

Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTONOMA METROPOLITANA / z t a p a / a p a

"EFECTO DE LA FLEXIÓN MECÁNICA EN PARÁMETROS HIDRÁULICOS Y FISIOLÓGICOS DEL XILEMA SECUNDARIO DE *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (PICRAMNIACEAE) Y DE *Euphorbia schlechtendalii* Boiss. (EUPHORBIACEAE) DE UNA SELVA BAJA DE MORELOS, MÉXICO".

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN BIOLOGÍA PRESENTA

Julieta Avilés Sánchez

COMITÉ TUTORAL

DIRECTORA Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías

ASESORES M. en C. Marco Antonio Jacobo Villa Dr. Arturo Quintanar Isaías

Ciudad de México. Julio, 2017.

"La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón Nacional de Posgrados de Calidad del CONACyT" El jurado designado por la

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Biol. Julieta Avilés Sánchez El día 14 de julio del año 2017.

Comité Tutoral

Tutor: Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías.

Asesor: M. en C. Marco A. Jacobo Villa.

Asesor: Dr. Arturo Quintanar Isaías.

Sinodales.

Presidente: Dr. Raymundo Dávalos Sotelo.

Secretario: M. en C. Marco A. Jacobo Villa.

Vocal: Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera.

Vocal: Elizandro Pineda Herrera.

DEDICATORIA.

Esta tesis se la dedico a:

Mis hijos Marian Michelle, Yulian y Adaly Selene por ser siempre el impulso de mi vida

> *Mi esposo Adrián Mi amor e incondicional compañero*

> > A la memoria de mi madre Rosalinda Sánchez Almanza

Mi familia y amigos En especial a Sabina, Yareli, Yeri y Alejandra. Por ser ese apoyo extra para la realización de este sueño

A todos mis amigos y compañeros del laboratorio de Tecnología de la Madera de la UAM-I Por brindarme su apoyo y amistad

AGRADECIMIENTOS.

Agradezco la participación de todas las personas que de alguna u otra manera colaboraron para la realización de este proyecto, gracias por todas sus ideas, propuestas y demás cosas que nos ayudaron en la realización de los experimentos. Al Ing. Fernando Valderrama Monroy y al Biol. Mariano Herrera por su interés, creatividad e ingenio para las metodologías propuestas en la automatización de los experimentos.

Agradecimientos especiales al Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado-Ugarte de la FES-Zaragoza (UNAM) por todo el tiempo y valioso conocimiento compartido, a la M. en B. Ana Teresa Jaramillo Pérez de la UAM-Iztapalapa por toda la atención y apoyo, a la Dra. Herminia Alejandra Hernández Ortega por su apoyo en campo y por facilitarnos el equipo medidor de fotosíntesis. A la Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera, por siempre haber sido mi guía y apoyo durante mi formación académica, al M. en C. Noé Flores Hernández por el apoyo y montaje de los experimentos *in situ* y a la Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías por ser siempre mi guía y apoyo incondicional, desde que la conocí nunca ha dejado de asombrarme y apasionarme el reino vegetal.

¡A todos los que me faltó mencionar pero que me apoyaron en la realización de este proyecto compartiendo su tiempo y conocimientos, mil gracias!

ÍNDICE GENERAL

Resumen	7
ABSTRACT	8
NTRODUCCIÓN	10
ANTECEDENTES	14
	30
HIPÓTESIS	30
O BJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES	31
M ATERIALES Y MÉTODOS	31
RESULTADOS	42
DISCUSIÓN	53
CONCLUSIONES	58
PERSPECTIVAS	59
REFERENCIAS	61
A PÉNDICE	74

RESUMEN.

La flexión mecánica es un evento que experimentan los doseles en intensidades diferentes, generando estrés hídrico, la intensidad del efecto de flexión y sus repercusiones dependerán de la duración, intensidad, densidad de la madera, dimensiones de las ramas y edad de los árboles.

La densidad de la madera es una de las propiedades físicas ligada a las estrategias mecánicas y fisiológicas de las especies leñosas, por lo que la evolución del xilema puede ser vista como un compromiso entre las propiedades mecánicas, hidráulicas y de resistencia a la cavitación.

Los estudios de biomecánica en plantas son de gran importancia, puesto que las características fundamentales de las plantas y sus estrategias para protegerse del estrés que le genera el ambiente depende de su diseño biomecánico.

En una selva baja caducifolia de Morelos, se seleccionaron individuos de dos especies arbóreas (*Alvaradoa amorphoides* y *Euphorbia schlechtendalii*), los cuales se sometieron a flexión de sus ramas a diferentes grados (0°, 10°, 20° y 30°). En el primer experimento se estudió el efecto de la flexión sobre el flujo y la conductancia estomática (Gs). En el segundo experimento se estudió el efecto de flexión mecánica en la concentración interna de CO₂ (Ci), evapotranspiración (E), tasa fotosintética (Pn), déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico, encontrándose que *A. amorphoides* es una especie que fisiológicamente se ve más alterada, a diferencia de *E. schlechtendalii*, especie cuyos parámetros fisiológicos se mantuvieron más constantes durante los eventos de flexión. Los resultados muestran que *A. amorphoides* presenta el sistema más seguro de las

dos pero ante los tres grados de la flexión sus respuestas son más variables que las de *E. schlechtendalii*. Es decir, esta última no presenta las características de seguridad que le permitirían follajes más abundantes y sistemas de abasto más profundos, resulta ser un sistema de transporte menos sensible, lo que tal vez compensa ante el riesgo con menor abasto, menor follaje y caducidad.

ABSTRACT.

Wood density is one of the physical properties linked to the mechanical and physiological strategies of woody species, so the evolution of xylem can be seen as a compromise between the mechanical, hydraulic and cavitation resistance properties. The mechanical bending is an event experienced by canopies at different intensities, causing water stress, the intensity of the effect of bending and its impact will depend on the duration, intensity, wood density, dimensions of branches and tree age.

Biomechanical studies in plants are of great importance, since the fundamental characteristics of plants and strategies to protect themselves from stress that generates the environment depends on its biomechanical design.

In a low deciduous forest of Morelos, individuals of two species (*Alvaradoa amorphoides* and *Euphorbia schlechtendalii*) were selected, which were submitted to the flexion of their branches to different degrees (0°, 10°, 20° and 30°). In the first experiment the effect of flexion on flow and stomatal conductance (Gs) was studied. In the second experiment, the effect of mechanical flexion on internal CO2 (Ci) concentration, evapotranspiration (E), photosynthetic rate (Pn), vapor pressure deficit (DPV) and water potential were studied, and *A. amorphoides* is a specie that is physiologically more altered, unlike *E. schlechtendalii*, a specie

whose physiological parameters remained more constant during flexion events. The results show that *A. amorphoides* presents the safest system of the two but before the three degrees of flexion their responses are more variable than those of *E. schlechtendalii*. In other words, the latter does not have the safety characteristics that would allow for more abundant foliage and deeper supply systems, it turns out to be a less sensitive transport system, which perhaps compensates for the risk with less supply, less and lost of foliage.

Efecto de la flexión mecánica en parámetros hidráulicos y fisiológicos del xilema secundario de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Picramniaceae) y de *Euphorbia schlechtendalii* Boiss. (Euphorbiaceae) de una selva baja de Morelos, México.

INTRODUCCIÓN

La respuesta a las perturbaciones mecánicas se conoce como *tigmomorfogénesis* (Jaffe, 1973), palabra que se deriva del prefijo *tigmo* que significa "tocar" y hace referencia a las adaptaciones fisiológicas y morfológicas de la planta como resultado de la interacción con el ambiente (Jaffe & Forbes, 1993).

Las plantas diariamente perciben estimulaciones mecánicas originadas por factores meteorológicos como la lluvia, nieve, viento, etc. o por otros factores como son la abrasión por partículas del aire, rozamiento, depredación, etcétera; por ello han desarrollado mecanismos mediante los cuales perciben y responden a dichas perturbaciones mecánicas que son estreses ambientales comunes para las plantas (logna, 2011; Ishihara *et al.*, 2016).

Debido a que las plantas son organismos sin motilidad, requieren respuestas inmediatas hacia el estrés que les impone el medio físico, por lo tanto es muy importante su habilidad de percibir, responder y adaptarse a este estrés ambiental para su supervivencia (Ishihara *et al.*, 2016).

Los tallos o ramas de muchas especies vegetales responden a la agitación, flexión o fricción, algunas veces causadas por el viento a través de una reducción en el crecimiento pues la disponibilidad e intercambio de agua para la fotosíntesis se traduce en una menor biomasa, lo que no sólo repercute en una menor talla,

sino un menor desarrollo que retrasa la madurez para la floración y fructificación en el individuo, asimismo el individuo puede sufrir cambios o ajustes anatómicos que le confieren a la planta mayor resistencia mecánica, lo que puede resultar en hojas más pequeñas, tallos alargados, menor biomasa, menor longitud y/o ramificación en raíces, sin embargo el efecto varía de acuerdo a la especie (Neel y Harris; 1971; Jaffe, 1973; Rees y Grace, 1980; Grace, 1981; Grace y Rusell 1982; Kin y Ledent, 2003).

La flexión mecánica es un evento que experimentan los doseles en intensidades diferentes, ya sea por el viento, precipitación, huracanes o por eventos biológicos. La intensidad de este fenómeno puede producir estrés mecánico e hídrico y la magnitud de este efecto depende de la densidad de la madera de cada especie.

La densidad de la madera es una propiedad física que está directamente relacionada con la resistencia mecánica (Panshin y De Zeew, 1980). En este sentido tiene un papel importante en las estrategias mecánicas y fisiológicas, particularmente en la resistencia al embolismo y en la eficiencia conductiva de las especies leñosas, por lo que la evolución del xilema puede ser vista como un compromiso entre las propiedades mecánicas, hidráulicas y de resistencia a la cavitación como respuesta a la presión selectiva del ambiente (Baas *et al.*, 2004).

En este triple compromiso la densidad juega un papel determinante que repercute en la productividad y crecimiento del individuo. Por ejemplo especies con baja densidad de la madera tendrían menos resistencia mecánica, pero alta eficiencia conductiva, aunque riesgo al colapso, cavitación y embolismo de las columnas de agua que ascienden por los vasos conductores. Por otra parte, las

especies con una alta densidad de la madera, son más resistentes mecánicamente lo que se traduce en una mayor resistencia a la cavitación y embolismo, pero en una menor eficiencia conductiva del sistema conductor.

Según con Sperry *et al.*, (2006) la variación en la densidad de la madera está más relacionada con el soporte mecánico de la columna de agua, que con el soporte del propio árbol. Entonces, conforme se incrementa la altura del árbol aumentan los requerimientos mecánicos tanto para sostener como para resistir la deformación en los elementos conductores debido al ascenso de agua, puesto que los árboles están sometidos tanto a esfuerzos de flexión y de compresión asociados al peso del ramaje, pero también a los relacionados con los esfuerzos mecánicos de colapso producidos por la evapotranspiración.

La evolución de la fisiología del xilema es complicada, pues desde la evolución temprana de las plantas terrestres, ha desempeñado múltiples funciones, como es el transporte de agua, el soporte mecánico y el almacenamiento de agua, minerales y carbohidratos (Baas, *et al.* 2004).

