



Anatomía de la madera de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Fagaceae), especie endémica de México

Wood anatomy of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Fagaceae), endemic species from Mexico

Liliana Cuapio Hernández¹ , Ma. Amparo Borja-de la Rosa^{1,3} , Benito Reyes Trejo² , Antonio Villanueva Morales¹ , Roberto Machuca Velasco¹ , Alejandro Corona Ambriz¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* habita en México, formando relictos en el bosque mesófilo de montaña en la Sierra Madre Oriental; es un taxón endémico que actualmente se encuentra en peligro de extinción. El objetivo del estudio fue describir las características anatómicas macroscópicas y microscópicas de la madera de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* con el fin de contribuir a su conocimiento anatómico.

Métodos: Las muestras de madera se obtuvieron mediante un método no destructivo que consistió en la extracción de núcleos del fuste de árboles vivos y trozos del tronco de un árbol derribado por el viento. La descripción anatómica de la madera se realizó en los planos tangencial, transversal y radial, a nivel macroscópico con tablillas (7×12×1 cm cortadas y pulidas) y microscópico con preparaciones fijas de cortes de los núcleos, de acuerdo con la terminología propuesta por la International Association of Wood Anatomists; también se estimaron los índices de vulnerabilidad (IV), agrupamiento de vasos (IVg) y mesomorfía (IM). Se empleó el programa RStudio para realizar las pruebas estadísticas y Excel para la estimación de los índices.

Resultados clave: La madera de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* es de color castaño claro, brillo medio a alto, veteado pronunciado, hilo recto y textura gruesa, posee porosidad difusa, placa de perforación simple y escalariforme (5-20 barras), punciones intervaskulares opuestas, tylosis, traqueidas vasicéntricas, fibras libiformes, parénquima axial paratraqueal y apotraqueal difuso, radios heterocelulares uniseriados, biseriados, multiseriados y agregados, cristales prismáticos y cuerpos de sílice. Algunos rasgos anatómicos coinciden con los de otras especies del mismo género.

Conclusiones: La descripción anatómica de la madera de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* es la primera que se realiza para este taxón; además, contribuye a interrelacionar la información de sus características con las de otras especies de *Fagus* de importancia económica.

Palabras clave: albura, bosque mesófilo de montaña, características anatómicas, duramen, haya mexicana, xilema.

Abstract:

Background and Aims: *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* inhabits Mexico, forming relict in the cloud forests of the Sierra Madre Oriental; it is an endemic taxon that is currently in danger of extinction. The aim of this study was to describe the macroscopic and microscopic anatomical features of the wood of *F. grandifolia* subsp. *mexicana* to contribute to its anatomical knowledge.

Methods: The wood samples were obtained by a non-destructive method consisting of the extraction of cores from the stem of live trees and pieces of the trunk of one tree that recently had been felled by the wind. The anatomical description of the wood was made in the tangential, across, and radial planes, at the macroscopic level with wooden boards (7×12×1 cm section and polished) and microscopically with fixed slides of core sections. The anatomic description was made following the terminology by the International Association of Wood Anatomists. The Vulnerability index (VI), vessel grouping index (Vlg), and mesomorphic index (MI) were also estimated. The RStudio program was used to perform the statistical tests and Excel to estimate the index.

Key results: The wood of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* is light brown colored, medium to high gloss, veining pronounced, straight grained and coarse texture, with diffuse porosity, simple and scalariform perforation plates (with 5-20 bars), opposite intervacular pits, tylosis, vasicentric tracheids, libiform fibers, apotracheal axial parenchyma diffuse and apotracheal parenchyma, heterogeneous rays, ray width uniseriate, biseriate, multiseriate and aggregate rays, prismatic crystals and silica bodies. Some anatomical features coincide with those of other species of the same genus.

Conclusions: The description of the wood anatomy of *F. grandifolia* subsp. *mexicana* is the first for this taxon. Furthermore, it contributes to interrelating the information on its characteristics with that of other *Fagus* species of economic importance.

Key words: anatomical features, cloud forest, heartwood, Mexican beech, sapwood, xylem.

¹División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, Carretera México-Texcoco Km 38.5, 56230 Chapingo, Estado de México, México.

²Laboratorio de Productos Naturales, Preparatoria Agrícola, Universidad Autónoma Chapingo, Carretera México-Texcoco Km 38.5, 56230 Chapingo, Estado de México, México.

