



Anatomía de la madera de especies de *Forestiera* (Oleaceae) en México

Wood anatomy of *Forestiera* (Oleaceae) species in Mexico

Jesús Alejandro Ruiz-Valencia¹, Monserrat Vázquez-Sánchez^{1,4}, Mireya Burgos-Hernández¹, Jorge Gutiérrez²,
Teresa Terrazas³

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Uno de los enfoques más recientes para delimitar especies vegetales es el uso de caracteres anatómicos de la madera en representantes leñosos que ha sido poco explorado en taxones mexicanos. El género *Forestiera* (Oleaceae) es un ejemplo de esto, pues solo se ha descrito la madera de dos de las 12 especies distribuidas en México. 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 sus especies, en el presente estudio se describe la anatomía de la madera de ocho especies de *Forestiera* distribuidas en México con un enfoque sistemático.

Métodos: Se analizaron 42 muestras de madera de ocho especies, provenientes de tres individuos por especie en 14 sitios de colecta. El material se procesó con microtecnia convencional para obtener variables anatómicas cualitativas y cuantitativas. Estas fueron evaluadas con estadística multivariada para determinar cuáles son importantes para formar grupos de especies en *Forestiera*.

Resultados clave: Algunos atributos anatómicos reportados anteriormente coinciden con los observados en este trabajo. Sin embargo, hay diferencias como la porosidad semianular y la delimitación de marcas de crecimiento sin presencia de parénquima marginal. Los análisis formaron grupos de especies dados por el diámetro de vasos de la madera temprana, longitud de elementos de vaso y fibras, diámetro de las fibras, tipo de radios, abundancia del parénquima marginal y tipo de cristales en los radios. Con base en la anatomía de la madera, se propone una clave taxonómica para identificar las especies estudiadas.

Conclusiones: Mediante los análisis empleados se contribuye al conocimiento de la anatomía de la madera de *Forestiera*; además, se reconocen caracteres que permiten distinguir grupos de especies. Futuros estudios confirmarán su valor taxonómico.

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

Abstract:

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

Methods: Wood from 42 wood samples from eight species were analyzed, with three individuals per species at 14 collection sites. The material was processed with conventional microtechniques to obtain qualitative and quantitative anatomical variables. Characters were evaluated with multivariate statistics to determine which ones are important to form groups of species in *Forestiera*.

Key results: Some previously reported anatomical attributes agree with those observed in this paper. However, there are differences such as semi-ring porous wood and growth marks without marginal parenchyma. The analyses formed groups of species, based the diameter of early-wood vessels, length of vessel elements and fibers, diameter of the fibers, type of rays, abundance of the marginal parenchyma and the type of crystals in rays. Based on wood anatomy, a taxonomic key is proposed to identify the studied species.

Conclusions: Through the used analyses, we contribute to the knowledge of *Forestiera* anatomy. Wood characters that allow to distinguish groups of species are recognized. Future studies will confirm their taxonomic value.

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

¹Colegio de Postgraduados, Departamento de Botánica, km 36.5, México 136, 56230 Montecillo, México.

²Universidad Autónoma Chapingo, Dirección General de Investigación y Posgrado, Centro de Investigación en Biología, Educación Ambiental y Agricultura Orgánica, Carretera Federal México-Texcoco km 38.5, 56230 Texcoco, México.

³Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Departamento de Botánica, 04510 Coyoacán, CdMx, México.

⁴Autor para la correspondencia: vazquez.monserrat@colpos.mx

Recibido: 19 de julio de 2021.

Revisado: 20 de agosto de 2021.

Aceptado por Rosario Redonda-Martínez: 1 de octubre de 2021.

Publicado Primero en línea: 12 de octubre de 2021.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 128(2021).

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



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

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Forestiera Poir. pertenece a la familia Oleaceae y se conforma de árboles pequeños y arbustos caducifolios y subcaducifolios (Brooks, 1977) distribuidos en los Estados Unidos de América, México, Centroamérica y Ecuador, habitando tipos de vegetación con estacionalidad marcada (Johnston, 1957; Brooks, 1977; 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%) 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), utilizando un número limitado de especies.

En otros estudios en eudicotiledóneas, 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 de diversos grupos taxonómicos con un enfoque sistemático, el uso de análisis multivariados como los de discriminantes y los de conglomerado han ayudado a identificar caracteres que separan a grupos de especies (Kobayashi et al., 2019).

En México, los estudios que emplean caracteres morfológicos y anatómicos para delimitar especies vegetales 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. (Anacardiaceae). 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, 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. (Scrophulariaceae) 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 μm), fibras con diámetro pequeño (8-15 μm) y longitud mediana (385-767 μm). 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. (Fabaceae) se sabe que los caracteres de la madera como porosidad, tipo de punteaduras, tipo y predominancia de parénquima axial, así como la presencia de traqueidas vasicéntricas y de cristales prismáticos, permiten diferenciar entre las especies (Montaño-Arias et al., 2016; 2020). Además, se reconoce que hay caracteres estructurales importantes a nivel de sección. Por ejemplo, dentro de la familia Fabaceae, *Mimosa* sección *Batocaulon* A. Grey 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 taxones, los objetivos de este trabajo fueron describir la anatomía de la madera de ocho especies del género *Forestiera* distribuidas en México, determinar si existen diferencias entre las muestras de madera estudiadas con base en la anatomía e identificar rasgos de la madera que sirvan para discriminar entre las especies del género *Forestiera*.

Materiales y Métodos

Recolección de muestras

Se seleccionaron tres individuos adultos, sanos y en estado reproductivo de ocho especies del género *Forestiera*, en 14 sitios de colecta ubicados dentro de 12 municipios pertenecientes a cinco estados de la República Mexicana (Cuadro 1, Apéndice). 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 el caso de los arbustos.

De cada ejemplar se cortaron del tronco o rama principal muestras de 2-3 cm de altura a una distancia de 10-20 cm del suelo. Estas fueron fijadas en formaldehído, alcohol,

Cuadro 1: Sitios de recolecta de madera de ocho especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. Mediciones de diámetro y altura, y datos de los ejemplares de herbario que corresponden a los individuos recolectados.