Los estudios en biomecánica de plantas son de gran importancia, pues las características fundamentales de las plantas como el soporte, anclaje, y protección contra el estrés generado por el ambiente depende del diseño biomecánico (Read y Stokes, 2006).

Comprender el transporte de la savia bruta en el xilema y la resistencia a la cavitación, mejorará las predicciones de plantas y ecosistemas en el uso de agua a escala global y local y en respuesta al futuro cambio ambiental, también es importante conocer las estrategias que las diferentes especies utilizan para resistir

la sequía y en particular conocer cuál es el factor que limita esta resistencia (Maherali *et al.*, 2004).

Los mecanismos y controles para comprender las respuestas a las perturbaciones mecánicas son complejas y posiblemente requieran de un esfuerzo coordinado en términos de métodos y enfoques (Paul y Rowe, 2011).

ANTECEDENTES

CAPITULO 1

LA MADERA

COMPOSICIÓN CELULAR.

La madera o xilema secundario es un bio-material cuya función principal es el transporte de agua y minerales hacia las parte más altas de la planta. Esta función implica la especialización celular para el transporte mismo, el soporte mecánico que requiere el cuerpo de la planta y la reserva. En el árbol este tejido queda confinado hacia el centro y en la periferia rodeado primero por una zona meristemática (cambium vascular) que garantiza el crecimiento en grosor. En dirección centrípeta formará la madera y hacia el exterior el floema secundario (corteza interna), así como una región que se conoce como peridermis que protege y aísla del medio físico los tejidos internos vivos del tallo (Figura 1a).

La madera de las angiospermas, que es el grupo de plantas con flores, se caracteriza por presentar un xilema secundario formado por dos sistemas funcionales. Uno vertical o axial que se distingue en general por presentar células conductoras, (vasos) las que llevan, células de soporte (fibras), células de reserva (parénquima axial). El otro sistema es el horizontal que se forma por células de reserva (parénquima radial), que se miran como estructuras radiales (Figura 1b).

El sistema vertical garantiza el ascenso de agua y minerales hasta las partes más altas y las zonas de crecimiento, lo que establece el continuo sueloplanta-atmósfera (raíces-tallo-hojas-atmósfera). El sistema horizontal puede

contribuir al abasto y translocación horizontal de agua y nutrientes en dirección corteza-médula.



Figura 1. Madera. a) Sección macroscópica. b) Sección microscópica (Fahn A. 1990).

DENSIDAD.

La composición y arreglo celular hace que la madera sea un material poroso, heterogéneo e higroscópico, debido a ello sus propiedades físicas son de respuesta anisotrópica (Ananias, 2010). Una propiedad física muy importante es la densidad relativa o peso específico. Esta propiedad expresa la relación entre la masa de los distintos tipos de elementos que forman la madera y el volumen que ellos ocupan. La madera al ser un material poroso, en su densidad debe considerarse el volumen interno de espacios vacíos existentes. La densidad puede ayudar a entender el comportamiento de otras propiedades físicomecánicas (Ananias, 2010; León, 2010). Al respecto Da Silva *et al.*, (2009), señalan que el valor de la densidad puede ser un indicador de las propiedades de resistencia, tasas de contracción, capacidad aislante de la madera, entre otras.

En general, valores altos de densidad están asociados a mayores resistencias mecánicas esto se debe a que la densidad está relacionada directa y principalmente con el contenido de celulosa, así como también con la lignina (León, 2010). La densidad de la madera es mayor cuando las fibras que rodean a los vasos y traqueidas vasculares o vasicéntricas tienen paredes muy gruesas y con mucha lignina que refuerza el soporte mecánico.

Panshin y De Zeeuw (1980) y Arroyo (1983), indican que la densidad de la madera, depende proporcionalmente de tres factores: a) del tamaño de las células; b) del espesor de las paredes celulares y c) del número de diferentes tipos de células; por otra parte, las fibras son particularmente importantes en el valor de esta propiedad, es decir su abundancia es importante, entre más gruesas son las paredes de las fibras se incrementará el valor de la masa y viceversa. Adicionalmente, una mayor proporción de vasos ocupa mayor espacio, lo que implica un menor valor en la densidad o peso específico (Arroyo, 1983). Al respecto, el diámetro, la frecuencia, distribución (porosidad) y proporción de vasos se consideran como factores que influencian esta propiedad física (León, 2010).

EL ASCENSO DE AGUA Y EL VIENTO.

Los estudios en biomecánica en general son escasos, sobre todo los que estudian el efecto de la flexión por viento sobre el ascenso del agua en las plantas. La mayor parte de los estudios respecto al tema se han realizado en plántulas de algunas especies con crecimiento primario.

Al respecto Whitehead (1963) trabajó con plantas de girasol que crecieron experimentando vientos con velocidad de 18 ms⁻¹ y en condiciones de sequía.

Estos individuos resultaron tener una sobrevivencia 5 veces mayor que el lote control, sin viento.

Hammer *et al.* (1974), estudiaron los efectos en el crecimiento por la flexión manual realizada en las puntas de las ramas de crisantemos sembrados en maceta (*Dendranthema grandiflorum* (Ramat.) Kitamura). La deformación por flexión fue realizada por pocos segundos diariamente, con ello las plantas crecieron mucho más lentamente que las plantas control sin tocar.

Retuerto y Woodward (1992), observaron en plantas de mostaza blanca expuestas en túneles de viento con velocidades de 0.3, 2.2 y 6.0 m s⁻¹ por 42 días, encontrando que al incrementar el viento aumentó ligeramente la transpiración y la conductancia estomática y no se observó un descenso significativo en la actividad fotosintética, sólo el área foliar específica disminuyó significativamente.

Mitchell (1992), estudió el efecto mecánico provocado por sacudida ligera o fuerte en vástagos y brotes de plántulas de patata cultivadas en maceta (*Solanum tuberosum* L.). Sus resultados muestran una disminución en el tamaño y masa pero no afecta el número de tubérculos formados durante el tratamiento.

Por otro lado, Smith y Ennos (2003) estudiaron los efectos del viento y la flexión en tallos de plantas de girasol (*Helianthus annuus* L.), para ello formaron dos grupos para estudiar el efecto del flujo del viento, en donde los grupos fueron sometidos continuamente con un ventilador Sona de 30 W a velocidades menores de 0.2 m s⁻¹ y otros dos grupos para estudiar el efecto de la flexión mecánica sobre el tallo, en donde las plantas fueron flexionadas 45° de lado a lado, 40 veces cada día durante 1 minuto. Lo que encontraron fue que el flujo del viento

favorece la altura de la planta y la conductividad hidráulica (k_h) y redujo la rigidez y fuerza del tallo, mientras que la flexión causó una respuesta opuesta, la altura del tallo disminuyó al igual que la conductividad del tallo, pero favoreció las propiedades de rigidez. Los resultados de este estudio sugieren que la flexión mecánica favorece el compromiso mecánico y el viento la eficiencia conductiva.

En plantas con crecimiento secundario la mayoría de los estudios se han limitado a la evaluación de las propiedades físico-mecánicas de la madera de alguna especie con importancia forestal y comercial.

Probablemente por el tamaño y la importancia ecológica de los árboles, estos no han recibido la suficiente atención, sin embargo ha surgido el interés por conocer en cómo los árboles son capaces de soportar su propio peso y saber cuáles son los factores físicos que limitan su altura, es decir el "diseño biomecánico".

Al respecto Nobel (1981) menciona que la exposición prolongada al viento induce la disminución del tamaño de hojas, alargamiento del tallo, baja ganancia de peso fresco y seco, menor longitud de raíces y alteración en el número de ramificaciones de la raíz, sin embargo concluye que estos efectos varían con la especie. Algunos de estos efectos dependen de las capas límite de aire junto a las partes aéreas de una planta a través de los cuales ocurren intercambios de gas y calor con el ambiente.

En estudios posteriores se indica que la respuesta a los mecanismos provocados por la alteración mecánica, es decir los producidos por el rozamiento, rociado con agua o flexión inducida por el viento son solamente parte de un

complejo y muy antiguo "sistema de respuesta al estrés" (Albrecht et al., 1993; Braam et al., 1997; Jaffe et al., 2002; Braam, 2005).

En este sentido, Onoda y Anten (2011), mencionan que existen dos tipos de estrategias de las plantas frente al estrés mecánico, esto es, algunas especies de plantas incrementan el grosor del tallo, mientras que otras especies reducen el diámetro del tallo o del pecíolo y por tanto la rigidez a la flexión.

Por otro lado existe un enlace directo entre el transporte de agua, la supervivencia de la planta y el crecimiento, lo que sugiere una fuerte presión selectiva hacia valores altos de resistencia a la cavitación del xilema. Esta resistencia al embolismo se relaciona estrechamente con la densidad de la madera. La consecuencia inmediata de la cavitación del xilema es un desplome en el crecimiento de la planta debido al decremento en la tasa fotosintética (Sperry & Pockman 1993, Meinzer *et al.* 2001); la consecuencia posterior en caso de existir un alto porcentaje de embolismos es una falla hidráulica, lo que pone en riesgo la vida del árbol.

Peltola (2006) considera que los datos experimentales y modelos mecánicos pueden ser utilizados para estimar el riesgo de falla en el árbol y de predecir la estabilidad del árbol y el soporte de la productividad, sin embargo concluye que estos modelos no son suficientes para evaluar la estabilidad mecánica de los árboles, debido a la compleja dinámica de las cargas que participan.

Brüchert y Gardiner (2006) estudiaron árboles de picea Sitka spruce (*Picea sitchensis*). El experimento consistió en elegir un sitio en el oeste de Escocia con las siguientes características: velocidad media del viento de 5.5 m s⁻¹, pendiente

de 16°; elevación de 150 m; temperatura acumulada (5°C más por día), 1260; precipitación, 1800 mm/año. Se escogió el bosque medio, representando diferentes exposiciones de viento para los árboles. Estos 60 árboles estaban expuestos a cuatro niveles de exposición al viento (10 m, 30 m, 50 m, 90 m). En cada línea, 15 árboles con diámetros entre 0,27 y 0,41 m DAP fueron seleccionados representando los árboles más vigorosos.

Los autores encontraron una evidente reacción del crecimiento excéntrico de los árboles a la influencia del viento, pues la excentricidad era significativamente mayor en los que se encontraban en el borde del sitio (más pequeños, más cónicos y más flexibles) que los expuestos en el centro del sitio.

Evapotranspiración y porometría.

Por otro lado los valores de evaporación y conductancia estomática (Gs) (su inverso es la resistencia estomática) se han estudiado para observar el aporte evaporativo que cada especie aporta. Al respecto Jaramillo *et al.* (2015) midieron los valores de Gs para *Alvaradoa amorphoides* en la selva baja caducifolia de Morelos para establecer las diferencias entre las caras adaxiales y abaxiales de las hojas durante el plegamiento foliar, encontrando que esta especie presenta una Gs de 313.03 mmol/m² s durante el mes de junio y de 300.51 mmol/m² s durante el mes de septiembre, así como un potencial hídrico (Ψ_h) que fluctuó entre -3.29 y -2.01 MPa registrados en junio y septiembre respectivamente, dichos valores de potencial hídrico indican que la especie se encuentra bajo estrés hídrico, mientras que los valores de conductancia estomática sugieren que la interfase líquido-vapor formada en el mesófilo le permite a esta especie tener control de la temperatura y enfriamiento de la superficie foliar.