³Autor para la correspondencia: aborja@correo.chapingo.mx

Recibido: 21 de octubre de 2021.

Revisado: 29 de noviembre de 2021.

Aceptado por Rosario Redonda Martínez: 7 de abril de 2022.

Publicado Primero en línea: 6 de mayo de 2022.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 129: e1989 (2022).

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

Citar como: Cuapio Hernández, L., M. A. Borja-de la Rosa, B. Reyes Trejo, A. Villanueva Morales, R. Machuca Velasco y A. Corona Ambriz. 2022. Anatomía de la madera de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Fagaceae), especie endémica de México. Acta Botanica Mexicana 129: e1989. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.1989>

e-ISSN: 2448-7589



Introducción

La madera es un material heterogéneo, higroscópico y anisotrópico; características conferidas por su estructura celular, propiedades físicas y mecánicas, y por la especie de la que proviene (Bajpai, 2018). Sus cualidades varían en los tres ejes ortotrópicos (transversal, tangencial y radial) debido a la organización y composición de las células que la constituyen, por tanto resulta importante conocer su estructura anatómica para comprender la complejidad del tejido xilemático y proponer el mejor uso en función de sus propiedades (Richter, 2015) como podría ser pisos, muebles, artesanías, entre otros (Burns y Honkala, 1990). Las propiedades físico-mecánicas de la madera le confieren una amplia diversidad de usos y que sea también la materia prima para la fabricación de varios productos (Tamarit-Urias y Fuentes-Salinas, 2003).

El género *Fagus* L. se distribuye en tres regiones del mundo: Asia, Europa y América del Norte. En Asia se encuentran *F. crenata* Blume, *F. engleriana* Seemen ex Diels, *F. hayatae* Palib., *F. japonica* Maxim., *F. longipetiolata* Seemen, *F. lucida* Rehder & E.H. Wilson y *F. multinervis* Nakai; *F. orientalis* Lipsky se encuentra en Asia y Europa; *F. sylvatica* L. en Europa (Fang y Lechowicz, 2006); en América del Norte habitan *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *grandifolia* (haya americana) y *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* (Martínez A.E. Murray, la primera se distribuye desde el sur de Quebec y Ontario en Canadá hasta el noreste y suroeste de los Estados Unidos de América (Carpenter, 1974; Burns y Honkala, 1990; Fang y Lechowicz, 2006; Hoagland, 2006) y la segunda en México (Fang y Lechowicz, 2006).

La madera de *F. sylvatica* (haya europea) y *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* tiene valor comercial, debido a que provienen de bosques con planes de manejo forestal en donde las actividades silvícolas como podas y aclareos contribuyen a conformar la estructura del árbol y mejorar la calidad de la madera (Sánchez-Rojas y Cedillo-Aguilar, 2000). Así mismo, se han estudiado las propiedades físico-mecánicas y tecnológicas de ambas especies para conocer el mejor uso al que se podría destinar la madera (Carpenter, 1974; Hansmann et al., 2009; Vignote, 2014; Bonifazi et al., 2015). También existen estudios enfocados a describir la anatomía de la madera de *F. crenata*, *F. grandifolia* subsp. *grandifolia*, *F. japonica*, *F. longipetiolata*, *F. orientalis* y *F. sylvatica*.

A diferencia de las especies antes mencionadas, *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* es endémica de México y está catalogada en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010) debido a que las áreas de distribución o el tamaño de sus poblaciones han disminuido considerablemente, poniendo en riesgo su viabilidad biológica en su hábitat natural, a causa de la incidencia de actividades antropogénicas, entre ellas, el cambio de uso del suelo forestal a campos de cultivos, tala clandestina, recolección de leña y pastoreo de ganado (Téllez-Valdés et al., 2006; SEMARNAT, 2010; Rodríguez-Ramírez et al., 2013). *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, llamada comúnmente haya mexicana, se distribuye en el bosque mesófilo de montaña, formando poblaciones relictas en laderas de la Sierra Madre Oriental en los estados de Hidalgo, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz (Williams-Linera et al., 2003; Rodríguez-Ramírez et al., 2013). No se han desarrollado planes silvícolas con enfoque de manejo sustentable de las poblaciones de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, tampoco existen estudios enfocados a conocer la anatomía y propiedades de su madera. El objetivo de esta investigación fue describir las características anatómicas macroscópicas y microscópicas de la madera de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* con el fin de contribuir al conocimiento anatómico de la misma.

