oñate L. (2000). The use of specimen-label databases for conservation purposes: an example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation* 9: 1441-1466.
- Soberón, J., Osorio-Olvera, L. y Peterson, T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 88: 437-441.
- Sperry, J. (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Science* 164: 115-127.
- ter Braak, C. J. F., & Verdonschot, P. F. M. (1995). Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57: 255-289.
- Terrazas, T., Aguilar-Rodríguez, S., & López-Mata, L. (2008). Wood anatomy and its relation to plant size and latitude in *Buddleja* I. (Buddlejaceae). *Interciencia*, 33: 46-50.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. (2020) <http://www.tropicos.org>.
- Valiente-Banuet, A., Flores-Hernandez, N., Verdu, M., & Davila, P. (1998). Nonmediterranean Climate: The Convergence. *American Journal of Botany* 85: 1398-1408.
- Vasić, P., Jakić, T. y Đukić, N. (2016). The effect of altitutte on the presence of plant species in stands for *Juniperus* L. plant species on Kopaonik. *Publication in Natural Sciences* 6: 5-

10.

- Velazco S. J. E., Galvão, F., Villalobos, F., De Marco Júnior, P. (2017) Using worldwide edaphic data to model plant species niches: An assessment at a continental extent. PLoS ONE 12: e0186025.
- Villaseñor, J.L. (2016). Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902.
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 259-291.
- Woodcock, D. W. y Ignas, C. M. (1994). Prevalence of wood characters in Eastern North America: What characters are most promising for interpreting climates from fossil wood? *American Journal of Botany* 81: 1243-1251.
- Yáñez Díaz, M. I., Cantú Silva, I., González Rodríguez, H., Jurado, E., & Gómez Meza, M. V. (2017). Respiración del suelo en cuatro sistemas de uso de la tierra. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 8: 123-149
- Zelterman, D. (2015). Applied Multivariate Statistics with R. In *Applied Multivariate Statistics with R*.
- Zhang, H. y Wang, L. (2021). Analysis of the variation in potential evapotranspiration and surface wet conditions in the Hancang River Basin, China. *Scientific Reports* 11(8607): 1-10.
- Zumaya-Mendoza, S., Aguilar-Rodríguez, S., Yáñez-Espinosa, L., & Terrazas, T. (2019). Stem anatomy diversity in *Iresine* (Amaranthaceae s.l.): an ecological interpretation. *Revista Brasileira de Botânica* 42: 329-344.

## CONCLUSIONES GENERALES

En el presente estudio se logró determinar que existen combinaciones de caracteres cualitativos y cuantitativos de los radios, fibras, vasos y parénquima axial de las maderas de *Forestiera* con los cuales es posible discriminar entre las especies. El conocimiento generado es relevante para estudios futuros en los que se pondrá a prueba el valor de estos caracteres para la sistemática de *Forestiera*.

A su vez, los caracteres descritos y medidos corresponden a maderas xeromórficas, es decir, que son capaces de soportar el estrés hídrico. También se logró identificar que la altura de los radios, el grosor de las paredes de vasos y fibras, así como el diámetro de las punteaduras intervasculares se relacionan con la precipitación y evapotranspiración de los sitios de colecta. Este hecho es interesante desde el punto de vista geográfico, ya que *Forestiera* tiene una amplia distribución en el territorio mexicano y se encuentra en diversos tipos de vegetación, por lo cual será relevante llevar a cabo estudios futuros, con los que se logre estudiar todas las especies del género en México y tener muestras de diferentes tipos de vegetación donde se establecen, para corroborar si las maderas de *Forestiera* son siempre xeromórficas.

El nicho fundamental de las especies de *Forestiera* se relaciona principalmente con la precipitación, la elevación, así como con algunas variables edáficas. Las variables más importantes para los MDE, se relacionan también con variables anatómicas. Este tipo de contribuciones es escaso a nivel mundial y respecto a la madera, el presente trabajo es pionero en analizar la correlación entre los MDE y las variables anatómicas, por lo cual es importante continuar explorando métodos estadísticos y Sistemas de Información

Geográfica que permitan robustecer la intersección de información de nicho con variables anatómicas de la madera.

## ANEXOS

### ANEXO 1. Descripciones anatómicas

**Especie:** *Forestiera phillyreoides*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por bandas de parénquima marginal, y por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 1A, D), porosidad semianular (Fig. 1A), 51 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (77.5%), de 4-5 células (12.2%) y solitarios (8%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 45.97 µm, y paredes de 5.8 µm, vasos de la madera tardía con 19.71 µm de diámetro, y paredes de 3.23 µm; elementos de vaso con longitud de 378.51 µm, placa de perforación simple (Fig. 1E), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Fig. 1G), con diámetro de 2.41 µm, y pared de 1.36 µm, punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares, presencia de engrosamientos helicoidales (Fig. 1H). Fibras libriformes (Fig.1B), longitud de 744.58 µm, lumen de 8.85 µm y grosor de pared de 2.52 µm, las paredes se consideran delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras es aproximadamente el doble (1:1.9) que la pared. Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig.1F) y en bandas marginales (1-3); series parenquimatosas de 5-7 células, con presencia de cristales prismáticos. Radios heterocelulares, 13 radios/mm, uniseriados (40.8%), biseriados (56.5%) y triseriados (2.7%), uniseriados con 23.29 µm de ancho, y altura de 217.31 µm, radios multiseriados con 35.24 µm de ancho, y altura de 279.43 µm, compuestos por células procumbentes con dos hileras marginales de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 1C). Presencia de cristales naviculares en radios (Fig. 1I).