Especie	Estado	Sitio de colecta (municipio)	DAP (cm)	Altura (m)	Colector y número de colecta
<i>F. angustifolia</i> Torr.	Querétaro	Huimilpan	4.77±0.3	2	J. Ruiz V. 2
	Puebla	Tzicatlacoyan	4.82±0.5	2	J. Ruiz V. 15
	Oaxaca	Santiago Miltepec	5.09±0.2	2	J. Ruiz V. 22
<i>F. durangensis</i> Standl.	Guanajuato	San José Iturbide	4.13±0.7	3	J. Ruiz V. 5
	Durango	Vicente Guerrero	3.81±0.1	2	M. Vázquez S. 420
<i>F. phillyreoides</i> (Benth.) Torr.	Querétaro	Huimilpan	3.81±0.3	2	J. Ruiz V. 1
	Guanajuato	León	3.52±0.4	2	M. Vázquez S. 422
	Oaxaca	San Juan Bautista Cuicatlán	3.81±0.1	2.5	J. Ruiz V. 24
<i>F. racemosa</i> S. Watson	Querétaro	Landa de Matamoros	4.77±0.5	4.5	J. Ruiz V. 20
<i>F. reticulata</i> Torr.	Querétaro	Cadereyta	3.81±0.2	1	J. Ruiz V. 13
	Querétaro	Landa de Matamoros	4.45±0.2	5.5	J. Ruiz V. 21
<i>F. rhamnifolia</i> Griseb.	Oaxaca	Ixtepec	5.72±0.3	2.5	J. Ruiz V. 23
<i>F. rotundifolia</i> (Brandege) Standl.	Puebla	Huatlatlauca	5.09±0.2	0.5	J. Ruiz V. 17
<i>F. tomentosa</i> S. Watson	Puebla	Caltepec	1.59±0.3	0.5	J. Ruiz V. 18

ácido acético glacial y agua (Sass, 1958) para su traslado, procesamiento y análisis en el Laboratorio de Sistemática del Posgrado en Botánica del Colegio de Postgraduados, campus Montecillo, México.

Paralelamente, se herborizaron ejemplares de cada individuo muestreado y se depositaron en el Herbario-Hortorio CHAPA del Colegio de Postgraduados (Thiers, 2021). También se registraron datos de altitud, latitud y longitud de cada sitio de recolecta con un geoposicionador (GPS, marca Garmin®, modelo eTrex, Kansas, Estados Unidos de América).

Determinación de caracteres anatómicos

Las muestras se lavaron con agua corriente y se almacenaron en una solución de glicerina, alcohol y agua (1:1:1) hasta su procesamiento. Se realizaron cortes con un microtomo de deslizamiento (Reichert-Jung Hn40, MTC Hamburg, Hamburgo, Alemania) 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, de cada individuo se obtuvieron los elementos disociados de su madera mediante solución Jeffrey (Sass, 1958) y únicamente se hicieron preparaciones temporales.

Los caracteres cuantitativos de los tipos celulares (elementos de vasos, fibras y radios) se obtuvieron con un analizador de imágenes Image Pro Plus v. 3.0 (Media Cybernetics Inc., 1997) adaptado a un microscopio Olympus BX-51 (Olympus Corporation, Tokio, Japón). A cada individuo de cada especie se le realizaron 50 mediciones de la longitud de los elementos de vaso y fibras, y para el resto de los caracteres 25 mediciones (Cuadro 2). Los diámetros de vasos se midieron tanto en regiones posteriores a las marcas de crecimiento (madera temprana), como anteriores a ellas (madera tardía). Los datos cualitativos y cuantitativos se describieron de acuerdo con las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee, 1989).

Análisis estadísticos

Para evaluar si existen diferencias en la anatomía de la madera entre las especies de *Forestiera* y entre individuos

Cuadro 2: Media (desviación estándar) para los caracteres anatómicos de la madera de ocho especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. 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; V/mm²=Número de vasos por milímetro cuadrado; 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* (μm)	Pvmt (μm)	Dvmtr (μm)	Pvmtr (μm)	V/mm ²	Dfib* (μm)	Pfib* (μm)	% pared	Alto rm* (μm)	Ancho rm (μm)	Alto ru* (μm)	Ancho ru (μm)	Dpunt (μm)	LV* (μm)	LF (μm)
<i>F. angustifolia</i> Torr.	45.62 (13.03)	5.3 (1.62)	18.19 (4.57)	3.43 (1.3)	70	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> Standl.	46.7 (9.4)	5.74 (1.63)	20.09 (7.6)	4.29 (1.81)	55	16.16 (1)	2.72 (0.83)	34	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. phillyreoides</i> (Benth.) Torr.	45.02 (8.8)	5.56 (1.92)	18.08 (5.46)	3.7 (1.53)	75	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. racemosa</i> S. Watson	17.54 (2.7)	3.02 (0.6)	8.74 (1.8)	2.83 (0.6)	384	13.28 (1.2)	4.54 (0.82)	68	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. reticulata</i> Torr.	73.15 (13.2)	5.18 (1.5)	40.97 (12.8)	4.75 (1.4)	65	18.83 (1.4)	3.06 (0.7)	33	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. rhamnifolia</i> Griseb.	31.89 (3.9)	4.55 (0.8)	13.9 (2.4)	4.61 (1)	129	14.17 (0.75)	5.04 (1)	71	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> (Brandege) Standl.	36.83 (4.9)	4.35 (1)	12.88 (3.5)	3.46 (1)	110	25.02 (2.9)	6.48 (1.5)	52	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)
<i>F. tomentosa</i> S. Watson	27.2 (5.2)	3.78 (0.8)	11.78 (2.2)	2.64 (0.6)	33	12.71 (1.9)	3.15 (0.7)	50	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)

de una misma especie en las diferentes poblaciones recolectadas, se realizó un Modelo Mixto Linear Generalizado (GLMM, por sus siglas en inglés). Este análisis permite evaluar diferencias entre grupos sin el supuesto de normalidad multivariada (Bolker et al., 2009) y, por lo tanto, neutralizar el efecto de número de muestras diferentes por especie, como es el caso de este trabajo. También se realizó un análisis jerárquico aditivo de conglomerado con datos estandarizados (Zeltermann, 2015), usando el coeficiente de 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. Este permite determinar las diferencias entre grupos y encontrar las variables necesarias para su clasificación, denominadas también variables discriminantes (Marhold, 2011), y así se identifican aquellos caracteres anatómicos que separan a las especies o grupos de especies. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el paquete estadístico R v. 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 *Forestiera* en México.

Resultados

Las especies de *Forestiera* descritas en este trabajo presentan marcas de crecimiento conspicuas, porosidad semianular, vasos en hileras radiales, placa de perforación simple, punteaduras intervasculares redondeadas, alternas y areoladas. Las fibras son libriformes, se encontró parénquima axial en bandas marginales, paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal difuso. Los radios son heterogéneos, también se encontraron cristales prismáticos y naviculares. No se observaron traqueidas en las muestras de madera analizadas.