Materiales y Métodos

Descripción del área de estudio

Se recolectó madera de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en el Ejido La Mojonería, municipio Zacualtipán, Hidalgo, México ($20^{\circ}38'0.33''N$, $98^{\circ}36'51.8''O$) (Fig. 1). El relieve es accidentado con pendientes mayores a 50% donde predominan suelos tipo andosol vítrico y húmico, la altitud oscila entre 1900-2000 m, el clima es C(fm) templado con lluvias y presencia de neblinas durante todo el año, la temperatura media anual es de 12.7 °C y la precipitación anual de 2059 mm (Godínez-Ibarra et al., 2007). Este bosque comprende 43 ha y es un área de conservación de carácter ejidal (Rodríguez-Ramírez et al., 2013). El estrato arbóreo es dominado por *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*, *Magnolia schiedeana* Schlecht., *Clethra macrophylla* M. Martens & Galeotti, *C. mexicana* DC., *Pinus patula* Schltdl. & Cham. y diversas especies de encinos entre las que destacan *Quercus delgadoana* S. Valencia, Nixon & L.M. Kelly, *Q. germana*



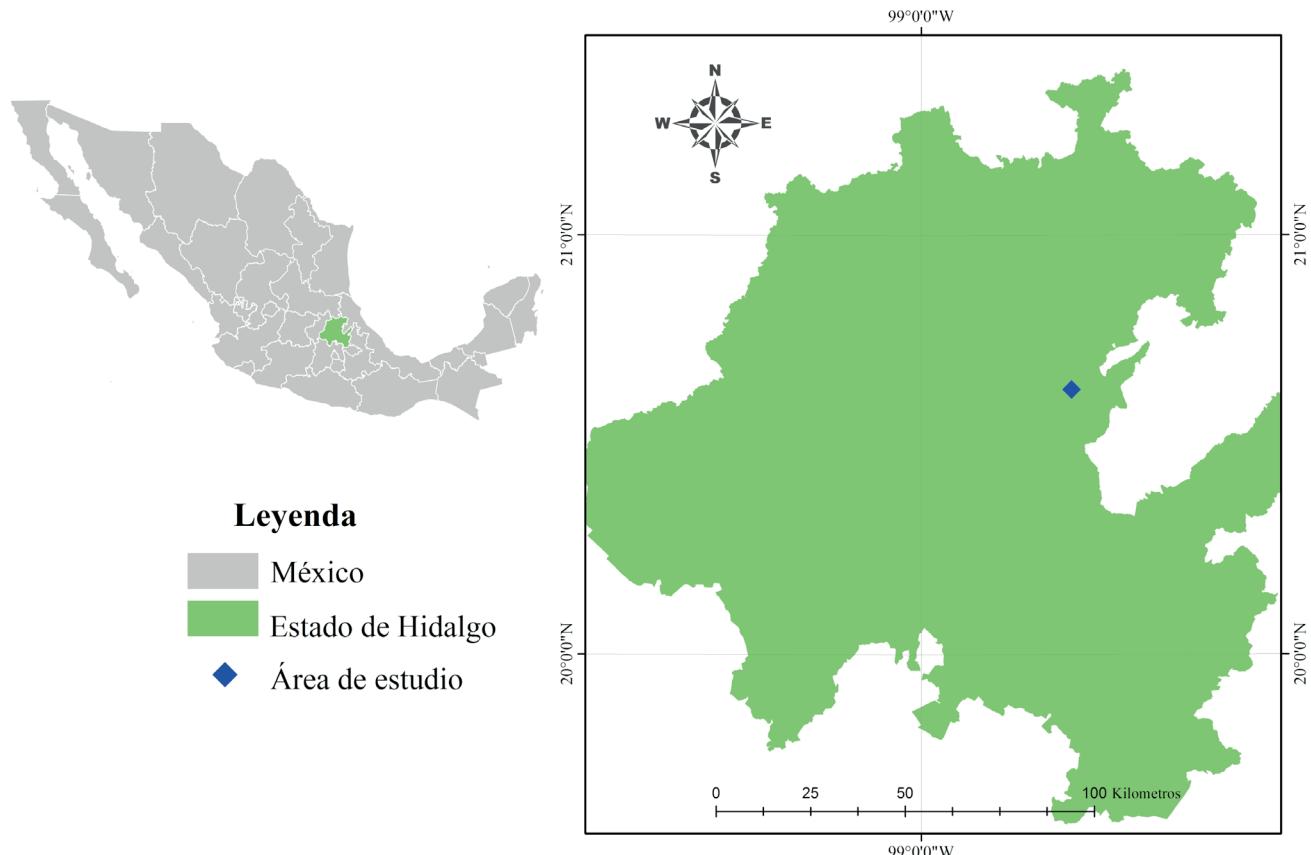


Figura 1: Localización del bosque de haya mexicana en el Ejido La Mojonería, municipio Zacualtipán, Hidalgo, México.