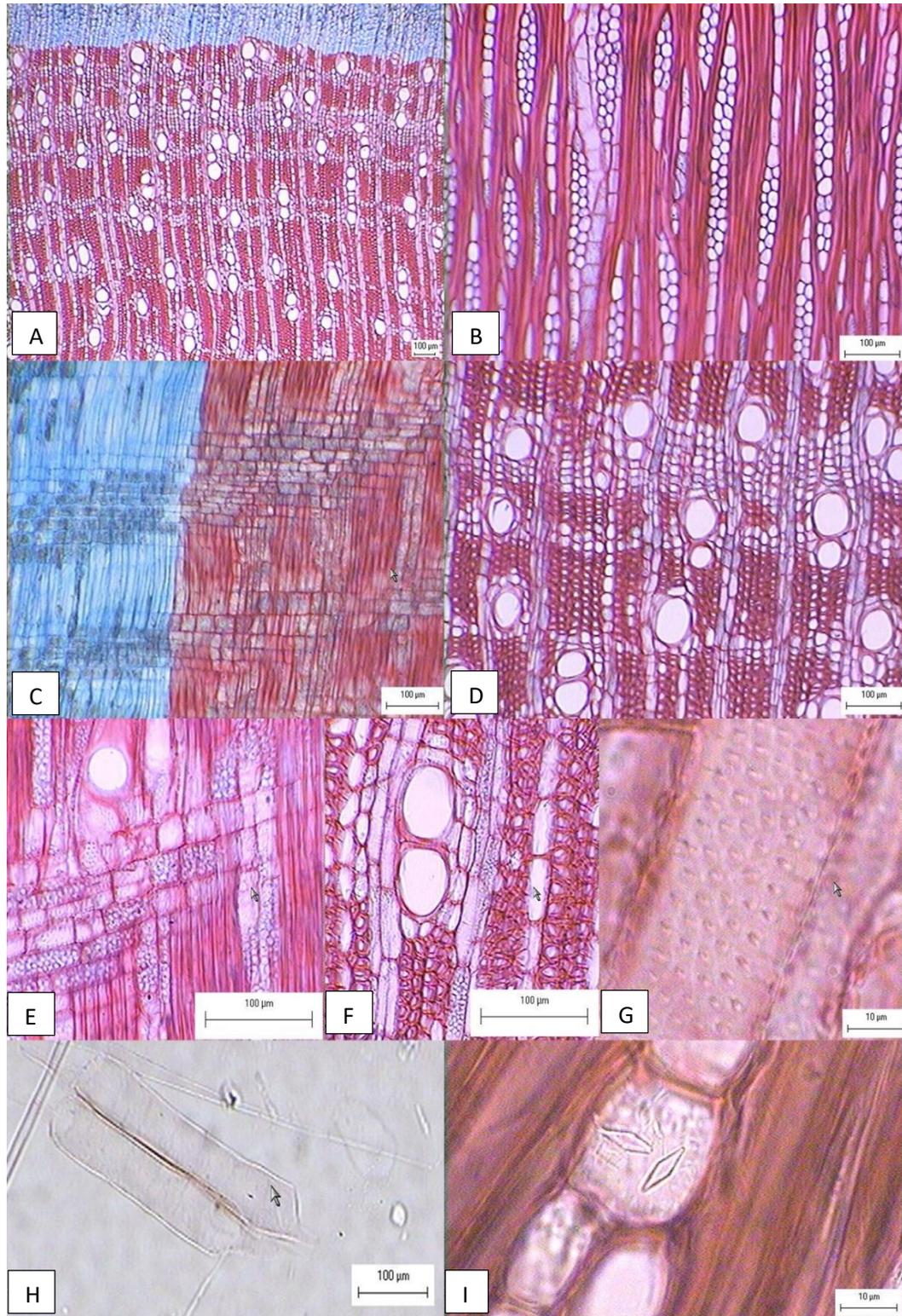


Figura 4. *Forestiera phillyreoides*, 1A. Porosidad semianular, 1B. Fibras libriformes, series parenquimatosas, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 1C. Sección radial, 1D. Parénquima marginal, 1E. Placa de perforación simple, 1F. Parénquima vasicéntrico, 1G. Punteaduras intervasculares, 1H. Engrosamientos helicoidales en elementos de vaso, 1I. Cristales naviculares en radios.

**Especie:** *Forestiera angustifolia*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por bandas de parénquima marginal (1-2), y por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 2A, D), porosidad semianular (Fig. 2A), 70 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (77.13%), de 4-5 células (11.27%) y solitarios (8.6%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 39.26 µm, y paredes de 5.33 µm, vasos de la madera tardía con 17.26 µm de diámetro, y paredes de 3.52 µm, elementos de vaso con longitud de 356 µm, placa de perforación simple (Fig. 2E), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas, ornamentadas (Fig. 2G), con diámetro de 2.19 µm y paredes de 1.37 µm, punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares, presencia de engrosamientos helicoidales (Fig. 2H). Fibras libriformes (Fig. 2B), longitud de las fibras de 681.95 µm, con lumen de 11.54 µm y grosor de pared de 2.12 µm. Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig. 2F), y en bandas marginales (Fig. 2D); series parenquimatosas de 2-4 células (Fig. 2B). Radios heterocelulares, 14 radios/mm, uniseriados (36.76%), biseriados (52.14%) y triseriados (11.09%), uniseriados con 22.29 µm de ancho, y altura de 167.24 µm, radios multiseriados con 37.9 µm de ancho, y altura de 210.67 µm, compuestos por células procumbentes con dos hileras marginales de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 2C). Presencia de abundantes cristales naviculares en radios (Fig. 2I).