Caracteres anatómicos

Anillos de crecimiento

Las ocho especies estudiadas presentaron marcas de crecimiento que se delimitaron por la reducción del diámetro radial de los vasos y fibras (ej. *Forestiera tomentosa* S. Watson, Fig. 1A). En otras especies, dichas marcas presentan parénquima marginal abundante (*F. phyllireoides* (Benth.) Torr. (Fig. 1G) y *F. durangensis* Standl. (Fig. 1H) o escaso

(*F. angustifolia* Torr. (Fig. 1D), *F. reticulata* Torr. (Fig. 1E), *F. rhamnifolia* Griseb. (Fig. 1F).

Vasos

Las ocho especies estudiadas presentaron porosidad semianular (ej. Figs. 1B,C). La densidad de vasos varió de 33 V/mm² en *F. tomentosa* a 384 V/mm² en *F. racemosa* (Cuadro 2). Los vasos se encontraron principalmente solitarios y en hileras radiales de dos a ocho células. El contorno en el plano transversal fue redondeado en todas las especies. Los vasos más angostos se encontraron en *F. racemosa* tanto en la madera temprana (17.54 µm) como en la tardía (8.74 µm) y los más anchos en *F. reticulata* (73.15 µm, madera temprana y 40.97 µm, madera tardía) (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 se midieron en *F. durangensis* (5.74 µm) para la madera temprana y *F. reticulata* (4.75 µm) en la tardía.

Los elementos de vaso de las ocho especies presentaron placas de perforación simple (ej. *F. rhamnifolia*, Fig. 1I; *F. durangensis*, Fig. 2A) y punteaduras intervasculares alternas, redondeadas y areoladas (ej. *F. rhamnifolia*, Fig. 2C; *F. reticulata*, Fig. 2D). El diámetro de las punteaduras intervasculares varió entre 1.97 µm en *F. durangensis* y 2.96 µm en *F. rotundifolia* (Cuadro 2); en esta última, las punteaduras vasoradio fueron similares a las intervasculares (Fig. 2B). Los elementos de vaso más cortos se encontraron en *F. tomentosa* (205.8 µm) y los más largos en *F. durangensis* (471.01 µm).

Fibras

Las fibras fueron libriformes en las ocho especies (Fig. 3). El diámetro registrado fue entre 12.71 µm en *F. tomentosa* y 25.02 µm en *F. rotundifolia* (Cuadro 2). La pared de las fibras varió entre 2.48 µm en *F. angustifolia* y 6.48 µm en *F. rotundifolia* y representaron entre 31 y 71% de su diámetro (Cuadro 2). Las fibras de menor longitud fueron las de *F. tomentosa* (342.65 µm) y las más largas las de *F. rhamnifolia* (1015.07 µm).

Parénquima axial

Todas las especies tuvieron parénquima apotraqueal difuso (ej. *F. phyllireoides*, Fig. 2F). Además, *F. tomentosa*