Schltdl. & Cham., *Q. laurina* Liebm. ex A. DC. y *Q. trinitatis* Trel. En el sotobosque se encuentran arbustos como *Sambucus nigra* L., *Miconia glaberrima* Naudin y la herbácea *Epifagus virginiana* (L.) W.P.C. Barton (Ortiz-Quijano et al., 2016; Rodríguez-Ramírez et al., 2016).

Obtención de muestras

Se seleccionaron al azar 11 árboles de *F. grandifolia* subsp. *mexicana*, con diámetro promedio a la altura del pecho (DAP) de 41 cm. Por cada individuo se extrajo a 1.30 m de altura del fuste un núcleo de crecimiento con taladro de Pressler (Haglöf Sweden, Haglöf Sweden, Långsele, Suecia) de 5.15 mm de diámetro interno. Cada núcleo fue marcado y depositado en un recipiente con agua para preservarlo durante su traslado al Laboratorio de Anatomía y Tecnología de la Madera de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco de Mora, Estado de México, México.

De un árbol recientemente derribado a causa del viento, se cortaron con motosierra (Husqvarna, Husqvarna Group, Charlotte, EUA) dos trozos (1.2 m de largo) de la parte inferior-media del fuste, considerando que no estuviera fracturado por la caída; la madera fue llevada al aserradero de la Planta Piloto ubicada en la institución antes mencionada.

Preparación de muestras

Se elaboraron tablillas de madera para visualizar las características anatómicas macroscópicas. En el aserradero los trozos obtenidos del fuste se cortaron en rodajas de 15 cm de longitud con una sierra cinta SF-600 (Penedo, Limeira, São Paulo, Brasil); en estas se marcaron y cortaron tablillas de 7×12×1 cm orientadas en sentido de los planos tangencial, transversal y radial. Posteriormente fueron pulidas con lijadora de banda LB-1 (IMMSA, Centromac, Cd. Mx.,

México) y se dejaron secar a temperatura ambiente en el Laboratorio de Anatomía y Tecnología de la Madera de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo.

Para visualizar las características anatómicas microscópicas se elaboraron dos tipos de preparaciones fijas: 1) de laminillas o cortes de los planos transversal, tangencial y radial; 2) de células disociadas. Ambas preparaciones se realizaron a partir de los 11 núcleos, se seccionaron cada 2 cm de la corteza hacia la médula; considerando submuestras a cada una de estas secciones. Los pequeños trozos de núcleo se sometieron a un proceso de ablandamiento por medio de calor; para ello se depositaron en vasos de precipitado con agua destilada para calentarse a 60°C en una estufa UN110 (Memmert, Memmert GmbH + Co. KG, Büchenbach, Alemania) durante 10 días ([Guridi Gómez, 1977](#)). Una vez concluido el periodo de ablandamiento, se cortaron laminillas de 20-35 µm de grosor de cada sección con un microtomo de deslizamiento SM2000R (Leica Microsystems, Leica Microsystems CMS GmbH, Wetzlar, Alemania), los cortes se tiñeron con pardo de Bismarck y se fijaron en portaobjetos con resina sintética Entellan®.

Las células disociadas fueron obtenidas de astillas de cada una de las submuestras de núcleos mediante un proceso de maceración con una solución de ácido acético glacial y peróxido de hidrógeno en proporción 1:1 a 60 °C durante 96 horas. Posteriormente se lavaron, se tiñeron con pardo de Bismarck y se depositaron en portaobjetos. Se dejaron secar a temperatura ambiente y se fijaron con resina sintética Entellan® ([Jansen et al., 1998](#); [Gärtner y Schweingruber, 2013](#)).