En cuanto a datos de curvas de vulnerabilidad, se conocen algunos valores de PLC₅₀ en especies de bosque tropical seco, por ejemplo en especies caducifolias como *Coursetia arbórea* (PLC₅₀= 2.42 Mpa); *Lonchocarpus dipteroneurus* (PLC₅₀= 1.77 Mpa); *Beureria cumanensis* (PLC₅₀= 3.82 Mpa); *Pithecellobium dulce* (PLC₅₀= 1.65 Mpa) y en especies perennifolias como *Capparis aristiguetae* (PLC₅₀= 2.45 Mpa) y *Morisonia americana* (PLC₅₀= 2.39 Mpa) (Sobrado, 1997).

Cabe mencionar que no existen datos sobre el efecto de la flexión en estos parámetros fisiológicos de especies mexicanas de selva baja caducifolia como los aquí estudiados.

GENERALIDADES.

En las laderas de las selvas bajas caducifolias de Morelos *Alvaradoa amorphoides* y *Euphorbia schlechtendalii* son elementos florísticos característicos y abundantes típicos de vegetación primaria y perturbada de selvas bajas caducifolias.

ZOCÓN (Alvaradoa amorphoides) LIEBM.

Ubicación taxonómica.

Alvaradoa amorphoides pertenece a la familia Picramniaceae de acuerdo con Fernando y Quinn (1995) Engl. y a la subfamilia Alvaradoideae (Fernando *et al.*, 1995; Kubitzki, 2007).

Nombres comunes.

Ardilla, rabo de ardilla, zorra (Costa Rica); caratillo (Nicaragua); cola de ardilla, palo de hormigas, plumajillo (Guatemala); palo de sobo, plumajillo, zorro (El Salvador); zorra, zorrillo, (Honduras) (Barrance *et al.*, 2003). Palo torsal,

camarón, pie de gallo, aretillo, penicillo, guachipil, palo hormiga, ruda cimarrona, Zocón (México)¹.

Palo de sobo, be siinik, beel siinik, beel siinik che', beel siinik, beel siinik che', besinic-che, suetsink-ché, xbesiinnik che', xbesinikché, charagallo, guacipil, gueguetzí, guetzé-guetzé, huachipil, huezequí, huichipil, tacajay, cuetzé (Liogier, 1988; Porter, 1973; Rebollar *et al*, 1996-1997; Standley y Steyermark, 1946).

Características de la especie.

Alvaradoa amorphoides es un árbol dioico, pequeño de 3 a 8 metros de altura. Las hojas son compuestas, imparipinnadas y alternas, con 10-30 pares de folíolos²; verde oscuras y brillantes en el haz, verde claro y pubescentes en el envés (Barrance *et al.*, 2003). Posee inflorescencias en racimos; sus flores masculinas son de 20 cm de largo y las femeninas de 15 cm de largo; las flores poseen cinco sépalos cortos, sin pétalos, las masculinas con cinco estambres y las femeninas con ovario de dos a tres celdas y dos a tres estilos. Los frutos son sámaras, ligeramente rojizas, lanceoladas a lanceolado-elípticas, acuminadas, con los márgenes provistos de numerosos pelos cortos y blancos a manera de cilios. Cada fruto tiene una semilla (Holdridge *et al.*, 1997).

Anatomía de la madera de Alvaradoa amorphoides.

Las características microscópicas generales descritas por Rebollar *et al*, (1996-1997) para esta especie muestran una madera con porosidad difusa, con algunos vasos solitarios, otros agregados, numerosos (20-24-30/ μ m²) y de diámetro tangencial moderadamente pequeño (25-70-125 μ m), moderadamente

¹ ASDM Sonoran Desert Digital Library www.desertmuseumdigitallibrary.org

² www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx

cortos (180-280-400 μ m) y de placa perforada simple. Tiene radios principalmente triseriados, heterogéneos, moderadamente numerosos de (3-5-9/ μ m), bajos y finos.

Las fibras se describen como libriformes, septadas, medianas, de diámetro fino y pared delgada.

Cortadi, *et al.*, (2010), describe la madera de *A. amorphoides*, resaltando que presenta poros apenas visibles, anillos poco diferenciables y presenta un color amarillo pálido con la albura blanquecina.

Distribución geográfica, tipos de vegetación y suelos.

Alvaradoa amorphoides se distribuye de Florida a México, Cuba, América Central, Bolivia, Argentina y en Guatemala aparece generalmente en el bosque seco y monte espinoso (Barrance *et al.*, 2003).

En México se distribuye en los estados de Sinaloa, Yucatán, Jalisco, Quintana Roo, Michoacán, Chiapas, Guerrero, Campeche, Veracruz, Nayarit, Morelos, Colima, Sonora, Chihuahua y Oaxaca³ (REMIB, CONABIO).

A. amorphoides es un árbol originario de México, que habita en climas cálido, semicálido, y templado, asimismo es una planta asociada a bosques tropicales caducifolios, subcaducifolios, subperennifolio y perennifolio; bosque espinoso, bosque mesófilo de montaña; bosques de encino y pino.⁴ Es un árbol común del bosque seco y típico de vegetación del bosque secundario, aunque también se le puede encontrar en el bosque lluvioso.

Esta especie crece bien en suelos con textura arenosa a franco arcillosos, pero también tolera los suelos pobres y pedregosos (Barrance *et al.*, 2003).

³ //zipcodezoo.com/Plants/A/Alvaradoa_amorphoides

⁴ www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/monografia.php?l=3&t=&id=7116.

Usos.

La madera es fácil de trabajar sin embargo, la durabilidad natural es baja, sin embargo se utiliza para hacer construcciones rurales, carpintería en general, mangos de herramientas, vigas y postes de cerca. En países como El Salvador, Nicaragua, Sur de Honduras y Guatemala se utiliza para leña. En México se cultiva como planta ornamental, y también se utiliza como leña (Barrance *et al.*, 2003).

Alvaradoa amorphoides también tiene usos medicinales, por ejemplo; de la corteza se obtiene un tónico estomacal y la corteza posee la propiedad de ser antipruriginosa (Martínez, 1969; Toursarkissian, 1980). La infusión que se obtiene al cocer la corteza se utiliza no sólo como tónico digestivo, sino también como remedio para la tos y la corteza molida al aplicarla localmente ayuda a sanar las heridas (Barrance *et al.*, 2003).

XTOMECA, (*Euphorbia schlechtendalii*) **BOISS**.

Ubicación taxonómica.

Euphorbia schlechtendalii pertenece a la familia Euphorbiaceae (Martínez *et al.*, 2002; González, 2007). La familia Euphorbiaceae es una de las más grandes a nivel mundial y ocupa el sexto lugar en diversidad después de las familias Orchidaceae, Asteraceae, Fabaceae, Poaceae y Rubiaceae. La familia es de gran importancia, pues muchos de sus miembros se cultivan para diferentes usos de tipo medicinal, industrial, alimenticio y ornamental. A pesar de su gran importancia, tanto sistemática, como florística, el conocimiento de las especies de Euphorbiaceae en México es pobre, y el género *Euphorbia* está representado por 241 spp., es decir representa el 31% de las especies de la familia. Cabe

mencionar que *Euphorbia* probablemente es el segundo género más grande la flora de México, después de *Salvia*. (Steinmann, 2002).

La familia Euphorbiaceae se encuentra altamente distribuida a través de la República desde el nivel del mar hasta más de 3,000 m de altitud y está representada en diez tipos de vegetación reconocidos por Rzedowski (1978) en México, pero es en los bosques tropicales caducifolios donde alcanza su máxima diversidad y abundancia (Steinmann, 2002).

Nombres comunes.

Boxchakah, sakchakah, box chakaj, zac-chaca, chacajillo, (Barrera, 1976); *mi seeg kit* (Oaxaca)⁵; sak chakàah (Yucatán) (Alfaro, *et al.*, 2010); cigarrillo (Guerrero); cojambomó (Zoque, Chiapas); lecherilla (Guerrero); mulatilla (Oaxaca); nilungaña (Chinanteco, Chiapas); tencuanete (Sinaloa); tomeca (Puebla); varaleche (Martínez, 1979) e ixtomeca (Morelos) (Dorado, 2001); mata gallina (Veracruz) (Couttolenc *et al.*, 2005); palo de leche (González, 2007); tomeca o papelillo (Jalisco) (Ríos, *et al.*, 2005).

Características de la especie.

E. schlechtendalii es un arbusto o árbol de 2.5 a 7 metros de altura, de hojas simples, verticiladas. Inflorescencias ciatias en cimas compactas, terminales o axilares, con savia blanca (látex) en todas las partes de la planta. Las flores estaminadas poseen 1 estambre, las flores pistiladas contienen el ovario con 3 carpelos, un óvulo en cada lóculo y el fruto es una cápsula (González, 2007). El tronco es cilíndrico, con corteza lisa de color rojiza y papirácea en láminas grandes rojizas y lenticelas escasas (Abundis *et al.*, 2004).

⁵ Tomado de:

www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/monografia.php?l=3&t=&id=7706)

Anatomía de la madera de Euphorbia schlechtendalii.

En características microscópicas los vasos presentan porosidad difusa, poros de contorno circular a ligeramente anguloso, principalmente en grupos de 2 a más de 5 y solitarios, arreglados en cadenas radiales y algunos agrupados, pocos (5/mm²); medianos de 147 \pm 29 µm de diámetro; elementos de vaso medianos de 406 \pm 86 µm (197-545 µm) de longitud; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas, areoladas ornamentadas de 7 µm de diámetro y de vaso a radio son más grandes y escaleriformes. El parénquima axial es apotraqueal en bandas irregulares cortas de una sola célula de ancho y en algunas áreas de aspecto reticular, abundante, con series de 2 a 4 ó hasta 6 células por segmento. El parénquima radial presentan radios numerosos, 8/mm; heterogéneos, uniseriados, biseriados y triseriados, con dos tipos de radios unos con el cuerpo formado por células procumbentes y con 1, 2 o hasta 8 hileras de células erectas en los márgenes, los uniseriados formados solamente por células erectas; muy bajos de 986 \pm 125 µm de alto (Abundiz *et al.*, 2004).

Fibrotraqueidas, moderadamente cortas de 854 \pm 107 µm (648-1052 µm) de longitud; punteaduras areoladas, pared delgada de 2 µm de espesor, diámetro de 16 µm. Presencia de traqueidas y anillos de crecimiento inconspicuos. La albura es de color blanco cremoso de tonalidades amarillentas y sin duramen notable (Abundiz *et al.*, 2004).

Distribución geográfica, tipos de vegetación y suelos.

Se distribuye en la vertiente del Pacífico. De México a Costa Rica. En Costa Rica, en bosque seco y húmedo, 50-1300 msnm. (González, 2007). En México se distribuye en los estados de Morelos⁶, Sinaloa, Puebla, Guerrero, Oaxaca, Chiapas (Abundis *et al.*, 2004), Tamaulipas, Veracruz, Jalisco, Michoacán (University of Arizona Herbarium; Ramírez *et. al.*, 2010), Yucatán (Alfaro, *et al.*, 2010), Colima, Nayarit, Quintana Roo (REMIB, CONABIO).

Existe escasa información con respecto a la biología de esta especie, sin embargo, algunos autores mencionan que es una especie que habita en bosques secos y húmedos, teniendo preferencia por los bosques secos⁷ (Burger, 1995; Barrance *et al.*, 2009).