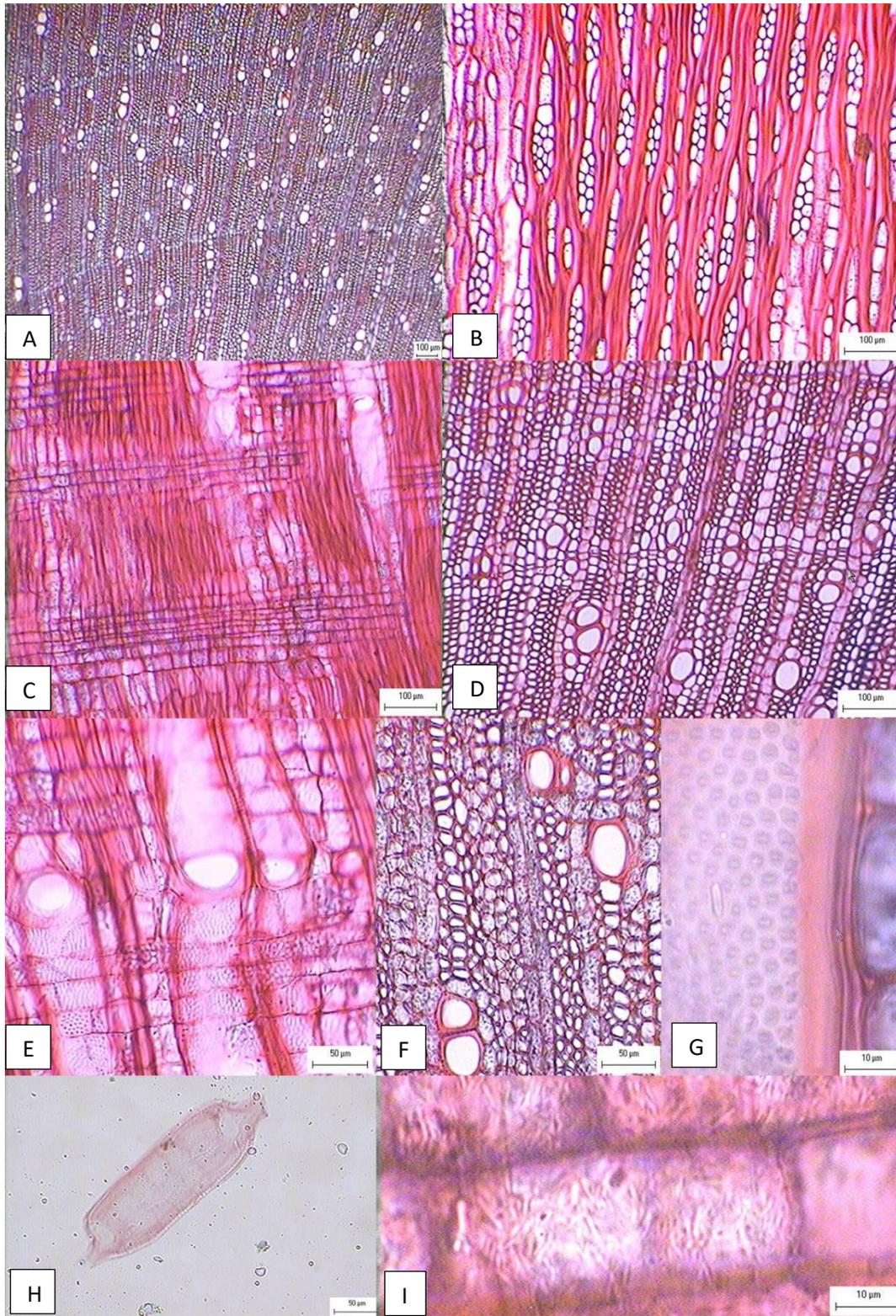


Figura 5: *Forestiera angustifolia*, 2A. Porosidad semianular, 2B. Fibras libriformes, series parenquimatosas, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 2C. Sección radial, 2D..Parénquima marginal, 2E. Placa de perforación simple, 2F. Parénquima vasicéntrico, 2G. Punteaduras intervasculares, 2H. Engrosamientos helicoidales en elementos de vaso, 2I. Cristales naviculares en radios.

**Especie:** *Forestiera durangensis*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por bandas de parénquima marginal, y por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 3A, D), porosidad semianular (Fig. 3A), 48 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (75%), de 4-5 células (6.85%) y solitarios (13.76%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 46.51  $\mu\text{m}$ , y paredes de 5.59  $\mu\text{m}$ , vasos de la madera tardía con 16.15  $\mu\text{m}$  de diámetro, y paredes de 3.27  $\mu\text{m}$ ; elementos de vaso con longitud de 336.16  $\mu\text{m}$ , placa de perforación simple (Fig. 3E), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Fig. 3H), con diámetro de 1.94  $\mu\text{m}$  y paredes de 1.27  $\mu\text{m}$ , punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares. Fibras libriformes (Fig. 3B, G), longitud de las fibras de 749.68  $\mu\text{m}$ , con lumen de 10.19  $\mu\text{m}$  y grosor de pared de 2.38  $\mu\text{m}$ , las paredes se consideran delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras, es menos de tres veces el doble del grosor de la pared (1:2.3). Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig. 3F) y en bandas marginales (1-3); series parenquimatosas de 3-4 células (Fig. 3B). Radios heterocelulares, 14 radios/mm, uniseriados (51.79%), biseriados (42.8%) y triseriados (5.4%), uniseriados con 22.92  $\mu\text{m}$  de ancho, y altura de 190.42  $\mu\text{m}$ , radios multiseriados con 33  $\mu\text{m}$  de ancho, y altura de 235.72  $\mu\text{m}$ , compuestos por células procumbentes con dos hileras marginales de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 3C). Presencia de cristales naviculares en radios (Fig. 3I).