Descripción de la anatomía

Las características anatómicas macroscópicas se describieron a partir de la observación de las tablillas obtenidas con los tres planos de la madera (tangencial, transversal, radial), con un microscopio estereoscópico EZ4HD (Leica Microsystems, Leica Microsystems CMS GmbH, Wetzlar, Alemania). Siguiendo la propuesta de [De la Paz Pérez-Olvera y Dávalos-Sotelo \(2008\)](#) para determinar los caracteres macroscópicos con tablas de la clasificación de [Tortorelli \(1956\)](#), se describieron, el color con tablas de Munsell Color ([Munsell Color Company, 1988](#)) y el análisis organoléptico mediante la degustación de la madera. Esta última prueba es subjetiva ya

que involucra el sentido del gusto y olfato de la persona que realiza la prueba. Los caracteres microscópicos fueron descritos a partir del análisis de las preparaciones fijas de cortes y células disociadas con base en los criterios de la [IAWA Committee \(1989\)](#).

La medición, conteo y descripción de vasos, fibras, parénquima y radios se hizo en las preparaciones fijas de cortes en todas las submuestras con microfotografías tomadas en un microscopio DM3000 con cámara incluida (Leica Microsystems CMS GmbH, Wetzlar, Alemania). El procesamiento de imágenes se realizó con el programa Leica Application Suite v. 8.3 ([Leica Microsystems, 2011](#)), con la herramienta automatic measures (image analysis) disponible en el menú análisis. Se contaron las células, registrando además su tamaño y forma en los cortes transversal y tangencial. Los elementos de vaso y fibras se midieron individualmente en las preparaciones fijas de células disociadas; el tamaño de la muestra fue determinada con la ecuación propuesta por [Machuca-Velasco et al. \(1999\)](#).

Análisis estadístico

De la cuantificación de vasos, fibras, radios y parénquima se eligieron los datos de las submuestras de cada uno de los 11 núcleos; en los más largos (20 cm) se tomaron cuatro (dos en la albura y dos en el duramen) y en los cortos (15 cm) dos, uno en albura y otro en duramen con la finalidad de establecer dos grupos de análisis. El primero de ellos se denominó albura (A), el segundo duramen (D). Para ambos, fueron estimadas la media, varianza, desviación estándar y coeficiente de variación, comprobando previamente la normalidad mediante la prueba Shapiro-Wilk (W test, P>0.05).

A las variables que cumplieron con el criterio de normalidad se les aplicó la prueba t-Student; en caso contrario, se evaluaron mediante U de Mann-Whitney por ser equivalente a la t-Student ([Berlanga-Silvente y Rubio-Hurtado, 2012](#)). Se empleó el programa estadístico RStudio v. 1.0.136. ([RStudio Inc., 2012](#)), con la finalidad de comparar la diferencia entre caracteres de albura y duramen.

También fue estimado el Índice de vulnerabilidad (IV) para comprobar la capacidad y tolerancia de los vasos a embolismos, el Índice de agrupamiento de vasos (IVg) y el Índice de mesomorfía (IM), con el fin de conocer el grado de eficiencia o seguridad en la conducción del agua, em-



pleando el programa Microsoft Excel® (Microsoft Corporation, 2013) y las siguientes fórmulas (Carlquist, 1977, 2001):

$$IV = \frac{\phi \text{ de poros}}{\text{poros/mm}^2}$$

$$IM = IV \times Lev$$

$$IVg = \frac{T \text{ poros}}{\# g \text{ poros}}$$

Donde:

IV = Índice de vulnerabilidad

IM = Índice de mesomorfía

IVg = Índice de agrupamiento

ϕ de poros = diámetro de poros

Lev = Longitud de los elementos de vaso

T poros = Total de poros

g poros = Número de grupos de poros

Los valores de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía permiten clasificar a la madera como mesomórfica ($IV > 1$; $IM > 200$) o xeromórfica ($IV < 1$; $IM < 200$). El valor menor que puede tomar el Índice de agrupamiento de vasos (IVg) es la unidad; esto ocurre cuando la madera presenta poros exclusivamente solitarios (Carlquist, 2001).

Resultados

Características macroscópicas

La madera de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* es de color castaño claro (color Munsell: 7.5YR 6/4) sin diferencia entre albura y duramen, olor ligero, sabor amargo-astringente, brillo medio a alto, veteado pronunciado, hilo recto o derecho y textura gruesa (Fig. 2A-C). En la sección transversal se observaron los límites de las zonas de crecimiento y radios (Fig. 2D), porosidad difusa (Fig. 2E) y en el plano tangencial los radios (Fig. 2F).