Los suelos donde se establece son someros, pedregosos y pobres en vegetación, sobre un sustrato de rocas metamórficas o calizas en ocasiones expuestas (Grimaldo, 2010).

Usos

No se conocen usos de la madera de *E. schlechtendalii* (Abundis *et al.*, 2004). Se ha reportado el uso del látex como medicinal (Dorado, 2001). En el Municipio Camarón de Tejeda, Veracruz, se extrae el látex, el cual se utiliza para pescar pues provoca ceguera en los peces (piscicida) (Couttolenc *et al.*, 2005). En Oaxaca el látex diluido en agua se emplea para tratar enfermedades venéreas,

⁶ Tomado de: unibio.unam.mx/irekani/handle/123456789/11680?proyecto=Irekani

⁷ Tomado de: redbio.una.edu.ni/arboretum/fichas.php?cod=90

para el dolor de pecho y como laxante. En Yucatán, se utilizan las hojas maceradas contra la caspa⁸, también como piscicida y veneno (González, 2007).

Por último *Alvaradoa amorphoides* y *Euphorbia schlechtendalii* son especies asociadas, pioneras, adaptables a ambientes hostiles, con crecimiento rápido y vida corta, de esta manera van generando un ambiente propicio para que otras especies menos resistentes puedan establecerse también.

⁸ Tomado de: página web de la Biblioteca digital de la Medicina Tradicional Mexicana









(//zipcodezoo.com/Plants/A/Alvaradoa_amorphoides).

CAPITULO 2.

JUSTIFICACIÓN.

Alvaradoa amorphoides y Euphorbia schlechtendalii son dos especies arbóreas frecuentes como elementos secundarios en selvas bajas caducifolias del estado de Morelos (Bonilla y Villaseñor, 2003).

Alvaradoa amorphoides presenta un xilema secundario con porosidad difusa y poros arreglados en múltiples radiales, mientras que *Euphorbia schlechtendalii*, es caducifolia, presenta porosidad difusa y poros con menor grado de agrupación. Los diámetros de vasos en esta especie son de mayor calibre que los de *A. amorphoides* y la densidad de su madera es significativamente menor (Carpio, 1992). Ambas especies se consideran intolerantes a la desecación.

HIPÓTESIS.

El efecto mecánico del esfuerzo de flexión en el xilema secundario decrementará los valores de conductividad hidráulica si la densidad relativa es baja, esto es, a mayores densidades relativas, el efecto de la flexión registrará menos cavitación que a menores densidades. Los valores del potencial hídrico pueden ser más negativos, si están ocurriendo mayores eventos de cavitación o si la densidad relativa es menor.

Por lo tanto, la conductividad hidráulica, la evapotranspiración y en consecuencia la tasa fotosintética en *Euphorbia schlechtendalii* se verán más mermadas por el efecto de la deformación que en *Alvaradoa amorphoides,* debido a que la primera es menos densa, presenta fibras de paredes más delgadas y sus

vasos son de mayor diámetro, lo que conducirá a la cavitación de los vasos, un descenso en el flujo y a valores más negativos del potencial hídrico.

OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES.

Objetivo general.

Evaluar y comparar el efecto que experimentan *Alvaradoa amorphoides* y *Euphorbia schlechtendalii* en los parámetros hidráulicos y fisiológicos cuando sus tallos son sometidos a flexión.

Objetivos particulares.

Medir, evaluar y calcular las variables: flujos, conductancia estomática (G_s), concentración de interna de CO₂ (Ci), tasa de evapotranspiración (E), tasa fotosintética (Pn), déficit de presión de vapor (DPV), potencial hídrico *in situ,* cuando los tallos de *A. amorphoides* y *E. schlechtendalii* experimentan eventos de deformación por flexión a diferentes ángulos.

Comparar la resistencia a la cavitación (PLC₅₀) y la densidad de la madera en ambas especies.

MATERIALES Y MÉTODOS.

Sitio de estudio.

El sitio de estudio se localiza en el municipio de Tlaquiltenango, en el predio "Los limoncillos", está ubicado aproximadamente a 3 km de "Valle de Vázquez carretera Chimalacatlán, Estado de Morelos (figura 3). Se presentan dos tipos de clima, el semiseco-semicálido y el semiseco-cálido, con un invierno seco poco definido que va de diciembre a mayo y la época de lluvias, de junio a noviembre. Las temperaturas oscilan comúnmente entre los 15º y 35º, la

precipitación es de 909.8 mm de lluvia anual (Enciclopedia de los Municipios de México, 1988). En ese sitio se reporta un promedio de la velocidad del viento de 0.30 km/h (INEGI, 2007).



Figura 3. Localización del sitio de estudio. (Tomado de: Google Maps).

La vegetación característica es una selva baja caducifolia (Miranda y Hernández, 1963). Las especies arbóreas dominantes son *Conzattia multiflora*, *Amphipterygium adstringens*, *Ipomoea wolcottiana*, *Lysiloma divaricata*, *Ceiba parvifolia*, *Wimmeria persicifolia*, *Bursera ariensis*, *Lysiloma tergemina*, *Bursera copallifera*, *B. glabrifolia*, *B. bipinnata*, *B. longipes y B. morelensis*. En condiciones de disturbio, suele dar lugar a un matorral secundario, constituido por algunas de las siguientes especies: *Ipomoea pauciflora*, *Guazuma ulmifolia*, *Acacia angustissima*, *A. cochliacantha*, *A. farnesiana*, *A. pennatula*, *Salvia polystachya*, *S. purpurea*, *S. sessei*, *Desmodium skinneri*, *Vernonia aschenborniana*, *Bocconia arborea*, *Lantana velutina*, *Haematoxylon brasiletto*, *Pluchea symphytifolia*, *Gliricidia sepium*, *Cordia curassavica*, *C. elaeagnoides*, *Piptadenia flava*, *Mimosa* polyantha, Senna skinneri, Caesalpinia platyloba, C. pulcherrima, Pithecellobium acatlense y Asterohyptis stellulata (Contreras-MacBeath *et al.*, 2002). El sitio de estudio se encuentra a una latitud de 18º 30' 39.2'' al Norte y longitud de 099º 05' 16.9'' al Oeste; con una elevación de 930 msnm.

Obtención de datos del medio físico.

Para la medición de la tensión (potencial hídrico) del suelo se usaron e instalaron tres tensiómetros de tubo. En el follaje se colocaron HOBOS (U12-012), con los que se midió y registró el porcentaje de humedad relativa y temperatura.

Los HOBOS poseen una resolución de 12-bits, proporcionando una alta precisión y detección de una mayor variabilidad en los datos registrados; almacenan hasta 43,000 mediciones, por lo que pueden funcionar como una estación meteorológica cuando se instalan en claros.

La precisión del HOBO se muestra en la siguiente tabla:

VARIABLE	PRECISIÓN
Temperatura	±0.35ºC de 0º a 50ºC (±0.63ºF de 32º a 122ºF).
Humedad relativa	+/- 2.5% de 10% a 90% RH (típico), a un máximo de +/- 3.5%.
Intensidad de luz	Diseñado para la medición interior de los niveles de luz relativos.

Tabla 1. Características y valores de precisión del HOBO U12-012 (manual onset HOBO Data Loggers, 2004).

Medición de fotosíntesis.

Para la medición de la conductancia estomática (G_s), concentración de Carbono (Ci), tasa de evapotranspiración (E), tasa fotosintética (Pn), déficit de presión de vapor (DPV) se usó un aparato portátil de medición de fotosíntesis CIRAS 2 del año 2008, proporcionado por el laboratorio de Microbiología del Departamento de Edafología del Colegio de Posgraduados, Chapingo.

Medición del potencial hídrico del tallo y hoja.

Se utilizó una bomba de Scholander para la medición del potencial hídrico nativo (Ψ_{hn}) (presión inicial sin flexión) de los tallos, es decir el potencial hídrico al que estaba la planta al momento de ser cortada y el potencial hídrico durante los eventos de flexión.

Obtención de flujos y conductancia estomática bajo tres condiciones de flexión.

En este experimento se seleccionaron 10 individuos de cada especie (con una altura de 2 - 2.5 m. y diámetro del tallo principal de 3.5 - 5 cm). Para cada individuo se seleccionaron dos tipos de ramas: una rama de entrada de agua (teñida con fucsina al 0.1%) y una de salida o de evaporación, la que experimentó tres tipos de flexión respecto a la vertical: 10°, 20° y 30° los que se obtuvieron usando un transportador y un nivel.

El resto de las ramas con follaje se taparían con bolsas de tela reflejante plateado para evitar un efecto aditivo de evaporación.

La rama de entrada se seccionó en su extremo, se pulió y se le instaló una manguera con jeringa.

Durante el modo "sin flexión" y para los tres niveles de flexión se tomaron para cada rama evaporativa o de salida cinco mediciones de conductancia estomática (Gs) con el porómetro.

Simultáneamente durante el modo "sin flexión" y los tres niveles de flexión se midió el tiempo de entrada de un volumen conocido para obtener el valor del flujo. Esto se repitió 10 veces.

Al terminar las mediciones de cada rama de salida, éstas se cortaron en la base y sellaron con pintura vinílica.

Los árboles estudiados presentaron varias ramas de salida embolsadas, por lo que el experimento se repitió para cada rama de salida. La rama de entrada siempre fue la misma.

A los follajes de entrada y salida se les midió el potencial hídrico.



Figura 4. Descripción del experimento *in situ*. a) Conexión de la manguera y cilindro con la rama de la planta. b) Montaje del experimento *in situ*. c) Flexión en la rama de salida con contrapesos.

Obtención de variables fisiológicas con el medidor de fotosíntesis CIRAS 2 bajo tres condiciones de flexión.

De diez individuos diferentes de ambas especies, se obtuvieron 12 mediciones de las siguientes variables por cada ángulo de flexión con el equipo medidor de fotosíntesis (CIRAS 2): conductancia estomática (G_s), concentración
interna de CO₂ (Ci), evapotranspiración (E), tasa fotosintética (Pn), déficit de presión de vapor (DPV).



Figura 5. Experimentos *in situ* en la selva baja caducifolia de Morelos. a) Selva baja caducifolia del sitio de estudio. b) Medición del ángulo de flexión con transportador y nivel. c) Flexión en la rama de salida con contrapesos. d) Instalación de la jeringa con fucsina para medir el volumen de agua consumida. e) Montaje del experimento. f) Obtención de datos con el CIRAS. g) Individuo medido completamente.

Estadística.

Se realizaron análisis de varianza de una vía o su equivalente no paramétrico con pruebas *a posteriori* de las variables fisiológicas con un nivel de significancia del 5% (α =0.05) para detectar diferencias significativas en las variables por el efecto de la flexión. Los análisis estadísticos se realizaron con ayuda de los software NCSS 2007, JMP 7 y Stata 7 (Hintze, 2009; SAS Institute Inc., 2007 y StataCorp., 2001).

Curva de vulnerabilidad para Euphorbia schlechtendalii.

La curva de vulnerabilidad se construyó con lotes de ramas que tomaron valores de potencial hídrico más negativos conforme se dejaron secar.