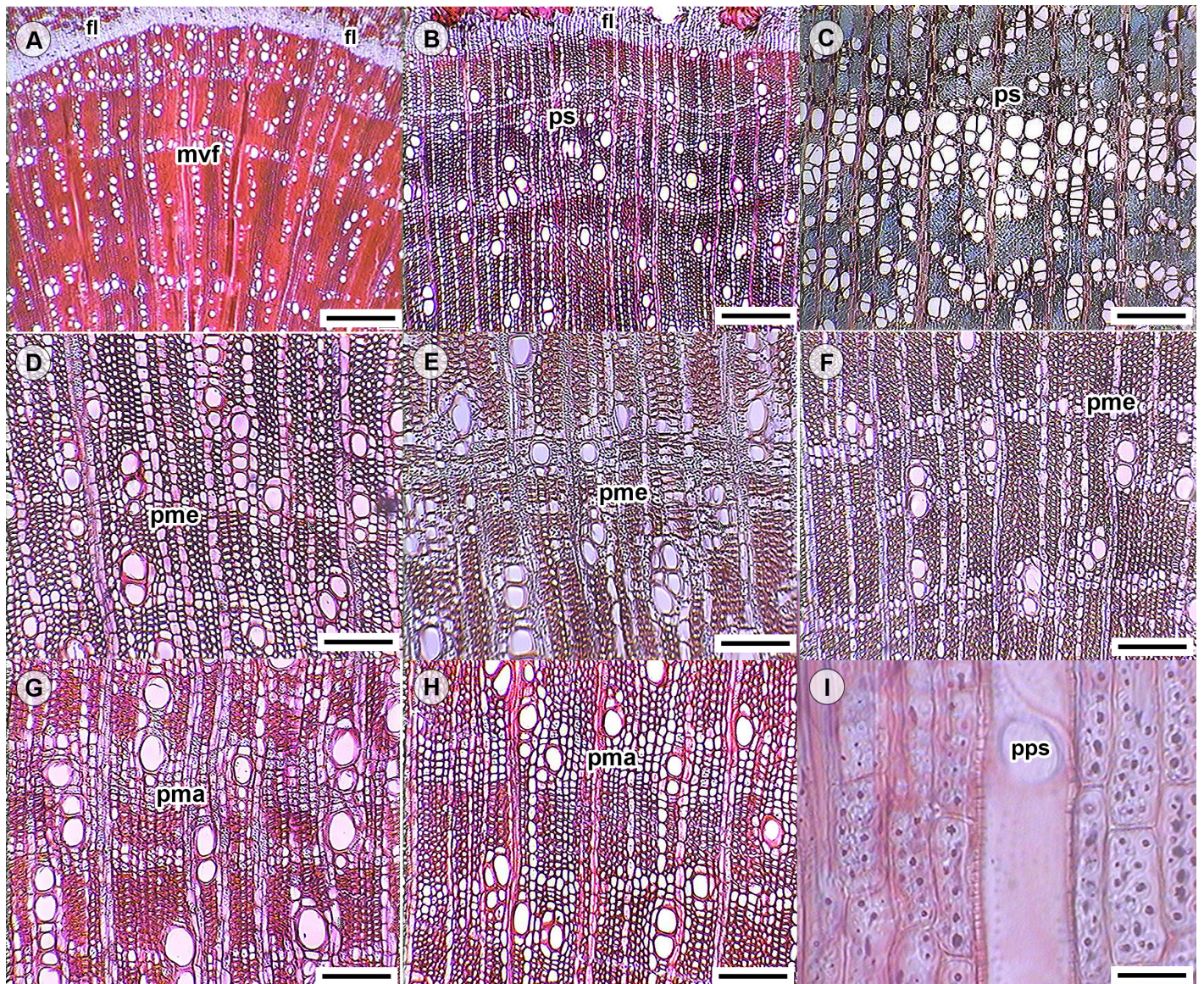


Figura 1: Secciones transversales de la madera de especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. A. *Forestiera tomentosa* S. Watson; B. *Forestiera angustifolia* Torr.; C. *Forestiera racemosa* S. Watson; D. *Forestiera angustifolia* Torr.; E. *Forestiera reticulata* Torr.; F. *Forestiera rhamnifolia* Griseb.; G. *Forestiera phillyreoides* (Benth.) Torr.; H. *Forestiera durangensis* Standl.; I. *Forestiera rhamnifolia* Griseb. fl=floema, mvf=marcas de crecimiento delimitadas por reducción radial de diámetro de vasos y fibras, ps=porosidad semianular, pme=parénquima marginal escaso, pma=parénquima marginal abundante, pps=placa de perforación simple. Escala=250 µm en A-C; 100 µm en D-H; 25 µm en I.

presentó parénquima paratraqueal escaso y el resto de las especies vasicéntrico (ej. *F. racemosa*, Fig. 2E). En *F. angustifolia*, *F. racemosa*, *F. reticulata*, *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia* se encontró parénquima en bandas marginales de una a tres células de ancho (ej. *F. racemosa*, Fig. 1C; *F. rhamnifolia*, Fig. 1F), mientras que en *F. durangensis* y *F. phillyreoides* se observaron de cinco a ocho células de ancho (ej. *F. phillyreoides*, Fig. 1G; *F. durangensis*, Fig. 1H). Las series parenquimatosas se conformaron por dos a ocho células (ej. *F. racemosa*, Fig. 3A). En *F. rhamnifolia* (Fig. 3H)

y *F. rotundifolia* (Fig. 3I), las series fueron cristalíferas con un cristal por célula.

Parénquima radial

Se encontraron radios uniseriados y biseriados en *F. racemosa*, *F. rhamnifolia*, *F. rotundifolia* (Fig. 3B) y *F. tomentosa*; mientras que, en *F. angustifolia*, *F. durangensis* (Fig. 3C), *F. phillyreoides* y *F. reticulata* (Fig. 3D) también se presentaron triseriados. Los radios de todas las especies fueron heterocelulares, compuestos por células procum-

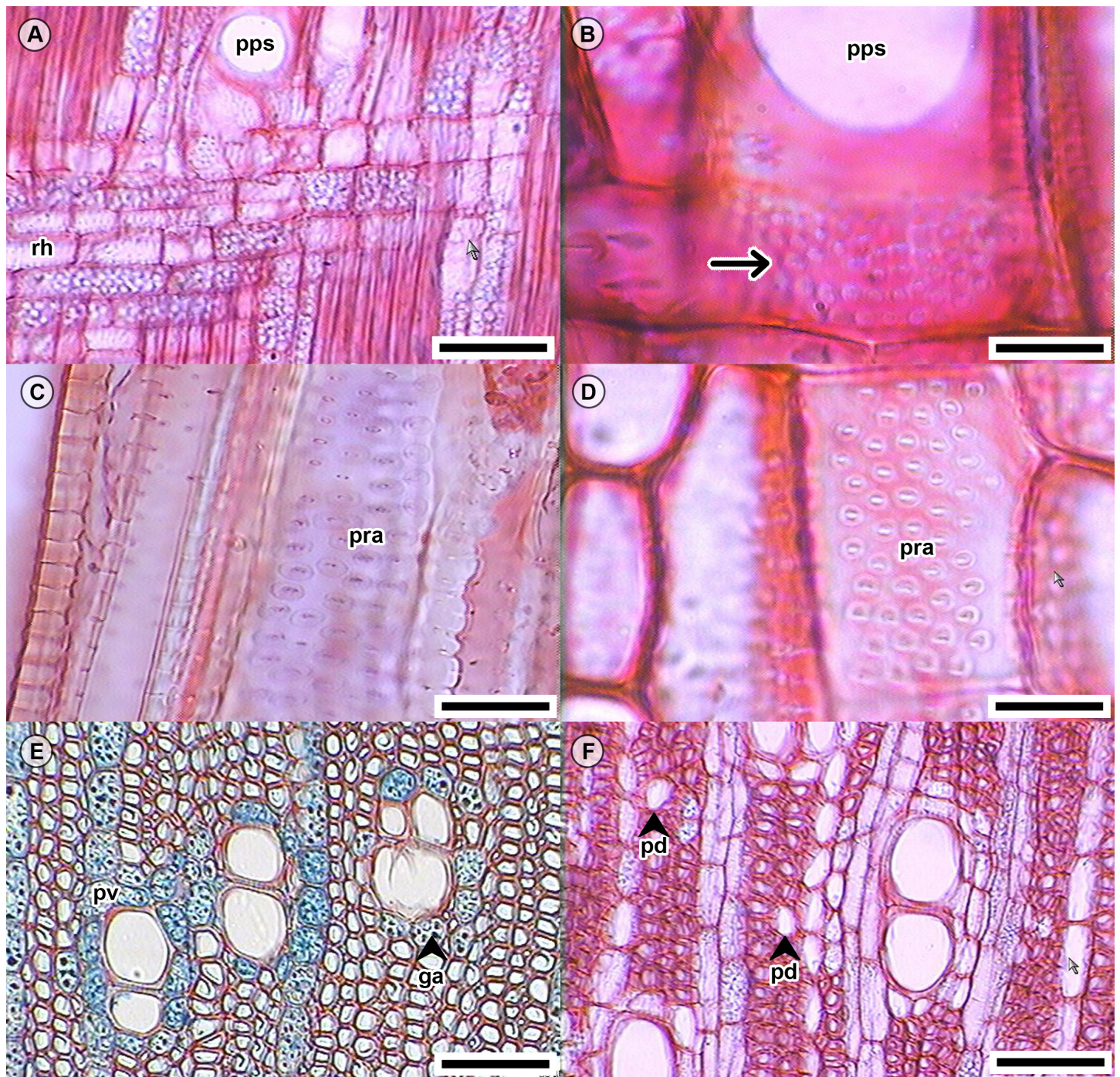


Figura 2: Detalles de la madera de especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. A. *Forestiera durangensis* Standl., sección radial; B. *Forestiera rotundifolia* (Brandege) Standl., sección radial, la flecha indica punteaduras vaso-radio similares a intervasculares; C. *Forestiera rhamnifolia* Griseb.; D. *Forestiera reticulata* Torr., sección tangencial, se muestran punteaduras intervasculares redondeadas; E. *Forestiera racemosa* S. Watson, sección transversal; F. *Forestiera phillyreoides* (Benth.) Torr., sección transversal. pps=placa de perforación simple, rh=radio heterocelular, pra=punteaduras areoladas con distribución alterna, pv=parénquima vasicéntrico, ga=granos de almidón, pd=parénquima apotraqueal difuso. Escala 50 μm en A, E, F; 10 μm en B-D.