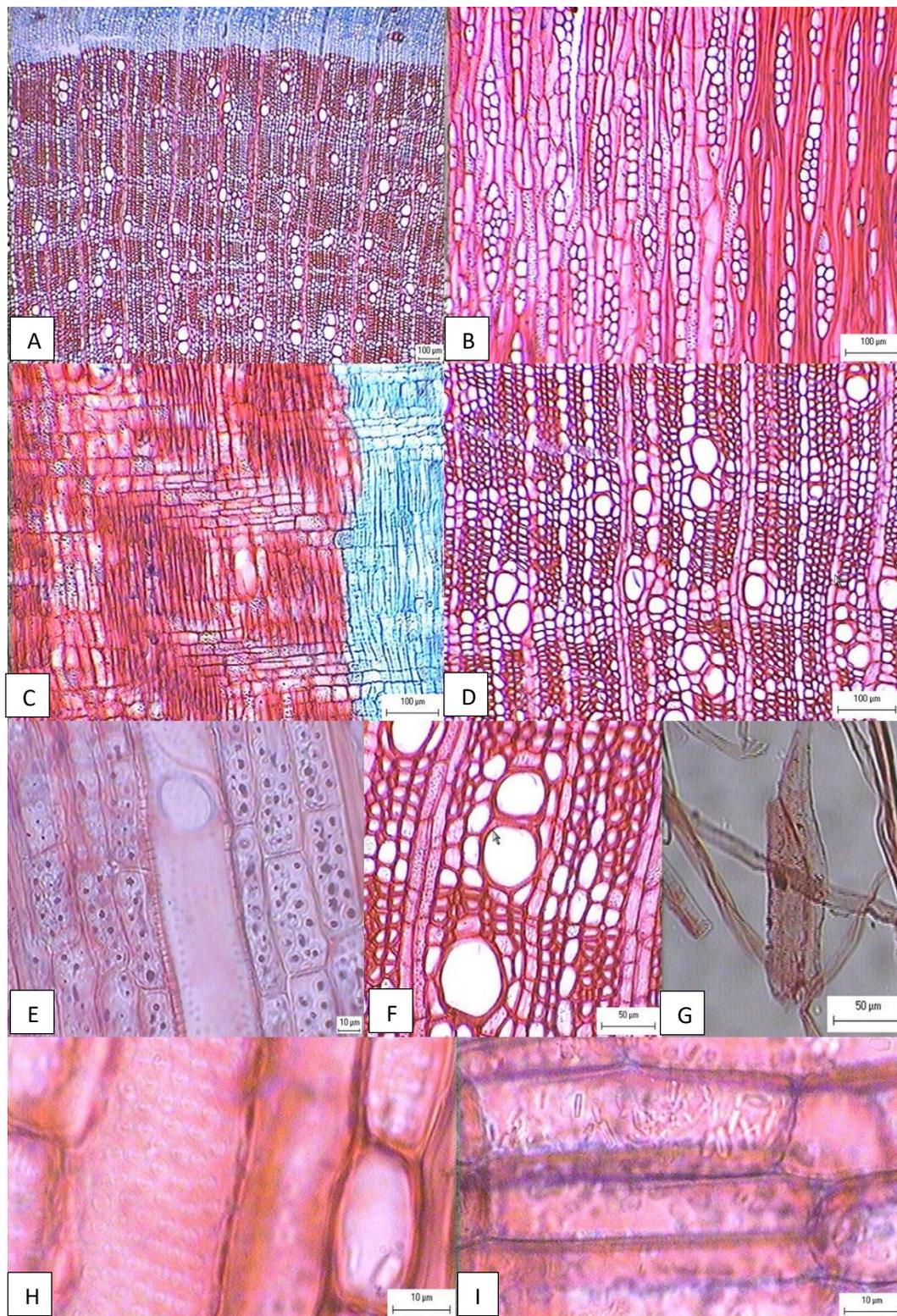


Figura 6: *Forestiera durangensis*, 3A. Porosidad semianular 3B. Fibras libriformes, series parenquimatosas, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 3C. Sección radial, 3D. Parénquima marginal, 3E. Placa de perforación simple, 3F. Parénquima vasicéntrico, 3G. Engrosamientos helicoidales en elementos de vaso, 3H. Punteaduras intervasculares, 3I. Cristales naviculares en radios.

**Especie:** *Forestiera reticulata*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por bandas de parénquima marginal, y por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 4D), porosidad semianular (Fig. 4A), 64 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (70.4%), de 4-5 células (9%) y solitarios (15.42%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 42.79  $\mu\text{m}$ , y paredes de 4.09  $\mu\text{m}$ , vasos de la madera tardía con 19.66  $\mu\text{m}$  de diámetro, y paredes de 3.87  $\mu\text{m}$ ; elementos de vaso con longitud de 282.13  $\mu\text{m}$ , placa de perforación simple (Fig. 4E, 4G), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Fig. 4I), con diámetro de 1.67  $\mu\text{m}$  y paredes de 1.18  $\mu\text{m}$ , punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares. Fibras libriformes (Fig.4B), longitud de las fibras de 615.11  $\mu\text{m}$ , lumen de 10.37  $\mu\text{m}$  y grosor de pared de 2.69 (0.54)  $\mu\text{m}$ , se considera que las paredes son delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras es dos veces el grosor de la pared (1:2). Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig. 4F) y en bandas marginales; series parenquimatosas de 3-5 células. Radios heterocelulares, 14 radios/mm, uniseriados (57.63%), biseriados (41.95%) y triseriados (0.4%), uniseriados con 18.35  $\mu\text{m}$  de ancho, y altura de 142.93  $\mu\text{m}$ , radios multiseriados con 24.45  $\mu\text{m}$  de ancho, y altura de 194.46  $\mu\text{m}$ , compuestos por células procumbentes con dos hileras de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 4C). Presencia de cristales naviculares y granos de almidón en radios (Fig. 4H).