El primer lote formado por 12 ramas frescas de 2.5 m de largo, se embolsó (bolsas negras) y llevó al laboratorio para evitar la evapotranspiración. Este lote se dejó dentro de las bolsas por 4 horas en posición horizontal para equilibrar la columna de agua a lo largo de las columnas del xilema.

Los siguientes 19 lotes de 12 individuos cada uno se dejaron a la intemperie para comenzar el proceso de deshidratación. De estas ramas se cortaron bajo el agua 12 segmentos de 10 x 1 cm aproximadamente. De cada rama se guardaron las hojas para medirles el potencial hídrico (Ψ_x) con una bomba de Scholander. Los segmentos se tiñeron con fucsina para teñir los vasos funcionales. Después se instalaron en el sistema de Sperry *et al.* (1988) para medir flujos iniciales (figura 6). Para medir los flujos finales se pasó agua a presión a través de los segmentos para eliminar embolismos, y se repitió la medición. Los segmentos se desmontaron y tiñeron con verde rápido para reconocer vasos embolizados.



Figura 6. Montaje del sistema de Sperry, J. S., J. R. Donelly y M. T. Tyree (1988).

Cálculos para obtener el PLC50 en Euphorbia schlechtendalii.

Con los valores obtenidos de flujos en el sistema de Sperry *et al.* (1988), se calcularon los valores de la conductividad hidráulica (Kh) inicial y final, máxima conductividad hidráulica (max Kh). También se calcularon los valores de la conductividad hidráulica específica (Ks) inicial y final utilizando la fórmula: (Kh / área real de xilema), máxima conductividad específica (max Ks), y cálculo de la pérdida de conductividad hidráulica para cada segmento (PLC).

El análisis estadístico de la curva de vulnerabilidad de *Euphorbia schlechtendalii* se llevó a cabo en el programa Stata 7 (StataCorp., 2001). Las conductividades hidráulicas se calcularon con la ecuación:

$$Kh = \frac{Fdx}{dp}$$

Ec. (1)

Dónde: *F* es el valor del flujo obtenido con el aparato de Sperry, *dx* es la longitud del segmento del tallo, *dp* es la presión hidrostática del agua a cierta altura. Para obtener la conductividad específica se utilizó la ecuación:

$$Ks = \frac{Kh}{AX}$$

Ec. (2)

Dónde: *Ks* es la conductividad específica, *Kh* es la conductividad hidráulica y *Ax* es el área real que ocupa el xilema en el segmento de tallo.

Para calcular el valor de PLC (Percentage loss of conductivity) se utilizó la siguiente ecuación:

$$PLC = \frac{Ksf - Ksi}{Ksi} * 100$$

Ec. (3)

Para obtener la gráfica de la curva de vulnerabilidad se utilizaron los valores obtenidos de PLC y los del potencial hídrico (Ψ_x) de cada segmento para graficar la pérdida de conductividad hidráulica (PLC vs Ψ_x) de acuerdo con la ecuación de Pammenter y Vander Willigen (1998) citada anteriormente.

$$PLC = \frac{100}{(1 + exp(a(\Psi - b)))}$$
Ec. (4)

Los datos de PLC₅₀ de *Alvaradoa amorphoides* se tomaron de Alemán (2011), quién reporta para esta especie un PLC₅₀ = -5.4075 Mpa.

CÁLCULO DE LA DENSIDAD RELATIVA DE LA MADERA DE Euphorbia schlechtendalii y Alvaradoa amorphoides.

Para obtener el valor de la densidad de la madera de ambas especies se recolectaron ramas de 2 metros aproximadamente (una de cada especie), las cuales se cortaron en segmentos de 15 centímetros.

Posteriormente en la balanza analítica se colocó un recipiente con agua limpia para sumergir la muestra, con la ayuda de una aguja, evitando tocar las paredes del recipiente para obtener el volumen verde.

Para obtener el valor del peso anhidro o peso seco los segmentos se metieron a una estufa a 51°C para su desecación.

Se utilizó la siguiente fórmula:

 $densidad = \frac{peso \ seco}{volumen \ verde}$

Medición del diámetro y número de vasos de la madera de Alvaradoa amorphoides y de Euphorbia schlechtendalii

Los datos de estas variables para *Alvaradoa amorphoides* se tomaron de Alemán (2011). Para *Euphorbia schlechtendalii* se obtuvieron secciones transversales de los tallos obtenidos de los experimentos de la curva de vulnerabilidad. Se midieron 10 campos para el número de poros/mm² y para obtener la media del diámetro tangencial se midieron 25 vasos en esos mismos campos. Se sacó la media para ambos caracteres y comparar.

RESULTADOS.

Experimento 1.

Flujo.

En la gráfica 1, se observa que la magnitud del flujo es mayor en A. amorphoides a la de E. schlechtendalii.

Se observa que al flexionarse *A. amorphoides* no muestra diferencias significativas en los diferentes ángulos de flexión (Gráfica 1). Sin embargo, aunque no es significativo, se aprecia una ligera tendencia al incremento en este parámetro.

E. schlechtendalii responde significativamente a este efecto a los 10° de flexión y tiende a compensar la pérdida de este parámetro a los 20° y 30° (Gráfica 1).



ESPECIE	0°	10º	20º	30°
Alvaradoa amorphoides	8.9124E-06 ± 5.44335E-07	1.0119E-05 ± 6.80E-07	1.0262E-05 ± 5.32E-07	1.0391E-05 ± 6.27E-07
Euphorbia Schlechtendalii	1.76336E-06 ± 2.36E-07	1.1889E-06 ± 1.17E-07	1.64027E-06 ± 2.12E-07	1.72294E-06 ± 1.59E-07

Gráfica 1. Comportamiento del flujo en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, F=1.34, α =0.05; *E. schlechtendalii*, H =11.90*, α = 0.05); el asterisco (*) indica diferencias significativas. La tabla muestra medias ± error estándar. Las letras en la gráfica indican la pertenencia a un grupo estadístico dentro de la especie.

Conductancia estomática (Gs).

En la gráfica 2, se observa que la magnitud de la conductancia estomática (Gs) es mayor en *A. amorphoides* que la de *E. schlechtendalii*.

Durante los diferentes ángulos de flexión, *A. amorphoides* no muestra diferencias significativas. Sin embargo, al experimentar la flexión a 10° gráficamente se aprecia una ligera caída de la conductancia estomática. Conforme se aumenta la flexión, la media de este parámetro tiende a un ligero incremento en su valor y se mantiene por encima de la media de los 0°.

Por otro lado *E. schlechtendalii*, se mantiene constante en este parámetro conforme se incrementa el ángulo de flexión.



Gráfica 2. Comportamiento de la conductancia estomática en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, F=2.28, α =0.05. *E. schlechtendalii*, F=0.75, α = 0.05). La tabla muestra medias ±.error estándar.

La conductancia estomática únicamente se correlacionó significativamente y de manera positiva en el caso de *E. schlechtendalii* (Tabla 2).

Especie	0 °	10°	20 °	30°
Alvaradoa	r= -0.0981	r= -0.3818	r=-0.0007	r= -0.0372
amorphoides	p= 0.3293	p= 0.0967	p= 0.9948	p= 0.7231
Euphorbia	r= 0.2862*	r= -0.0645	r= -0.0650	r= 0.0748
schlechtendalii	p= 0.0003	p= 0.3814	p= 0.3835	p= 0.3222

Correlación entre la conductancia estomática (Gs) y el flujo.

Tabla 2. Correlaciones lineales de Pearson entre la conductancia estomática (Gs) y el flujo en ambas especies (α =0.05); el asterisco (*) indica diferencias significativas.

Experimento 2.

Concentración interna de CO₂ (CI).

En la gráfica 3, se muestra la concentración interna de CO₂ para ambas especies. En el caso de *A. amorphoides*, estadísticamente no se encontraron diferencias significativas; sin embargo, gráficamente se observa una tendencia al incremento de la concentración interna de CO₂ en la hoja durante el primer evento de flexión (10°). Conforme se aumenta la flexión, la concentración de CO₂ tiende a disminuir incluso quedando ligeramente debajo de la media de los 0°. En *E. schlechtendalii* se distingue una disminución progresiva de la concentración interna de CO₂ conforme transcurre el experimento, encontrando que a los 30° ésta tiende a disminuir.



Gráfica 3. Comportamiento de la concentración interna de CO₂ en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, F=1.09, α =0.05. *E. schlechtendalii*, F=1.61, α = 0.05). La tabla muestra medias ±.error estándar.

Tasa de evapotranspiración (E).

En la gráfica 4, se muestra el efecto de flexión sobre la tasa de evapotranspiración, encontrando que *A. amorphoides* no presenta diferencias significativas durante todo el proceso del experimento, aunque se distingue una ligera tendencia al decremento del valor de esta variable, mientras que en *E. schlechtendalii* se mantiene constante en este parámetro conforme progresan los ángulos de flexión, mostrando poca alteración en la tasa evaporativa.



Gráfica 4. Comportamiento de la tasa de evapotranspiración en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, F=2.04, α =0.05. *E. schlechtendalii*, F=0.56, α = 0.05). La tabla muestra medias ± error estándar.

Tasa fotosintética (Pn).

En la gráfica 5, se muestra el efecto de flexión en la tasa fotosintética, encontrándose diferencias significativas a los 0° y 30° de flexión en *A. amorphoides*, reflejado en un disminución de este parámetro.

En *E. schlechtendalii*, no existen diferencias significativas durante el transcurso del experimento, la tasa fotosintética (Pn) es un parámetro que se mantiene prácticamente constante.



Gráfica 5. Comportamiento de la tasa fotosintética en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, H=9.55*, α =0.05. *E. schlechtendalii*, F=0.27, α = 0.05). El asterisco (*) indica diferencias significativas. La tabla muestra medias ± error estándar. Las letras en la gráfica indican la pertenencia a un grupo estadístico dentro de la especie.

Déficit de presión de vapor (DPV).

En la gráfica 6, se muestra efecto de flexión sobre el déficit de presión de vapor, en donde en *A. amorphoides* existe una diferencia significativa entre el valor de los 0° (sin flexión) y los 30° de flexión, por lo que el efecto de flexión alteró considerablemente con un incremento en el valor del DPV.

E. schlechtendalii también mostró un incremento significativo en el déficit de presión de vapor durante los eventos de flexión, siendo el DPV estadísticamente diferente a los 0° y 30° de flexión, comportamiento similar en ambas especies.



Gráfica 6. Comportamiento del déficit de presión de vapor en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, H=19.17*, α =0.05. *E. schlechtendalii*, H=10.17*, α = 0.05). El asterisco (*) indica diferencias significativas. La tabla muestra medias ± error estándar. Las letras en la gráfica indican la pertenencia a un grupo estadístico dentro de la especie.

Potencial hídrico (Ψ).

En la gráfica 7, se aprecia el efecto de la flexión en el potencial hídrico. En *A. amorphoides* existen diferencias significativas reflejadas en la disminución constante y paulatina del orden de un MPa aproximadamente desde el evento sin flexión (0º) y hasta los 30º.

En *E. schlechtendalii* el potencial hídrico se vio afectado significativamente de los 0° a los 10° y conforme se aumentan los grados de flexión se observa una tendencia a la disminución de esta variable fisiológica.