bentes con una o dos hileras marginales de cuadráticas y/o erectas (ej. *F. durangensis*, Fig. 2A). Los radios uniseriados, biseriados y triseriados más angostos (10.48 y 19.28 μm) y cortos (136.04 y 181.12 μm) se encontraron

en *F. tomentosa*, mientras que los más altos fueron los de *F. racemosa* (264.49 y 411.61 μm). Los radios uniseriados más anchos fueron los de *F. durangensis* (22.25 μm) y los multiseriados más anchos se encontraron en *F. angustifolia*

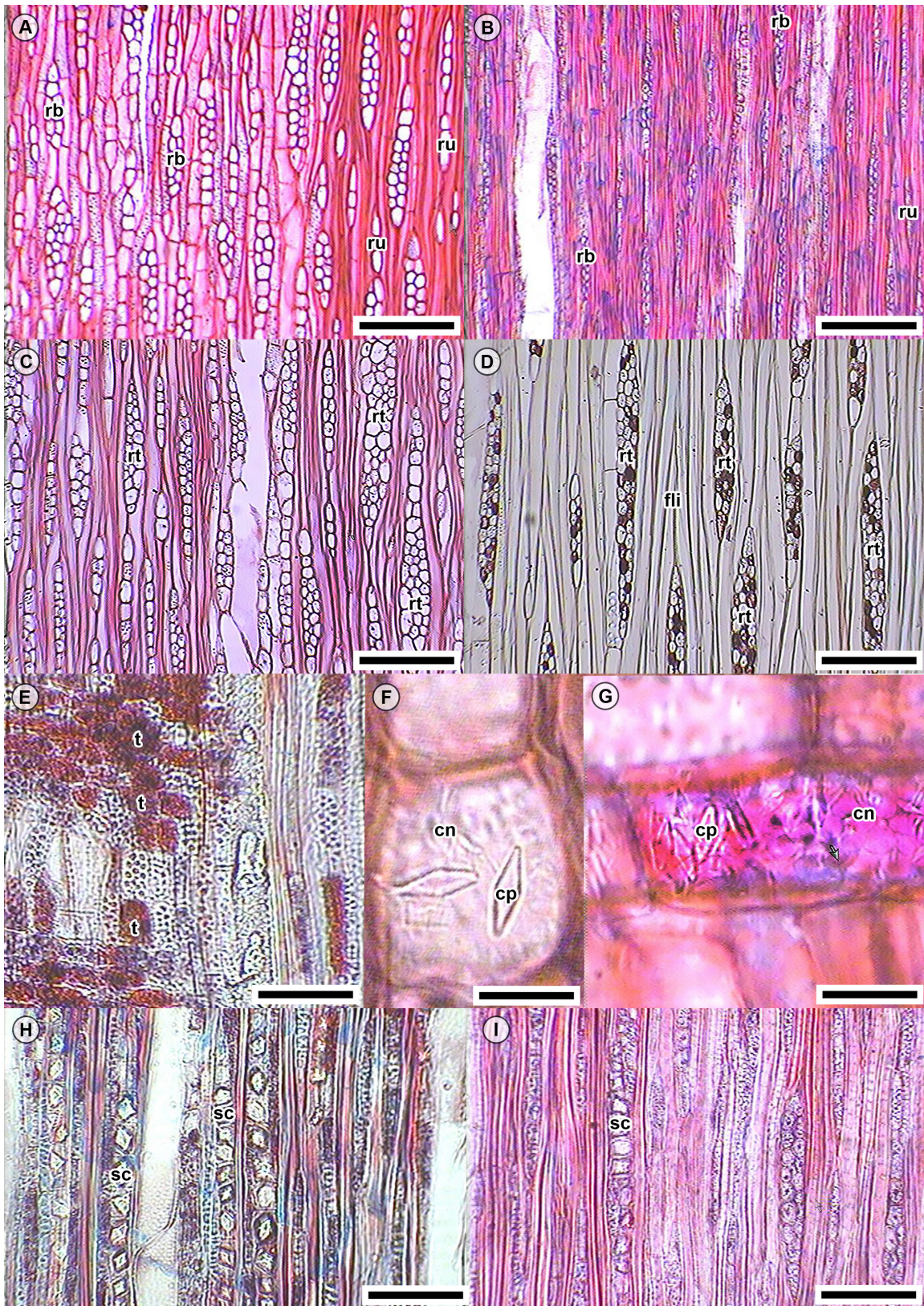


Figura 3: Secciones longitudinales de madera de especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. A. *Forestiera racemosa* S. Watson; B. *Forestiera rotundifolia* (Brandege) Standl., sección tangencial; C. *Forestiera durangensis* Standl.; D. *Forestiera reticulata* Torr., sección tangencial; E. *Forestiera rhamnifolia* Griseb., sección radial; F. *Forestiera angustifolia* Torr., sección tangencial; G. *Forestiera rotundifolia* (Brandege) Standl., sección radial; H. *Forestiera rhamnifolia* Griseb.; I. *Forestiera rotundifolia* (Brandege) Standl., sección tangencial. rb=radios biseriados, ru=radios uniseriados, rt=radios triseriados, fli=fibras libriformes, t=taninos, cp=cristales prismáticos, cn=cristales naviculares, sc=series cristalíferas. Escala=100 µm en A-D; 50 µm en E, H, I; 10 µm en F, G.

(33.3 μm). Los radios presentaron granos de almidón (ej. *F. racemosa*, Fig. 2E), taninos (ej. *F. rhamnifolia*, Fig. 3E) y cristales prismáticos o naviculares (ej. *F. angustifolia*, Fig. 3F; *F. rotundifolia*, Fig. 3G).

Análisis estadísticos

El GLMM indicó que existen diferencias significativas en algunos de los caracteres evaluados. El diámetro de los vasos de la madera temprana ($P < 0.0001$), la longitud de los elementos de vaso ($P = 0.01$), el diámetro de los vasos ($P = 0.0009$), la pared de fibras ($P = 0.0005$) y altura de los radios ($P = 0.001$) son diferentes entre las especies estudiadas (Cuadro 2).