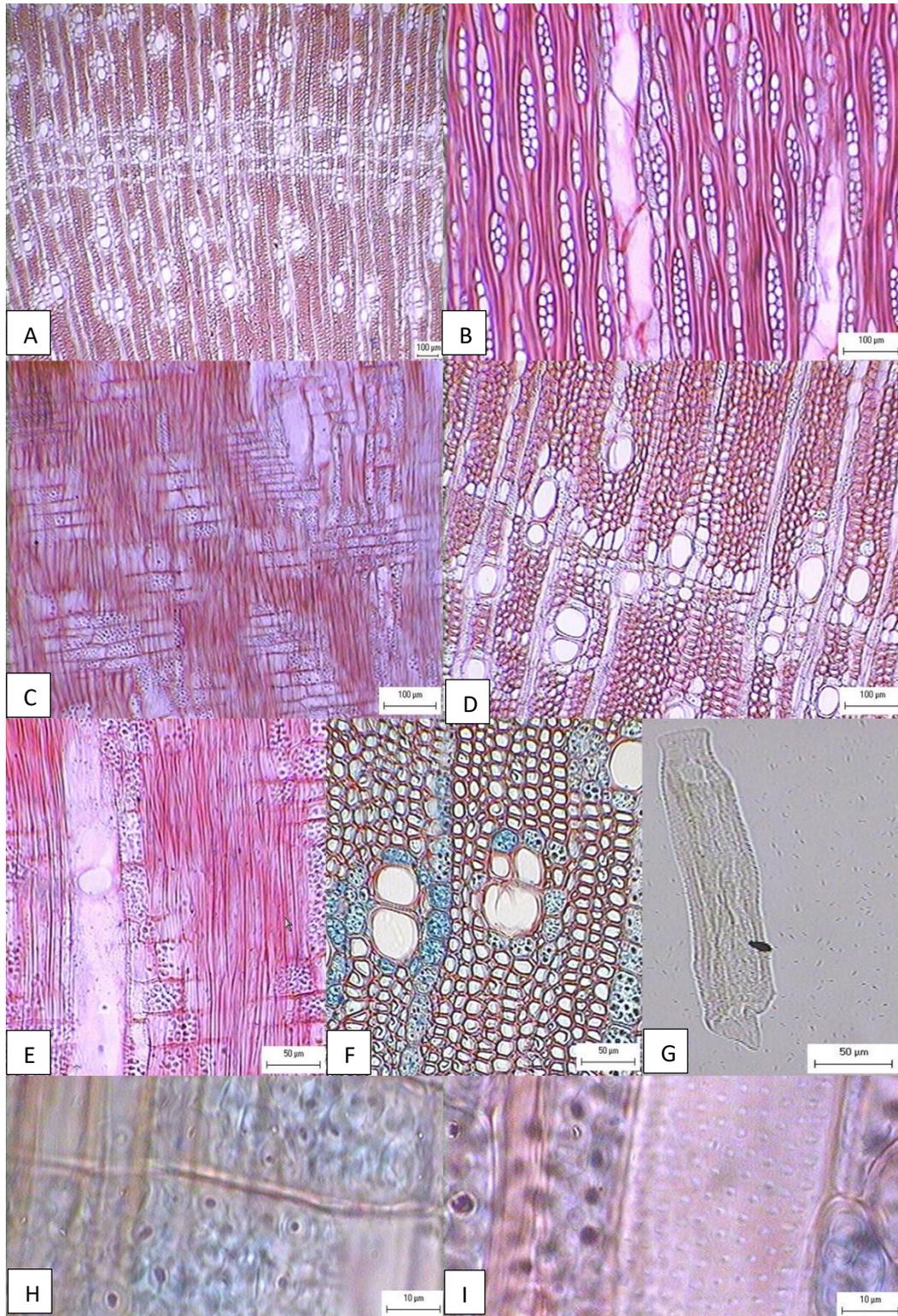


Figura 7: *Forestiera reticulata*, 4A. Porosidad semianular, 4B. Fibras libriformes, radios uniseriados, biseriados y triseriados, 4C. Sección radial, 4D. Parénquima marginal, 4E. Placa de perforación simple, 4F. Parénquima vasicéntrico, 4G. Vista general de elemento de vaso, 4H. Cristales naviculares en radios, 4I. Punteaduras intervasculares.

**Especie:** *Forestiera tomentosa*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por diámetro de fibras y elementos de vaso, así como agrupamiento de poros (Fig. 5D), porosidad semianular (Fig. 5A), 107 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (68.29%), de 4-5 células (15.81%), solitarios (6.7%) y en hileras tangenciales (5.3%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 27.2 μm, y paredes de 3.78 μm, vasos de la madera tardía con 11.78 μm de diámetro, y paredes de 2.64 μm, elementos de vaso con longitud de 199.3 μm, placa de perforación simple (Fig. 5E, 5G), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas, areoladas y ornamentadas (Fig. 5H), con diámetro de 2.55 μm y paredes de 1.45 μm, punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares (Fig.). Fibras libriformes (Fig.5B), longitud de las fibras de 342.65 μm, lumen de 6.39 μm y grosor de pared de 3.15 μm, se considera que las paredes son delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras, es igual que dos veces el grosor de la pared (1:1). Parénquima apotraqueal difuso y paratraqueal vasicéntrico (Fig. 5F); series parenquimatosas de 3-5 células. Radios heterocelulares, 8 radios/mm, uniseriados (84.77%) y biseriados (15.22%), uniseriados con 10.84 μm de ancho, y altura de 136.04 μm, radios multiseriados con 19.28 μm de ancho, y altura de 181.12 μm, compuestos por células procumbentes con dos hileras de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 5C). La madera no presenta contenidos.

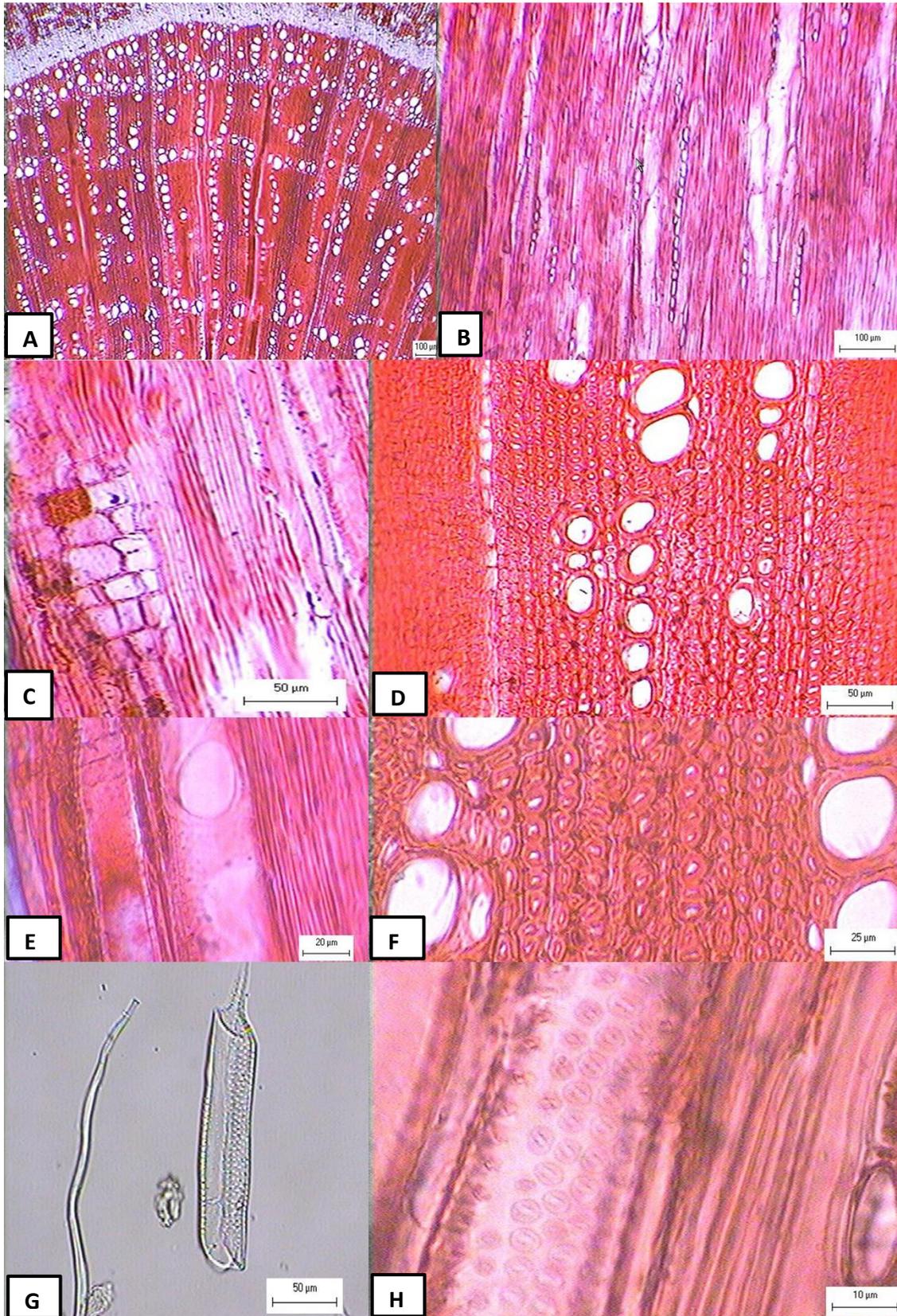


Figura 8: *Forestiera tomentosa*, 5A. Porosidad semianular, 5B. Fibras libriformes, radios uniseriados, 5C. Sección radial, 5D. Marcas de crecimiento delimitadas por fibras y vasos, 5E. Placa de perforación simple, 5F. Parénquima vasicéntrico, 5G. Vista general de elemento de vaso, 5H. Punteaduras intervasculares.