Gráfica 7. Comportamiento del potencial hídrico en cuatro ángulos de flexión. (*A. amorphoides*, H=38.42^{*}, α =0.05. *E. schlechtendalii*, H =12.64^{*}, α = 0.05). El asterisco (*)

indica diferencias significativas. La tabla muestra medias \pm error estándar. Las letras en la gráfica indican la pertenencia a un grupo estadístico dentro de la especie, misma letra indica mismo grupo.

EXPERIMENTO DE DESHIDRATACIÓN. CURVA DE VULNERABILIDAD PARA Euphorbia schlechtendalii.

La curva de vulnerabilidad de *E. schlechtendalii* (Figura 7) mostró que el xilema de esta especie es menos resistente a la cavitación (PLC_{50% E. schlechtendalii} de -2.1 MPa), que el de *Alvaradoa amorphoides* (PLC_{50% A. amorphoides}= -5.4 MPa; Alemán, 2011). Ambas especies se encuentran bajo las mismas condiciones ambientales de selva seca.



Figura 7. Curva de vulnerabilidad de *Euphorbia schlechtendalii*. La intersección de ambas rectas representa el PLC_{50%} obtenido del ajuste de los valores experimentales (máximo embolismo) con el modelo de Pammenter y Vander Willigen (1998). La curva representa los valores ajustados del modelo (R^2 =0.94, p< 0.05).

COMPARACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA EN AMBAS ESPECIES.

La tabla 3 muestra la media de las densidades de ambas especies, las que resultaron con diferencias significativas.



Figura 8. Secciones transversales de la madera de *Alvaradoa amorphoides* (microscopio óptico 10X y 40X).



Figura 9. Secciones transversales de la madera de *Euphorbia schlechtendalii* (microscopio óptico 10X y 40X).

Especie	Densidad	
Alvaradoa amorphoides	0.58	
Euphorbia schlechtendalii	0.49	

Tabla 3. Densidad de la madera de A. amorphoides y E. schlechtendalii.

Con respecto a la comparación entre la distribución, arreglo y número de los vasos en ambas especies se observa que la madera de *Alvaradoa amorphoides* presenta distribución difusa, con vasos de menor diámetro (74 µm), arreglados en múltiples radiales asociados a diagonales y tangenciales, los tres patrones de dos a tres vasos, formando continuos radiales. Son más abundantes (24/mm²) que en la madera de *Euphorbia schlechtendalii*, en la que la porosidad es difusa, los vasos se presentan solitarios, múltiples radiales de hasta 4 o cinco y algunos diagonales, con diámetro tangencial promedio de 90 µm. Es evidente que son de mayor número en *A. amorphoides* que en *E. schlechtendalii* (14/mm²). Con respecto a las fibras, las de *A. amorphoides* son de paredes más gruesas que las de *E. schlechtendalii*.

DISCUSIÓN.

Las plantas en su ambiente natural, deben de ajustar y resolver los problemas de flexión, pues se ha encontrado que el viento influye sobre el crecimiento y desarrollo de la planta, aunque sus efectos varían según su velocidad, especie y características de las hojas, o por las complejas interacciones entre la planta y la atmósfera (Waister, 1972; Grace, 1977; 1981) entre otros factores.

En este trabajo se observaron tendencias de cambio a la pérdida, ganancia o conservación de los parámetros hidráulicos y fisiológicos.

Alvaradoa amorphoides presenta flujos másicos y valores de conductancia estomática (Gs) mayores a los de *E. schlechtendalii*. Estos datos se ven claramente asociados al tipo de transporte de agua que ambas especies presentan. En *A. amorphoides* es evidente que el abasto es mayor y explica por qué presenta periodos más largos de resistencia a la caducidad. En este sentido Alemán (2011) asocia el abasto y la asincronía con el tipo de sistema radicular. Para *E. schlechtendalii* el tipo de sistema de transporte no favorece un abastecimiento continuo y se expresa en una menor cantidad de vasos y periodos de caducidad más largos. Esto también sugiere por qué la densidad relativa de *A. amorphoides* sea mayor que la de *E. schlechtendalii*, es decir, que la deformación que ocurre en el sistema de transporte de la primera, por ascenso del flujo másico, debe ser mayor que el que ocurre en *E. schlechtendalii*. Es decir *Alvaradoa amorphoides* compensa incrementando su densidad, y para mantener el abasto desarrolla un sistema radicular profundo (Jaramillo, 2011).

Bajo esta óptica los resultados del comportamiento de los flujos cuando hay flexión en ambas especies, sugiere que la primera especie puede ingresar mayor abasto desde el primer impacto de la primera flexión. En cambio en *E. schlechtendalii* la respuesta es inversa y solo logra mantener los valores iniciales.

Para la conductancia estomática (Gs) el impacto es casi imperceptible en ambas especies.

Con respecto a los valores de los parámetros de concentración interna de CO₂, tasa de evapotranspiración (E), tasa fotosintética (Pn), se observa en general tendencias a disminuir cuanto más se flexionan las ramas. De acuerdo con Waister (1972) y Grace (1977; 1982), el descenso de los valores de la concentración interna de CO₂, tasa de evapotranspiración (E), tasa fotosintética (Pn) impactaría el crecimiento de los individuos, aunque el efecto varía según la especie y características de las hojas, además de las complejas interacciones entre la planta y el ambiente.

De acuerdo con Grace (1988), se presume que a largo plazo las plantas al responder a este efecto mecánico resultaran en plantas bajas, con tallos y pecíolos más cortos y engrosados (Turgeon y Webb, 1971; Biro et al., 1980; Telewski y Jaffe, 1981), las cuales presentaran una mayor resistencia al vuelco contra vientos muy fuertes, pero sostendrán menos estructuras reproductivas y semillas, las cuales serán dispersadas a corta distancia a diferencia de plantas más altas (Niklas, 1998).

Adicionalmente un incremento en el DPV y valores más negativos en Ψ al flexionar las ramas significan que las plantas están pasando por estados de mayor estrés. En este sentido se ha establecido que la fuerza motora del ascenso del agua es la diferencia de presiones negativas entre el suelo y la atmósfera y que al perderse agua en forma de vapor desde el mesófilo de las hojas hacia la atmósfera, ésta sería remplazada por agua líquida que entrará desde las raíces, formándose un continuo, suelo planta atmósfera (Dixon y Joly, 1894; Zimmermann *et al.* 1994; Taiz y Zeiger, 2006). Los datos que arrojan sugieren que al incrementarse el DPV la planta requiere mayor abasto desde las raíces y por

ello los valores de concentración interna de CO₂, tasa de evapotranspiración (E) y tasa fotosintética (Pn) deberían de ser mayores en ambas plantas. Al respecto lo que sugiere la respuesta contraria es que las plantas podrían estar *parando* el sistema de intercambio gaseoso cuando se encuentran en riesgo, lo que sugiere los valores menores. En este sentido los valores más negativos hacia los 30 grados de flexión del potencial hídrico (Ψ_x) indican que efectivamente las columnas de agua están siendo sometidas a mayores esfuerzos de tensión y por lo tanto la planta se encuentra en mayor estrés y riesgo (Tyree y Zimmerman, 1983).

Por otro lado los resultados sobre resistencia a la cavitación para alcanzar el PLC₅₀ muestran que *A. amorphoides* presenta ($\Psi_{A. a}$ = -5.4 MPa) valores más negativos que *E. schlechtendalii* ($\Psi_{E. s}$ = -2.1 MPa) es decir, se requiere mayor esfuerzo en las columnas de *A. amorphoides* para ocasionar disfunción en su sistema conductor, lo que implica y explica que su sistema mecánico tiene densidades mayores (Maherali *et al.*, 2004; Tyree y Zimmerman, 1983; Tyree y Sperry, 1989).

Desde este punto de vista se observa que las compensaciones para *A. amorphoides* para conservar un mayor abasto y resistir el estrés por el medio físico, están expresado en un sistema de mayor abasto, mayor densidad y asincronía en la caducidad. También se observa que esta especie produce una gran cantidad de follaje, lo que explica los valores de la tasa fotosintética (Pn), CO₂ y tasa de evapotranspiración (E) más altos con respecto a *E. schlechtendalii*. Ésta última presenta follajes de menor abundancia y foliolos mucho más pequeños. Los resultados sugieren que esta especie compensa la menor

resistencia a la cavitación con un sistema de transporte de menor abundancia de vasos y fibras de paredes más delgadas, lo que explica su menor densidad relativa y por tanto caducidad durante desde finales del otoño y todo el invierno (Jaramillo, 2011).

La comparación de dos especies con sistema de transporte distintos, presenta dos escenarios sobre la seguridad y sensibilidad de estos sistemas. Por un lado los resultados muestran que *A. amorphoides* presenta el sistema más seguro de las dos pero ante los tres grados de la flexión sus respuestas son más variables que las de *E. schlechtendalii*. Es decir, esta última no presenta las características de seguridad que le permitirían follajes más abundantes y sistemas de abasto más profundos, resulta ser un sistema de transporte menos sensible, lo que tal vez compensa ante el riesgo con menor abasto y menor follaje.

Quizás la perceptibilidad sería un parámetro que debería estudiarse con mayor profundidad. Ishihara *et al.*, (2016), mencionan que algunas respuestas tigmomorfogenéticas parecen ser específicas de la especie, en las cuales diferentes vías pueden estar involucradas en la percepción de la estimulación mecánica, por lo tanto es importante estudiar la tigmomorfogénesis, así como comprender el mecanismo general de las especies, para ello se requiere estudiar diferentes especies de diferentes condiciones ambientales (Onoda y Anten, 2011).

Al respecto sería conveniente evaluar no sólo el efecto de flexión sobre el crecimiento vegetativo, sino también estudiarlo sobre el crecimiento reproductivo, pues de acuerdo con Niklas (1998), el estrés generado retrasa el periodo de floración, la maduración de frutos y la senescencia de la planta es temprana, comprometiendo la estabilidad y éxito de las especies, no obstante este tipo de

estudios relacionados con la biomecánica y el estrés hídrico contribuyen a conocer qué especies son más resistentes, pues a futuro podrían reemplazar a otras en las regiones más secas de su actual área de distribución (Peñuelas *et al.*, 2000).

Finalmente los experimentos que se realizaron en este trabajo no contemplan los efectos continuos a largo plazo de la flexión, sino momentos transitorios, aunque no instantáneos, para demostrar que los fenómenos de flexión pueden poner en riesgo al sistema de transporte y del crecimiento.

CONCLUSIONES.

- Alvaradoa amorphoides demostró ser la especie más sensible a la flexión mecánica y la especie que posee las mayores magnitudes de los parámetros fisiológicos.
- Euphorbia schlechtendalii posee un xilema más vulnerable a la cavitación, sin embargo puede ser una especie propuesta para restauración ecológica, pues demuestra poseer cierta tolerancia al estrés hídrico y plasticidad.
- El efecto de la flexión sobre las plantas varía según la intensidad, duración, especie y edad.
- La respuesta de la flexión de las plantas *in situ* es difícil de estudiar, debido al poco control que se tiene sobre las variables medio ambientales, pues la dinámica entre estas es compleja, por lo que se sugiere la automatización de los experimentos.
- Los efectos de la flexión ya sea por fenómenos meteorológicos o biológicos sobre las plantas, varían con las especies.