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 se definió por la presencia de radios biseriados a triseriados, vasos en madera tardía con diámetro $\geq 45 \mu\text{m}$ y paredes de las fibras $\leq 3 \mu\text{m}$, y algunas de las especies con fibras $\leq 750 \mu\text{m}$ de longitud. El Grupo II se caracterizó por

presentar radios predominantemente uniseriados, presencia de taninos en radios, vasos en madera tardía con un diámetro $\leq 45 \mu\text{m}$ y paredes de las fibras mayores que $3 \mu\text{m}$, así como fibras de longitud $\geq 750 \mu\text{m}$. En este mismo grupo, *F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia* se agruparon por la presencia de series parenquimatosas cristalíferas.

Las tres primeras variables discriminantes canónicas (Cuadro 3) explican 83.6% de la variación en las muestras de madera de *Forestiera*. 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.

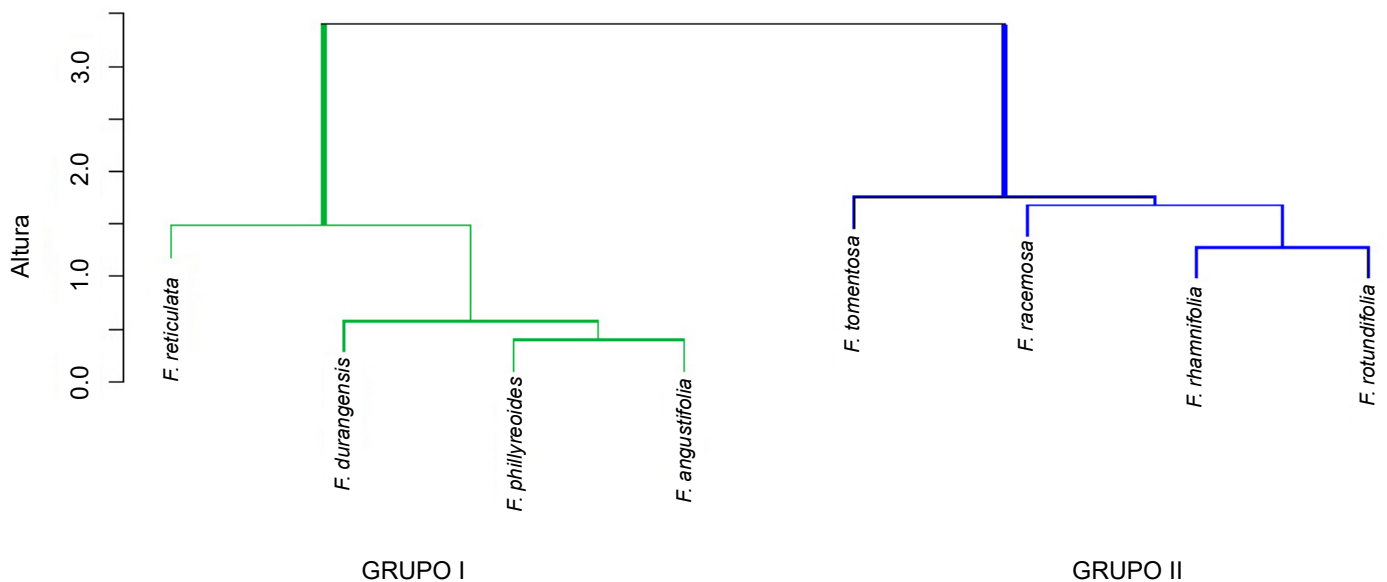
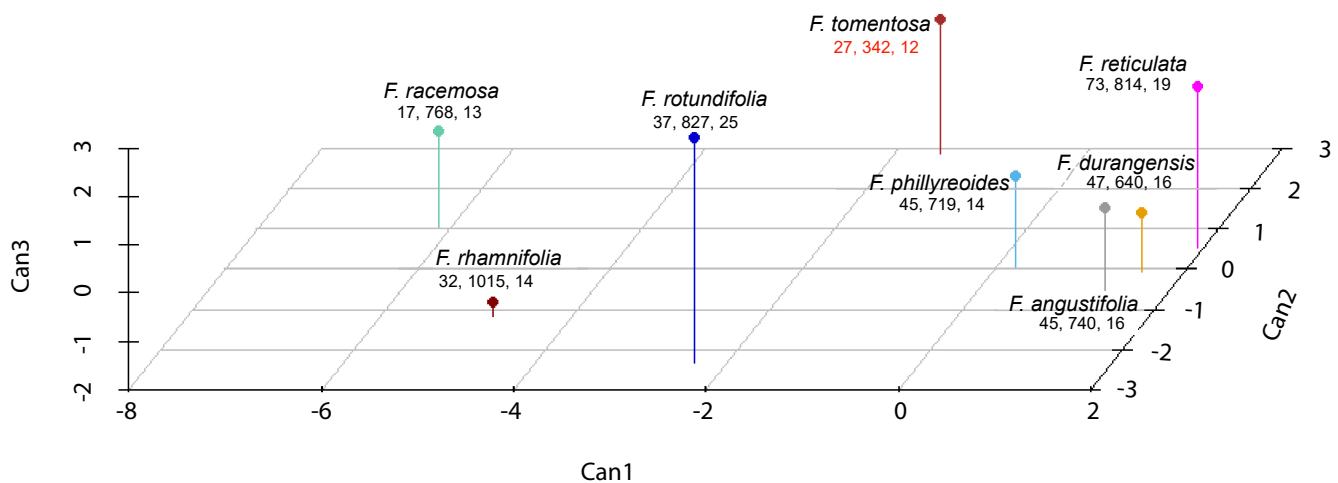


Figura 4: Dendrograma obtenido del análisis jerárquico de conglomerado de la madera de ocho especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. Se distinguen dos grupos: Grupo I: *F. reticulata* Torr., *F. durangensis* Standl., *F. phillyreoides* (Benth.) Torr. y *F. angustifolia* Torr. Grupo II: *F. tomentosa* S. Watson, *F. racemosa* S. Watson, *F. rhamnifolia* Griseb. y *F. rotundifolia* (Brandege) Standl.

Cuadro 3: Coeficientes obtenidos del análisis discriminante canónico para las variables cuantitativas de la madera de ocho especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México.

Carácter de la madera	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

**Figura 5:** Gráfica del análisis canónico discriminante de la madera de especies del género *Forestiera* Poir. estudiadas en México. 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.