**Especie:** *Forestiera racemosa*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por bandas de parénquima marginal, y por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 6A), porosidad semianular (Fig. 6A), 384 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (68.3%) y solitarios (31.2%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 17.54  $\mu\text{m}$ , y paredes de 3  $\mu\text{m}$ , vasos de la madera tardía con 8.74  $\mu\text{m}$  de diámetro, y paredes de 2.83  $\mu\text{m}$ ; elementos de vaso con longitud de 286  $\mu\text{m}$ , placa de perforación simple (Fig. 6E), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Fig. 6F), con diámetro de 2.27  $\mu\text{m}$  punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares. Fibras libriformes (Fig. 6B), longitud de 768.27  $\mu\text{m}$ , lumen de 13.28  $\mu\text{m}$  y grosor de pared de 4.54  $\mu\text{m}$ , las paredes se consideran delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras es aproximadamente el triple (1:2.9) que la pared. Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig. 6D) y en bandas marginales escasas (1-3); series parenquimatosas de 2-4 células. Radios heterocelulares, 11 radios/mm, uniseriados (53.6%) y biseriados (46.4%), uniseriados con 23.3  $\mu\text{m}$  de ancho, y altura de 264.49  $\mu\text{m}$ , radios biseriados con 22.58  $\mu\text{m}$  de ancho, y altura de 411.61  $\mu\text{m}$ , compuestos por células procumbentes con dos hileras marginales de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 6C). Presencia de cristales prismáticos en radios.

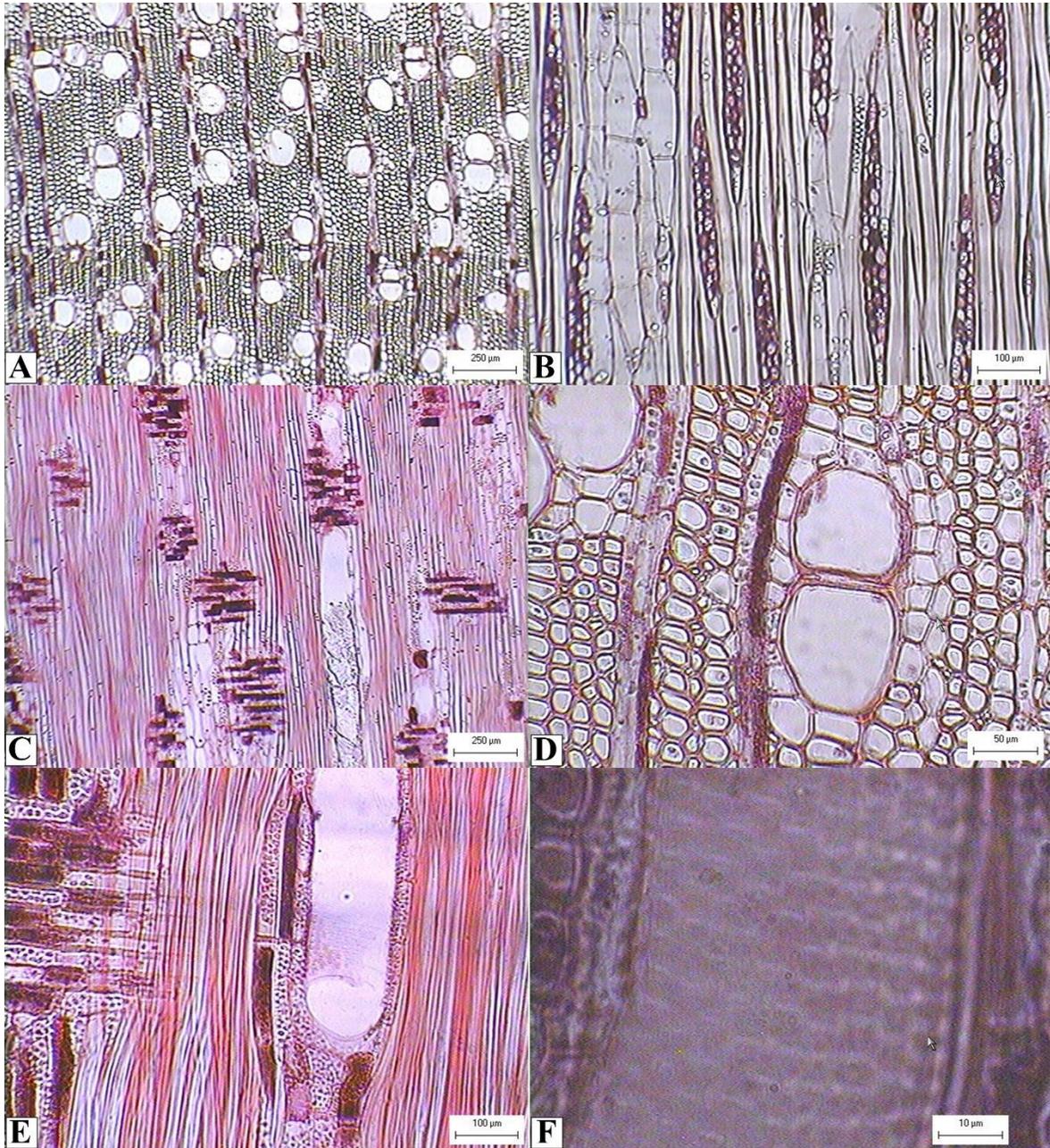


Figura 6: *Forestiera racemosa*, 6A. Porosidad semianular, 6B. Fibras libriformes, radios uniseriados y biseriados, 6C. Sección radial, contenidos rojos en los radios, 6D. Parénquima axial vasicéntrico, 6E. Placa de perforación simple, 6F. Punteaduras intervasculares.