- El estrés por flexión mecánica puede influir negativamente sobre el potencial hídrico de las plantas, comprometiendo la tasa de evapotranspiración y fotosintética, atrasando el desarrollo de las especies.
- El fenómeno de flexión en las plantas estimula diversas respuestas fisiológicas, ya sea en la evapotranspiración, fotosíntesis, potencial hídrico, etcétera, pero las respuestas varían de acuerdo a la especie, pues de acuerdo con Kin y Ledent (2003), las diferentes respuestas de las plantas a la flexión por el viento están relacionadas con los niveles de humedad en el suelo, asimismo se ha encontrado que estas proveen ventajas adaptativas para la supervivencia.

PERSPECTIVAS.

- Realizar mediciones de porometría en diferentes individuos al mismo tiempo, a ciertas horas del día donde el fenómeno de evapotranspiración tiene su mayor influencia en los procesos difusión y fotosíntesis, los cuales repercuten en la productividad de la planta.
- Realizar experimentos de laboratorio, controlando las variables medioambientales, de tal manera que estas deberán ser cercanas a las presentes en campo.
- Realizar estudios en donde se midan o controlen los niveles de humedad en el suelo para la realización de los experimentos que involucren flexión mecánica.

- Detectar y medir la presencia de ABA (ácido abscísico) en los experimentos de flexión mecánica, para evaluar su influencia como respuesta al estrés hídrico y en el potencial hídrico.
- Detectar y medir la presencia de etileno, pues de acuerdo con Jaffe (1973); Biro y Jaffe, (1984); Jaffe y Forbes, (1993); se ha encontrado que en algunas especies las perturbaciones mecánicas estimulan su producción y este es responsable de la reducción de la elongación del tallo, disminución de elongación celular y aumento del crecimiento radial.
- Realizar microscopía electrónica de barrido para determinar el tipo y grado de apertura de los estomas cuando las plantas están bajo el efecto de flexión, con el fin de ver mejor que está pasando con el fenómeno de evapotranspiración durante la flexión.
- Realizar estudios de la anatomía y morfología de las plantas después de haberlas sometido a flexión durante un largo periodo de tiempo, para ver el impacto que tiene la flexión para el desarrollo de adaptaciones, pues se ha encontrado que la exposición prolongada al viento y en general al estrés mecánico, induce cambios morfológicos y anatómicos en la plantas (Nobel, 1981).
- Realizar este tipo de estudios en plántulas, pues se ha encontrado que la edad de la planta influye en la respuesta, dándose el mayor efecto en la fase de rápido crecimiento, con una marcada repercusión sobre el mismo (Clemente y Marler, 2001).

- A futuro habría que considerar automatizar el experimento con un aparato con el que puedan hacerse mediciones de diferentes variables fisiológicas, en cualquier rama de cualquier especie.
- Realizar estudios de la evaluación de la flexión, no sólo para ver cómo ha alterado el crecimiento vegetativo, sino también para ver las alteraciones en las etapas reproductivas.

REFERENCIAS.

Α.

- Abundis, Bonilla. L. A. M., J. Barajas-Morales y P. Tenorio Lezama. 2004.
 Anatomía de maderas de México: árboles y arbustos del matorral xerófilo de Tehuacán, Puebla. Publicaciones Especiales del Instituto de Biología 19. UNAM. México, D.F. 97 p.
- Albrecht G, Kammerer S, Praznik W & Wiedenroth EM. 1993. Fructan content of wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) under hypoxia and following reaeration. New Phytol 123: 471-476.
- Alemán, S. G. 2011. Anatomía funcional del xilema secundario de Alvaradoa amorphoides Liebm. (Picramniaceae) del Estado de Morelos México. Tesis de Maestría, México: Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. 110 p.
- Alfaro, B. R. G., J. A. González Acereto., J. J. Ortíz Díaz., F. A. Viera Castro., A. I.
 Burgos Pérez., E. Martínez Hernández., E. Ramírez Arriaga. 2010.
 Caracterización palinológica de las mieles de la Península de Yucatán.

Universidad Autónoma de Yucatán. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Mérida, Yucatán, México. 156 p.

- Ananias, R. 2010. Apuntes de física de la madera. Departamento Ingeniería en Maderas. Universidad del Biobio, Chile. 41 p.
- Arroyo, J. 1983. Propiedades físico-mecánicas de la madera. Mérida, Venezuela, Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Forestales. 197 p.

Β.

- Baas, P., F. W. Ewers., S. D. Davis y E. A. Wheeler. 2004. Evolution of xylem physiology. The Evolution of Plant Physiology. Capitulo 15: 273-291.
- Barrance, A., J. Beer., D.H. Boshier., J. Chamberlain., J. Cordero., G. Detlefsen,
 B. Finegan., G. Galloway., M. Gómez., J. Gordon., M. Hands., J. Hellin., C.
 Hughes., M. Ibrahim., D.Kass., R Leakey., F. Mesén., M. Montero., C.
 Rivas., E. Somarriba., J. Stewart., T. Pennington. 2003. Árboles de
 Centroamérica. Un manual para extensionistas. Oxford Forestry Institute.
 CATIE. 1083 p.
- Barrance, A., K. Schreckenberg y J. Gordon. 2009. Conservación mediante el uso:
 Lecciones aprendidas en el bosque seco tropical mesoamericano.
 Overseas Development Institute. Londrés, Reino Unido. 141 p.
- Barrera, M. A., A. Barrera Vasquez y R. M. Lopez Franco. 1976. Nomenclatura etnobotánica maya. Colección científica; 36. Una interpretación taxonómica. México, D.F., Instituto Nacional de Antropología e Historia, 301 p.

- Biro, R. L., E. R. Hunt, JR., Y. Erner. y M. J. Jaffe. 1980. Thigmomorphogenesis: Changes in cell division and elongation in the internodes of mechanicallyperturbed or ethrel-treated bean plants. Ann. Bot. 45: 655-664.
- Biro, R. L. y M. J. Jaffe. 1984. Thigmomorphogenesis: Ethylene evolution and its role in the changes observed in mechanically perturbed bean plants. Physiol. Plant. 62: 289-294.
- Bonilla Barbosa J. R. y Villaseñor Ríos J. L. 2003. Catálogo de la flora del estado de Morelos. Primera edición. Centro de Investigaciones Biológicas.
- Braam, J. 2005. In touch: plant responses to mechanical stimuli. New Phytol 165: 373-389.
- Braam, J., Sistrunk M., Polisensky D., Xu W., Purugganan M., Antosiewicz D., Campbell P y Johnson K. 1997. Plant responses to environmental stress: regulation and functions of the Arabidopsis TCH genes. Planta 203: S35-S41.
- Brüchert, F y B. Gardiner. 2006. The effect of wind exposure on the tree aerial architecture and biomechanics of Sitka spruce (*Picea sitchensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany* 93: 1391-1402.
- Burger, W. 1995. Family 113. Euphorbiaceae, Flora Costaricensis. Fieldiana Botany. Field Museum of Natural History. Chicago, USA. Vol. 40.

C.

- Cátedra de fisiología vegetal, Facultad de Agronomía, UBA. 2004. Las plantas y el agua. 68 p.
- Carpio, M. I.M. 1992. Maderas de Costa Rica. 150 especies forestales. San José, Costa Rica. 338 p.

- Clemente, H. S y T. E. Marler. 2001. Trade winds reduce growth and influence gas exchange patterns in papaya seedlings. Ann. Bot. 88: 379-385.
- Contreras-MacBeath, T., E. Ongay-Delhumeau y V. Sorani D. 2002. Programa Estatal de Ordenamiento Territorial Sustentable de Morelos Fases I, II y III. Incluyendo los subsistemas Natural, Social y Económico. SEDESOL. 600 p. y 62 mapas.
- Cortadi, A., L. Andriolo, M. N. Campagna., M. L. Martínez., O. Di Sapio., A. Broussalis., M. Gatusso., S. Gatusso. 2010. Estudio farmacobotánico de hojas, cortezas, y leños de Simaroubaceae sensu lato de Argentina. Parte
 I. Alvaradoa subovata Cronquist, Picramnia parvifolia Engl., Picramnia sellowii Planch. y Castela coccinea Griseb. Boletín Latinoamericano y del Caribe de Plantas Medicinales y Aromáticas. 9 (1), 38-55.
- Couttolenc, B. E., J. A. Cruz Rodríguez., E. Cedillo Portugal., M. Á. Musálem. 2005. Uso local y potencial de las especies arbóreas en Camarón de Tejeda, Veracruz. Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, año/vol. 11, número 001. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. pp. 45-50.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, USA. 1262 pp.

D.

Da Silva, L., F. Ribeiro, P. Gasson y D. Cutler. 2009. Anatomia en densidade básica da madeira de *Caesalpinia pyramidalis* Tul. (Fabaceae), espécie endémica da Caatinga do Nordeste do Brasil. *Acta Bot. Bras.* 23: 436-445.

- Dixon, H.H y J. Joly. 1894. On the ascent of sap. *Proceedings of the Royal Society of London* 57: 3–5.
- Dorado, R. O. R. 2001. Sierra de Huautla-Cerro Frío, Morelos: Proyecto de Reserva de la Biosfera. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
 Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación. Informe Final SNIB-CONABIO proyecto No. Q025. México, D.F.

Ε.

Enciclopedia de los Municipios de México. 1988. Secretaría de Gobernación, Centro Nacional de Estudios Municipales, Gobierno del Estado de Morelos, Los Municipios de Morelos. Cuernavaca, Morelos.

F.

FAUBA, Cátedra de Fisiología Vegetal. 2004. Las plantas y el agua. CEABA.

- Fernando, E. S. y C. J. Quinn. 1995. Picramniaceae, a new family, and a recircumscription of Simaroubaceae. Taxon 44(2): 177-181.
- Fernando, E. S., P. A. Gadek y C. J. Quinn. 1995. Simaroubaceae, an artificial construct: evidence from rbcL sequence variation. American Journal of Botany 82(1): 92-103.

G.

- González, J. 2007. Flora digital de Palo Verde. Organización para Estudios Tropicales. Euphorbiaceae *Juss.* 24 p.
- Grace, J. 1977. Plant response to wind. Academic Press. London, New York, San Francisco. 204 pp.
- Grace, J. 1981. Some effects of wind on plants. In: Plants and their atmospheric environment. The 21st Symposium of the British Ecological Society

Edinburgh. 1979. J. Grace, E.D Ford & P.G Jarvis (eds). Blakwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne. Pp. 31-56.

Grace, J. 1988. Plant response to wind. Agric. Ecosystems Environ. 22/23: 71-88.

- Grace, J. y G. Russell. 1982. The effect of wind and a reduced supply of water on the growth and water relations of *Festuca arundinacea* Screb. Ann. Bot. 49: 217-225.
- Grimaldo, Á. J. R. 2010. Análisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas de la región de Ayuquila Santiago Chilixtlahuaca, Oaxaca. Tesis de Ingeniería, México. Universidad Nacional Autónoma de México. 110 p.

H.

- Hammer, P., C. Mitchell, and T. Weiler. 1974. Height control in greenhouse chrysanthemum by mechanical stress. HortScience 9:474–475.
- Hintze, J. 2009. NCSS. NCSS, LLC. Kaysville, Utah. Copyright © All rights reserved. www.ncss.com
- Holdridge, L. R., L. J. Poveda., M. Q. Jiménez. 1997. Árboles de Costa Rica. Volumen. I. CCT, San José. Costa Rica. 522 p.

I.