Discusión

Los caracteres anatómicos de vasos, fibras y parénquima descritos en el presente estudio se consideran típicos de la madera 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 antes mencionados, en este estudio se encontró que las especies de *Forestiera* presentan punteaduras redondeadas, alternas y areoladas, así como parénquima apotraqueal difuso.

La madera de las ocho especies de *Forestiera* estudiadas presenta porosidad semianular. Este resultado difie-

re de lo reportado por Baas et al. (1988), quienes describieron la anatomía de la madera de *F. acuminata* (Michx.) Poir., *F. angustifolia*, *F. hondurensis* Standl. & L.O. Williams, *F. neomexicana* A. Gray, *F. pubescens* Nutt., *F. rhamnifolia* y *F. segregata* (Jacq.) Krug & Urb., como difusa. Las especies caducifolias en general presentan porosidad anular (Carlquist, 2001; Aguilar-Rodríguez y Barajas-Morales, 2005; Boura y De Franceschi, 2007). Sin embargo, las 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 muestras de madera 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*. En este trabajo siete especies presentan parénquima en bandas marginales asociado a los vasos de la madera temprana, lo que correspondería a un 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 naviculares ya se ha reportado en especies de *Forestiera* (Carlquist, 1980; Baas et al., 1988). En este estudio se encontró que *F. durangensis*, *F. phillyreoides* y *F. rotundifolia* presentan

cristales naviculares; *F. angustifolia* y *F. rotundifolia* desarrollan cristales prismáticos y naviculares; *F. reticulata* y *F. tomentosa* no los tienen. Por otro lado, se reportan por primera vez series parenquimatosas cristalíferas en este género (*F. rhamnifolia* y *F. rotundifolia*). Las formas de los cristales o combinaciones de ellas pueden tener importancia taxonómica (Chattaway, 1955; Al-Rais et al., 1971; IAWA Committee, 1989; Melandri y Pernía, 2009; Stepanova et al., 2013; Marques et al., 2015; Cuéllar-Cruz et al., 2020). Esto coincide con lo encontrado en este trabajo, ya que este carácter es importante para diferenciar las muestras de madera de *Forestiera* estudiadas.

Respecto a los caracteres cuantitativos, todos fueron estadísticamente diferentes entre las especies analizadas. Sin embargo, es importante señalar que, en *F. angustifolia*, *F. durangensis* y *F. phillyreoides* el lumen de vasos, diámetro de fibras, lumen de punteaduras y longitud de elementos de vaso fueron las variables que presentaron diferencias, mientras que a nivel de poblaciones, la variable fue la altura de los radios. En lo anterior destaca la importancia de las variables cuantitativas de vasos y fibras para separar a las muestras de madera 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 *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 de las plantas, como se ha observado en otros estudios (Jorge et al., 2000; Moya y Tomazello, 2008; Arévalo et al., 2017).

Diversas investigaciones han demostrado la importancia de los radios para distinguir especies o conjuntos de especies (Carlquist, 2001; Wickremasinghe y Herat, 2006; Melandri y Pernía, 2009; Oladipo y Oyaniran, 2013; Marques et al., 2015; Dos Santos et al., 2019; Ghimire et al., 2020; Montaña-Arias et al., 2020; Farinaccio et al., 2021). Lo anterior se corroboró 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 ambos taxones son muy similares en su morfo-anatomía, 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 formar grupos 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 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 tiene elementos de vaso y fibras más cortas que las otras del mismo grupo. Sin embargo, para la primer 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 para determinar qué caracteres cuantitativos son útiles para discriminar entre las especies y el análisis de agrupamiento 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 muestras de madera 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 $\geq 45 \mu\text{m}$ de diámetro, pared de las fibras $< 3 \mu\text{m}$ 2
- 1b. Radios predominantemente uniseriados, vasos de madera temprana $< 45 \mu\text{m}$ de diámetro, pared de las fibras $\geq 3 \mu\text{m}$ 5
- 2a. Fibras de longitud $< 750 \mu\text{m}$ con cristales naviculares en parénquima radial 3
- 2b. Fibras de longitud $\geq 750 \mu\text{m}$ sin cristales en parénquima axial *F. reticulata* Torr.
- 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 $\geq 350 \mu\text{m}$ *F. durangensis* Standl.
- 5a. Fibras de longitud $\geq 750 \mu\text{m}$, cristales prismáticos en parénquima axial 6
- 5b. Fibras de longitud $< 750 \mu\text{m}$, sin cristales *F. tomentosa* S. Watson
- 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* (Brandegge) Standl.

Conclusiones

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 la madera hasta especie y entre poblaciones. El parénquima axial, los radios y los cristales son importantes para formar grupos en

las especies analizadas. 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.

Contribución de autores

JRV, TT y MVS concibieron y diseñaron el estudio. JRV, MVS y JG realizaron trabajo de campo. JRV y JG determinaron los ejemplares colectados, JRV realizó los análisis estadísticos y TT, MVS y MBH revisaron los análisis. JRV, TT y MVS interpretaron los resultados. JRV escribió el manuscrito en colaboración con TT y MVS, y JG y MBH lo revisaron. Todos los autores contribuyeron a la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Colegio de Postgraduados (recursos fiscales MVS E01-54-02/E01-55-02) y por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), a través de la beca otorgada al primer autor para realizar sus estudios de Maestría (JRV-CONACYT-1002845).

Agradecimientos

Se agradece a Edgar Cabrera Acatitla y Abraham Hernández de la Rosa, por su apoyo en la colecta de algunos ejemplares.

Literatura citada

- Acosta Ramos, Z., A. de la C. Gallardo Cruz y J. A. Martínez. 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: <https://doi.org/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(2): 63-85. DOI: <https://doi.org/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(5): 1213-1218. DOI: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084555>
- Arévalo, R., B. W. van Ee, R. Riina, P. E. Berry y A. C. Wiedenhoef. 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: <https://doi.org/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, The Netherlands. 23-58 pp. DOI: https://doi.org/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: <https://doi.org/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. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-90000987>
- 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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2007.09.009>
- Brooks, C. J. 1977. A revision of the genus *Forestiera* (Oleaceae). Ph.D. thesis. University of Alabama. Alabama, USA. 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: <https://doi.org/10.5642/ALISO.19800904.02>
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Berlin, Germany. 436 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04578-7>