**Especie:** *Forestiera rotundifolia*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 7D), porosidad semianular (Fig. 7A), 110 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (73.5%), de 4-5 células (10%) y solitarios (15.4%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 36.83 µm, y paredes de 4.35 µm, vasos de la madera tardía con 12.88 µm de diámetro, y paredes de 3.46 µm; elementos de vaso con longitud de 336.04 µm, placa de perforación simple (Fig. 7E), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Fig. 7D), con diámetro de 2.96 µm, punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles (Fig. 7C). Fibras libriformes (Fig.7B), longitud de 827.65 µm, lumen de 25 µm y grosor de pared de 6.5 µm, las paredes se consideran delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras es aproximadamente cuatro veces (1:3.8) el grosor de la pared. Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig.7F) y en bandas marginales escasas (1-3); series parenquimatosas de 5-8 células, cristalíferas, con un cristal por cámara (Fig. 7I). Radios heterocelulares, 13 radios/mm, uniseriados (64.2%), biseriados (35.8%), uniseriados con 12.2 µm de ancho, y altura de 159.81 µm, radios biseriados con 18.15 µm de ancho, y altura de 214.66 µm, compuestos por células procumbentes con dos hileras marginales de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 7C). Presencia de cristales prismáticos y naviculares en radios (Fig. 7I).

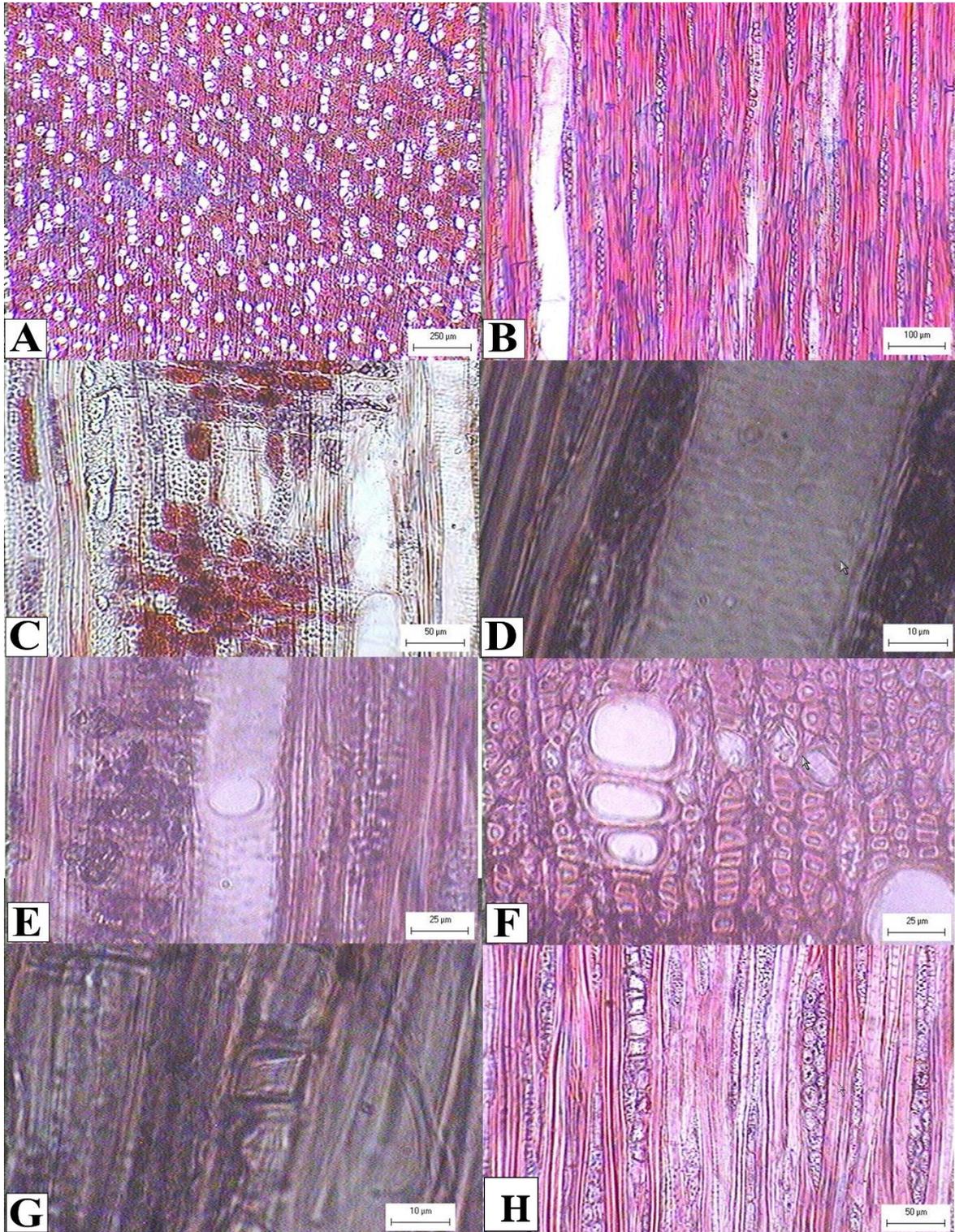


Figura 7: *Forestiera rotundifolia*, 7A. Porosidad semianular, 7B. Fibras libriformes, radios uniseriados y biseriados, 7C. Sección radial, 7D. Marcas de crecimiento delimitadas por fibras y vasos, 7E. Placa de perforación simple, 7F. Parénquima vasicéntrico, 7G. Vista general de elemento de vaso, 7H. Punteaduras intervasculares,

**Especie:** *Forestiera rhamnifolia*

Madera con marcas de crecimiento distinguibles, delimitadas por bandas de parénquima marginal, y por el diámetro de fibras y vasos de la madera tardía (Fig. 8A), porosidad semianular (Fig. 8A), 129 vasos/mm<sup>2</sup>, vasos predominantemente en hileras radiales de 2-3 células (67.4%), de 4-5 células (10.6%) y solitarios (21.4%), vasos solitarios con forma redondeada, lumen de los vasos de la madera temprana de 31.9 µm, y paredes de 4.55 µm, vasos de la madera tardía con 13.9 µm de diámetro, y paredes de 4.61 µm; elementos de vaso con longitud de 455.53 µm, placa de perforación simple (Fig. 8E), punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (Fig. 8D), con diámetro de 2.53 µm, punteaduras vaso-radio con bordes distinguibles, similares a las intervasculares. Fibras libriformes (Fig. 8B), longitud de 1015 µm, lumen de 14.17 µm y grosor de pared de 5µm, las paredes se consideran delgadas a gruesas, ya que el lumen de las fibras es aproximadamente el triple (1:2.9) que la pared. Parénquima apotraqueal difuso, paratraqueal vasicéntrico (Fig. 8F) y en bandas marginales (1-3); series parenquimatosas de 5-8 células, cristalíferas con un cristal por cámara (Fig. 8I). Radios heterocelulares, 21 radios/mm, uniseriados (62%) y biseriados (38%), uniseriados con 14.46 µm de ancho, y altura de 196 µm, radios multiseriados con 20.66 µm de ancho, y altura de 273.23 µm, compuestos por células procumbentes con dos hileras marginales de células cuadráticas y/o erectas (Fig. 8C). Presencia de cristales prismáticos en radios (Fig. 8H).