- INEGI. 2007. Carta edafológica Jojutla de Juárez. E-14-A-69, escala 1:50 000 Km. INEGI, México.
- logna, P. A. 2011. ¿A las plantas les gusta el viento? U.N.P.S.J.B, GEBERF-CONICET. 24 p.
- Ishihara, Kazue L., Erik K. W. Lee, D. Borthakur. 2016. Thigmomorphogenesis: morphological, biochemical changes, and transcriptional level changes in

response to mechanical stress in Acacia koa A. Gray. Canadian Journal of Forest Research. 39 p.

J.

- Jaffe, M. J. 1973. Thigmomorphogenesis: The response of plant growth and development to mechanical stimulation. With special reference to *Bryonia dioica*. Planta 114: 143-157.
- Jaffe, M. J. y S. Forbes. 1993. Thigmomorphogenesis: The effect of mechanical perturbation on plants. Plant Growth Reg. 12:313-324.
- Jaffe, M. J; Leopold, A. C y R. C Staples. 2002. Thigmo responses in plants and fungi. American Journal of Botany 89(3): 375-382.
- Jaramillo, P. A. T. 2011. Anatomía foliar funcional de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Picramniaceae) del Estado de Morelos. Tesis de Maestría, México: Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. 129 p.
- Jaramillo, P. A. T., Quintanar, I. P. A., Fraile, O. M. E., Martínez, B. A y Sepúlveda, S. J D. 2015. Morfoanatomía foliar de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. del Estado de Morelos, México. Polibotánica. No. 40. pp. 79-98.

Κ.

- Kin, A. G. y J. F. Ledent. 2003. Viento, suelo y plantas. Efectos del viento sobre las plantas. Editorial INTA. Buenos Aires. pp. 45-72.
- Kubitzki, K. 2007. Picramniaceae. Picramniaceae (Engl.) Fernando y Quinn,Taxon 44: 177 (1995) *in* The families and genera of vascular plants.Springer Berlin Heidelberg. Volume 9. p 301- 303.

- León, W. J. H. 2010. Anatomía y densidad o peso específico de la madera. Revista Forestal Venezolana, año XLIV, Volumen 54(1) Enero- Junio, 2010. 67- 76 pp.
- Liogier-A. H. 1988. Descriptive flora of Puerto Rico and adjacent islands. Spermatophyta. Vol. II. Leguminosae to Anacardiaceae. University of Puerto Rico.

Μ.

- Maherali, H., W. T. Pockman., R. B. Jackson. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85 (8), pp. 2184-2199.
- Manual onset HOBO Data Loggers. 2004.
- Martínez, M. 1969. Plantas Medicinales de México. México, 656 p.
- Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. México, Fondo de Cultura Económica. 1220 p.
- Martínez, G. M., J. Jiménez R., R. Cruz D., E. Juárez A., R. García., A. Cervantes y R. Mejía H. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México.
 Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica 73 (2): 155-281.
- Meinzer, F. C., M. J. Clearwater & G. Goldstein. 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. Environmental and Experimental Botany 45: 239:262.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179.

Mitchell, C. 1992. Modification of plant growth and development by acceleration and vibration: Concerns and opportunities for plant experimentation inorbiting spacecraft. Adv. Space Res. 12:219–225.

Ν.

- Neel, P. L y R. W. Harris. 1971. Motion induced inhibition of elongation and induction of dormancy in liquidambar. Science 173: 58-59.
- Niklas, K. J. 1998. Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae). Ann. Bot. 82: 147-156.
- Nobel, P. S. 1981. Wind as an ecological factor. *In*: Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Vol. 12A. Physiological Plant Ecology I. Responses to the physical environment. O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond y H. Ziegler (eds). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 475-500.

0.

Onoda Y. y N. P. R. Anten (2011). Challenges to understand plant responses to wind, Plant Signaling & Behavior, 6:7, 1057-1059.

Ρ.

- Pammenter N. W. y C. Vander Willigen.1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. Tree Physiol. 18: 589-593.
- Panshin, A. y C. de Zeeuw. 1980. Textbook of wood technology. Vol. I. 3 ed. McGraw-Hill Series in Forest Research. New York. USA. 722 p.

- Paul-Victor C y Rowe N. 2011. Effect of mechanical perturbation on the biomechanics, primary growth and secondary tissue development of inflorescence stems of Arabidopsis thaliana. Ann Bot 2011.
- Peltola, H. M. 2006. Mechanical stability of trees under static loads. Amer. J. Bot. 93: 150I-II.
- Peñuelas, J; Filella, I; Lloret, F; Piñol, J. y Siscart, D. 2000. Effects of a severe drought on water and nitrogen use by *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum* 43: 47-53.
- Porter, D. M. 1973. Simaroubaceae. Flora of Panama. Annals of the Missouri Botanical Garden, 60 (1): 23-29.

R.

- Ramírez, R. R., O. Vargas Ponce., H. J. Arreola Nava., M. Cedano Maldonado., R.
 González Tamayo., L. M. González Villareal., M. Harker., L. Hernández
 López., R. E. Martínez González., J. A. Pérez de la Rosa., A. Rodríguez
 Contreras., J. J. Reynoso Dueñas., L. M. Villareal de Puga., J. L. Villaseñor
 Ríos. 2010. Catálogo de plantas vasculares de Jalisco. Primera edición.
 Universidad de Guadalajara. Sociedad Botánica de México. Universidad
 Autónoma Metropolitana. Prometeo Editores S.A de C. V. Guadalajara,
 Jalisco, México. 143 p.
- Read, J. y A. Stokes. 2006. Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany* 93 (10): 1546-1565.
- Rebollar, D. S., C. de la Paz Pérez-Olvera y P. A Quintanar-Isaías. 1996-1997. Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana

subperennifolia de Quintana Roo, México. Revista Biología Tropical, 44-45 n. 3-1, (1996-1997): 67-77.

- Rees, D. J. & J. Grace. 1980. The effects of shaking on the extension growth of *Pinus contorta*. Physiol. Plant. 51: 222-228.
- Retuerto, R & F. I. Woodward. 1992. Effects of windspeed on the growth and biomass allocation of white mustard *Sinapis alba* L. Oecologia 92: 113-123.
- Ríos, J. E., R. Ramírez Delgadillo., M. Pérez Peña., E. López Uriarte., I. Enciso Padilla., V. T. Muñoz Fernández., E. G. Robles Jarero., C. M. Galván Villa., C. Barrera., O. Carvajal., J. L. Arreola Robles., A. Hermosillo., A. Santos., R. Vaca., K. Camacho., F. Mercado., A. R. González., A. Martínez. 2005. Avances del proyecto "Inventario de la Biota terrestre (florístico) y marina (invertebrados, peces y macroalgas bentónicos) del Parque Nacional Isla Isabel". Avances en la Investigación Científica en el CUCBA. 491-496 p.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D. F. 432 pp.

S.

SAS Institute Inc., JMP ® 7.0. Copyright © 2007. All rights reserved.

- Smith, V. C & A. R. Ennos. 2003. The effects of air flow and stem flexure on the mechanical and hydraulic properties of the stems of sunflowers *Helianthus annuus* L. Journal of Experimental Botany, Vol. 54, No. 383, pp. 845-849.
- Sobrado, M. A. 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. Acta Ecológica 18 (4), 383-391.

- Sperry, J. S., J. R. Donnelly y M. T. Tyree. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. Plant, Cell & Environment. Volume 11, Issue 1: 35-40.
- Sperry, J. S., U. G. Hacke, & J. Pittermann. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93: 1490-1500.
- Sperry, J. S. & W. T. Pockman. 1993. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. Plant, Cell and Environment 16: 279-287.
- Standley, P. C. y J. A. Steyermark. 1946. Flora of Guatemala. Chicago Natural History Museum Fieldiana: Botany; 24 (Part V).
- StataCorp. 2001. Stata Statistical Software: Release 7.0 College Station, TX: Stata Corporation.
- Steinmann, V. W. 2002. Diversidad y endemismo de la familia Euphorbiaceae en México. Acta Botánica Mexicana (2002), 61: 61-93.

Т.

- Taiz, L. y E. Zeiger. 2006. Fisiología vegetal. Volumen 1. Tercera edición.Colección: Ciencias experimentales. Universitat Jaume-I. SinauerAssociates, Inc. 1265 p.
- Telewski, F. W. y M. J. Jaffe. 1981. Thigmomor-phogenesis: changes in the morphology and chemical composition induced by mechanical perturbation in 6-month-old *Pinus taeda* seedlings. Can. J. For. Res. 11: 380-387.
- Toursarkissian, M. 1980. Plantas Medicinales Argentinas. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires. 128 p.
- Turgeon, R. y J. A. Webb. 1971. Growth inhibition by mechanical stress. Science 174: 961-962.
- Tyree, M. T. y M. H. Zimmermann. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Second edition. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York. 279 p.
- Tyree, M. T. y S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annu. Rev. Plant. Phys. Mol. Bio. 1989. 40:19-38.

W.

- Waister, P. D. 1972. Wind damage in horticultural crops. Hort. Abstr. 42: 609-615.
- Whitehead, F. H. 1963. Experimental estudies of the effect of wind on plant growth and anatomy. III Soil moisture relations. New phytol. 62: 80-85.

Ζ.

Zimmermann, U., F. C. Meinzer., R. Benkert., J. J. Zhu., H. Schneider., G. Goldstein., E. Kuchenbrod., A. Haase. 1994. Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory. Plant Cell & Environment. Volume 17. Edición 11. 1169-1181 p.

Páginas web:

- ASDM Sonoran Desert Digital Library. <u>http://www.desertmuseumdigitallibrary.org</u>
- Biblioteca digital de la Medicina Tradicional Mexicana.
 <u>http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/monografia.php?l=3&t=&id=7706</u>
- Arboretum-UNA, Alain Meyrat.
 <u>http://redbio.una.edu.ni/arboretum/fichas.php?cod=90</u>
- IREKANI, Instituto de Biología-UNAM.
 http://unibio.unam.mx/irekani/handle/123456789/11680?proyecto=Irekani

• REMIB, CONABIO.

http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html

• University of Arizona Herbarium.

http://loco.biosci.arizona.edu/herbarium/db/get_specimens.php?taxon=Alvaradoa+amor phoides http://loco.biosci.arizona.edu/herbarium/db/get_specimens.php?taxon=Euphorbia+schle chtendalii

• ZIPCODEZOO.

http://zipcodezoo.com/Plants/A/Alvaradoa_amorphoides/

http://zipcodezoo.com/Plants/E/Euphorbia_schlechtendalii/#Description

• BDMTM (Biblioteca digital de la Medicina Tradicional Mexicana).

http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/monografia.php?l=3&t=&id=7116

APÉNDICE.

- Densidad relativa o peso específico de la madera. Propiedad física que expresa la relación entre la masa de los distintos tipos de elementos que forman la madera y el volumen que ellos ocupan.
- Porometría. Es la medición del flujo de vapor, a través de los poros (estomas) que se incorpora a la atmósfera, fenómeno conocido como evapotranspiración.
- Potencial hídrico (Ψx). Medida cuantitativa de la energía libre del agua, capacidad del sistema para realizar trabajo (movimiento).
- Curva de vulnerabilidad. Gráfico donde se muestra la relación entre la pérdida porcentual de conductividad hidráulica (PLC *percent loss of of conductivity*) de un segmento y el estrés hídrico medido como presión o potencial hídrico.