- Carlquist, S. 2012. How wood evolves: a new synthesis. *Botany* 90: 901-940. DOI: <https://doi.org/10.1139/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.
- 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., EUA. 132 pp.
- Cuéllar-Cruz, M., K. S. Pérez, M. E. Mendoza y A. Moreno. 2020. Biocrystals in plants: A short review on biomineralization processes and the role of phototropins into the uptake of calcium. *Crystals* 10: 591. DOI: <https://doi.org/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.
- DosSantos, 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: <https://doi.org/10.1163/22941932-40190229>
- Erşen Bak, F. B. y N. Mersev. 2016. Ecological wood anatomy of *Fraxinus* L. in Turkey (Oleaceae): Intraspecific and interspecific variation. *Turkish Journal of Botany* 40: 356-372.
- 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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.156.52031>
- Giménez, A. M., J. G. Moglia, M. E. Figueroa, J. A. Díaz-Zirpolo y F. Calatayu. 2014. Comparative wood anatomy of *Maytenus* in Northwestern Argentina (South America). *Madera y Bosques* 20: 95-110. DOI: <https://doi.org/10.21829/MYB.2014.202167>
- 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 - 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 e 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: <https://doi.org/10.5091/plevevo.2017.1276>
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *The International Association of Woods (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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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. Ruggell, Germany 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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2622052>
- Media Cybernetics Inc. 1997. Image Pro Plus. Version 3.0. Silver Spring, USA.
- 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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/10.21829/myb.2016.221486>
- Montaño-Arias, S. A., R. Grether, S. L. Camargo-Ricalde y 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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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: 40-9. DOI: <https://doi.org/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: <https://doi.org/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/> (consultado marzo de 2020).
- Rohwer, J. G. 1996. Die Frucht- und Samenstrukturen der Oleaceae. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung (*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 Nieuwerkerken, J. Zarucchi y 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 (consultado marzo de 2020).
- 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: <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9285-6>
- Sass, J. E. 1958. Botanical microtechnique. Iowa State College Press. Iowa, USA. 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: <https://doi.org/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: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2013.07.004>
- Terrazas, T. y T. Wendt. 1995. Systematic wood anatomy of the genus *Tapirira* Aublet (Anacardiaceae): a numerical approach. *Brittonia* 47: 109-129. DOI: <https://doi.org/10.2307/2806951>

- Thiers, B. 2021. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado abril de 2021).
- Turner, B. L., H. Nichols, G. Denny y O. Doron. 2003. Atlas of the Vascular Plants of Texas. Vol. 1-Dicots. Sida. Botanical Research Inst of Texas. Texas, USA. 888 pp.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87: 559-902. DOI: <https://doi.org/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.
- Yamalle, 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: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002012000200004>
- Zelterman, D. 2015. *Applied multivariate statistics with R*. Springer International Publishing. Basel, Switzerland. 393 pp. DOI: <https://doi.org/10.4067/10.1007/978-3-319-14093-3>

Apéndice: Información de los ejemplares de herbario de los individuos de *Forestiera* Poir. colectados en los sitios de estudio en México.

Especie	Ejemplares de respaldo
<i>F. angustifolia</i> Torr.	MÉXICO. Querétaro, municipio Huimilpan, cerro del Cimatario, 2100 m s.n.m., 20°30'54.0"N, 100°19'51.6"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 2</i> (CHAPA-155080). MÉXICO. Puebla, municipio Tzicatlacoyan, camino a La Trinidad Tianguismanalco, 2029 m s.n.m., 18°51'43.2"N, 98°02'42.0"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 15</i> (CHAPA-155081). MÉXICO. Oaxaca, municipio Santiago Miltepec, carretera Huajuapán - Tehuacán, 1858 m s.n.m., 17°58'30.0"N, 97°41'02.4"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 22</i> (CHAPA-155082).
<i>F. durangensis</i> Standl.	MÉXICO. Guanajuato, municipio San José Iturbide, Puerto de Carroza, 2290 m s.n.m., 20°54'32.4"N, 100°26'27.6"O, matorral xerófilo, <i>J. Ruiz V. 5</i> (CHAPA-155083). MÉXICO. Durango, municipio Vicente Guerrero, carretera libre de Durango 2336 m s.n.m., 24°03'36.0"N, 104°42'21.6"O, selva baja caducifolia, <i>M. Vázquez S. 420</i> (CHAPA-155084).
<i>F. phillyreoides</i> (Benth.) Torr.	MÉXICO. Querétaro, municipio Huimilpan, cerro del Cimatario, 2100 m s.n.m., 20°30'54.0"N, 100°19'51.6"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 1</i> (CHAPA-155085). MÉXICO. Guanajuato, municipio León, cerro el Gigante, 2029 m s.n.m., 21°12'25.2"N, 101°33'32.4"O, selva baja caducifolia, <i>M. Vázquez S. 422</i> (CHAPA-155086). MÉXICO. Oaxaca, municipio San Juan Bautista Cuicatlán, Tomellín, 641 m s.n.m., 17°44'45.6"N, 96°56'16.8"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 24</i> (CHAPA-155087).
<i>F. racemosa</i> S. Watson	MÉXICO. Querétaro, municipio Landa de Matamoros, La Yesca, 1753 m s.n.m., 21°13'26.4"N, 99°08'56.4"O, bosque templado, <i>J. Ruiz V. 20</i> (CHAPA-155092).
<i>F. reticulata</i> Torr.	MÉXICO. Querétaro, municipio Cadereyta, Las Tuzas, 2169 m s.n.m., 20°43'55.2"N, 99°42'43.2"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 13</i> (CHAPA-155088). MÉXICO. Querétaro, municipio Landa de Matamoros, El Madroño, 1935 m s.n.m., 21°16'58.8"N, 99°10'15.6"O, bosque templado, <i>J. Ruiz V. 21</i> (CHAPA-155089).
<i>F. rhamnifolia</i> Griseb.	MÉXICO. Oaxaca, municipio Ixtepec, Agua Caliente, 143 m s.n.m., 16°39'36.0"N, 95°01'15.6"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 23</i> (CHAPA-155093).
<i>F. rotundifolia</i> (Brandeggee) Standl.	MÉXICO. Puebla, municipio Huatlatlauca, La Magdalena Tlatlauquitepec, 1518 m s.n.m., 18°44'31.2"N, 98°04'55.2"O, matorral xerófilo, <i>J. Ruiz V. 17</i> (CHAPA-155090).
<i>F. tomentosa</i> S. Watson	MÉXICO. Puebla, municipio Caltepec, cerro de Caltepec, 1915 m s.n.m., 18°10'51.6"N, 97°28'40.8"O, selva baja caducifolia, <i>J. Ruiz V. 18</i> (CHAPA-155091).