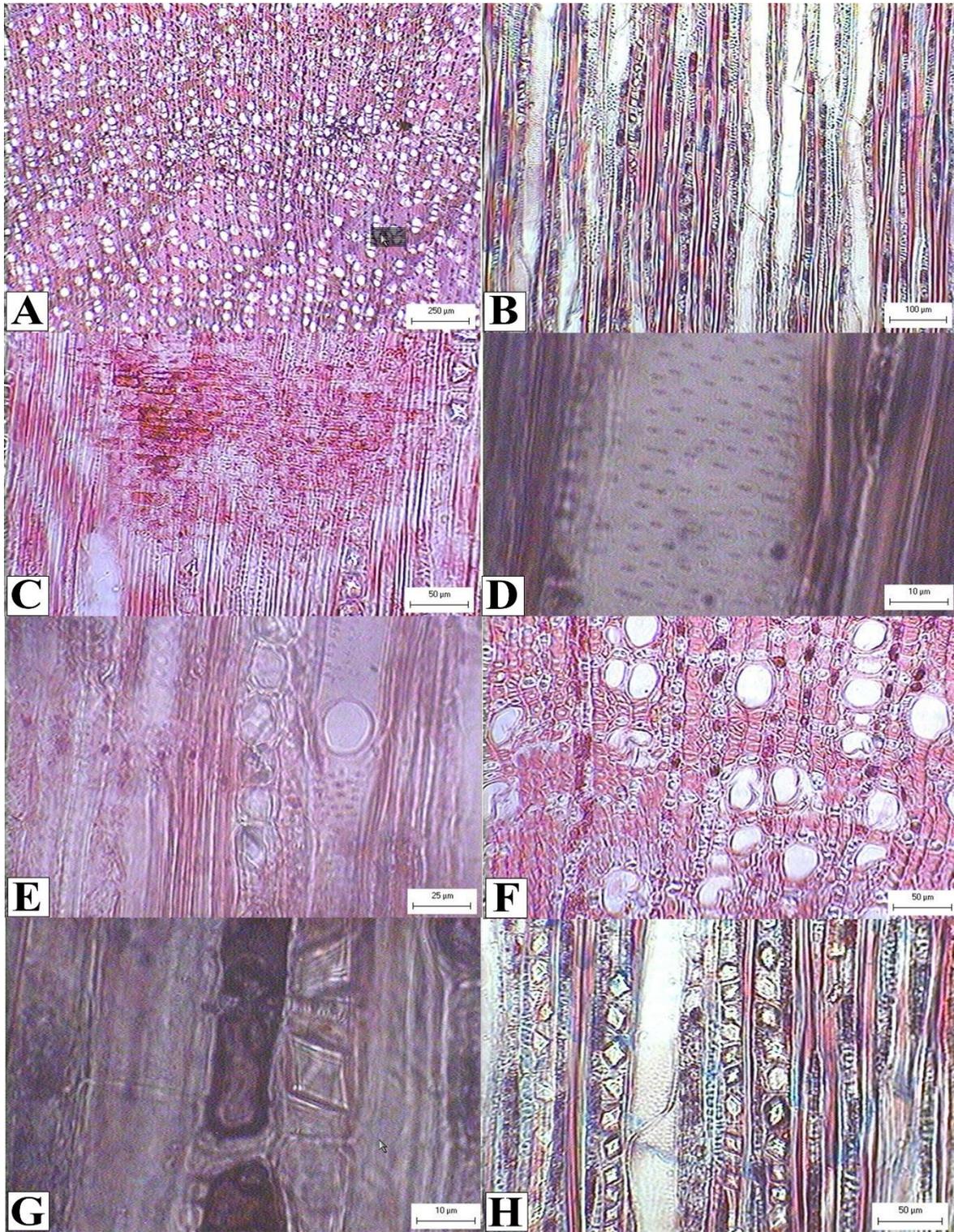


Figura 8: *Forestiera rhamnifolia*, 8A. Porosidad semianular, 8B. Fibras libriformes, radios uniseriados y biseriados, 8C. Sección radial, 8D. Punteaduras intervasculares, 8E. Placa de perforación simple, 8F. Parénquima vasicéntrico, 8G. Cristales prismáticos, 8H. Series Parenquimatosas cristalíferas.

**ANEXO 2. Regresiones simples (caracteres anatómicos-variables ambientales)**

	<i>F. angustifolia</i>			<i>F. durangensis</i>			<i>F. phillyreoides</i>			<i>F. racemosa</i>		
	Dvmt	Pfib	Ar	Dvmt	Pfib	Ar	Dvmt	Pfib	Ar	Dvmt	Pfib	Ar
<b>BIO14</b>	0.041	0.031	0.047	0.045	0.039	0.018	0.041	0.051	0.051	0.02	0.05	0.023
<b>Altitud</b>	0.035	0.051	0.054	0.02	0.046	0.022	0.014	0.029	0.033	0.036	0.018	0.021
<b>CE</b>	0.048	0.21	0.027	0.31	0.11	0.27	0.19	0.34	0.12	0.3	0.43	0.24

	<i>F. reticulata</i>			<i>F. rhamnifolia</i>			<i>F. rotundifolia</i>			<i>F. tomentosa</i>		
	Dvmt	Pfib	Ar	Dvmt	Pfib	Ar	Dvmt	Pfib	Ar	Dvmt	Pfib	Ar
<b>BIO14</b>	0.013	0.018	0.029	0.048	0.031	0.021	0.027	0.024	0.027	0.014	0.014	0.034
<b>Altitud</b>	0.025	0.042	0.015	0.025	0.029	0.034	0.033	0.023	0.046	0.035	0.05	0.035
<b>CE</b>	0.17	0.1	0.08	0.6	0.09	0.16	0.23	0.17	0.3	0.17	0.35	0.41