Características microscópicas

En la madera de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* fue posible diferenciar las zonas o anillos de crecimiento y los caracteres distintivos de los límites entre ellas: 2-4 hileras de fibras aplanadas radialmente y el engrosamiento de los radios justo donde confluyen ambos (Fig. 3A). La porosidad es difusa, los diámetros de los vasos son similares entre cada

anillo de crecimiento, su distribución sigue un patrón en sentido radial, predominando los solitarios de contorno redondo y poligonal, en menor proporción en grupos de dos o tres (Fig. 3B).

Los elementos de vaso poseen placas de perforación simples y escalariformes (Fig. 3C), compuestas por 5-20 barras alargadas y paralelas, ocasionalmente con bifurcaciones en ellas; las punteaduras intervasculares son opuestas con areolas (Fig. 3D), mientras que las punteaduras vaso-radio son redondeadas con areolas muy reducidas o aparentemente simples (Fig. 3E). En la sección transversal, el diámetro tangencial del vaso en la albura es ($A=67.85\pm9.48$ μm) y en el duramen ($D=66.71\pm7.69$ μm); el número de vasos por mm^2 en $A=71.27\pm27.75$ y $D=63.43\pm19.05$ (Cuadro 1), sin obtener variación entre albura y duramen (Cuadro 2), algunos de ellos con tilosis (Fig. 3F).

Los elementos de vaso individuales tienen forma tubular, son oblongos, con y sin lígulas; su extensión fue $A=730.7\pm162.8$ μm y $D=686.8\pm137.97$ μm , las pruebas de comparación de medias indicaron que existe diferencia significativa ($p\leq0.05$) entre la albura y duramen (Cuadro 2), las lígulas exhibieron amplia variabilidad desde muy cortas ($D=7.88$ μm) hasta muy largas ($A=1005.13$ μm), en uno o ambos extremos del vaso (Cuadro 1).

Las traqueidas vasicéntricas se observaron adyacentes a algunos elementos de vaso (Fig. 4A). Las fibras fueron de tipo libriformes con punteaduras areoladas, con o sin septos, engrosamientos helicoidales, de longitud mediana (900-1600 μm), diámetro ~ 15 μm , el espesor corresponde a fibras con paredes muy delgadas; se detallan sus dimensiones en el Cuadro 3. Las pruebas t-Student y U de Mann-Whitney indicaron que no existe diferencia significativa ($p>0.05$) entre la longitud y diámetro, pero sí entre diámetro del lumen y grosor de la pared celular entre albura y duramen (Cuadro 2).

El parénquima axial fue apotraqueal y paratraqueal, el primero difuso y agrupado en líneas de 2-4 células distribuidas entre las fibras; el segundo, se encuentra irregularmente en el contorno del vaso sin cubrirlo totalmente, ambos tipos fueron escasos (Fig. 4B). El número de unidades por mm^2 fue en $A=727.7\pm451.40$ y $D=608.87\pm541.43$ (Cuadro 4) sin variabilidad entre la albura y duramen (Cuadro 2).



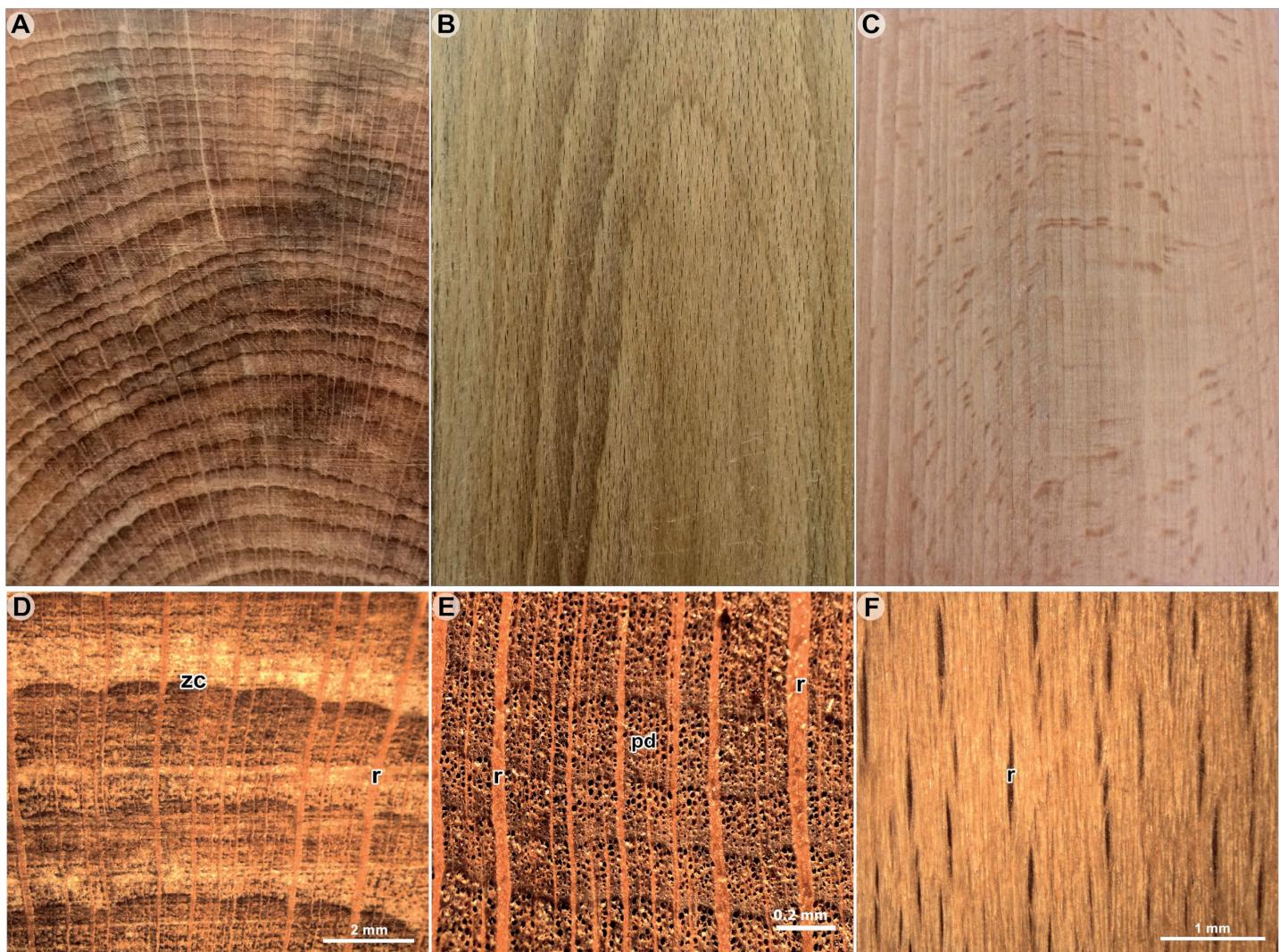


Figura 2: Madera de *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E Murray. A. sección transversal; B. sección tangencial; C. sección radial; D. límites de zonas de crecimiento (zc) y radios (r); E. porosidad difusa (pd) y radios (r); F. radios en sección tangencial (r).

Los radios corresponden a tres categorías de ancho: 1-3 células; 4-10 células y >10 células (multiseriados); la mayoría fueron multiseriados, en menor proporción biseriados, uniseriados y agregados (radios multiseriados divididos por fibras) (Fig. 4C), con altura >1 mm, número por mm^2 de A=19.65±4.76, D=18.62±5.92 (Cuadro 4). Las pruebas estadísticas indicaron que no hay diferencia significativa ($p>0.05$) en ancho, altura y número por mm^2 entre albura y duramen (Cuadro 2). Los radios son heterocelulares, compuestos de células procumbentes con una hilera de células marginales erectas arriba y debajo (Fig. 4D). Las inclusiones minerales encontradas fueron cristales prismáticos, escasos (Fig. 4E) y cuerpos de sílice en las células procumbentes (Fig. 4F). La madera de *F. grandifolia* subsp.

mexicana es mesomórfica y aproximadamente 86% de los vasos son solitarios (Cuadro 5).

Discusión

Caracteres macroscópicos

Las propiedades organolépticas de olor, sabor, textura y veteado o figura entre *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* y el haya mexicana no coinciden: la primera carece de olor y sabor, y textura uniforme, además de tener poco veteado (Wiemann, 2010; SLMA, 2018). En *F. grandifolia* subsp. *mexicana* el sabor es amargo-astringente, olor ligero y textura gruesa, además, presenta veteado pronunciado. No obstante, el haya mexicana comparte el brillo sedoso con *F. crenata* (Shimaji, 1952).

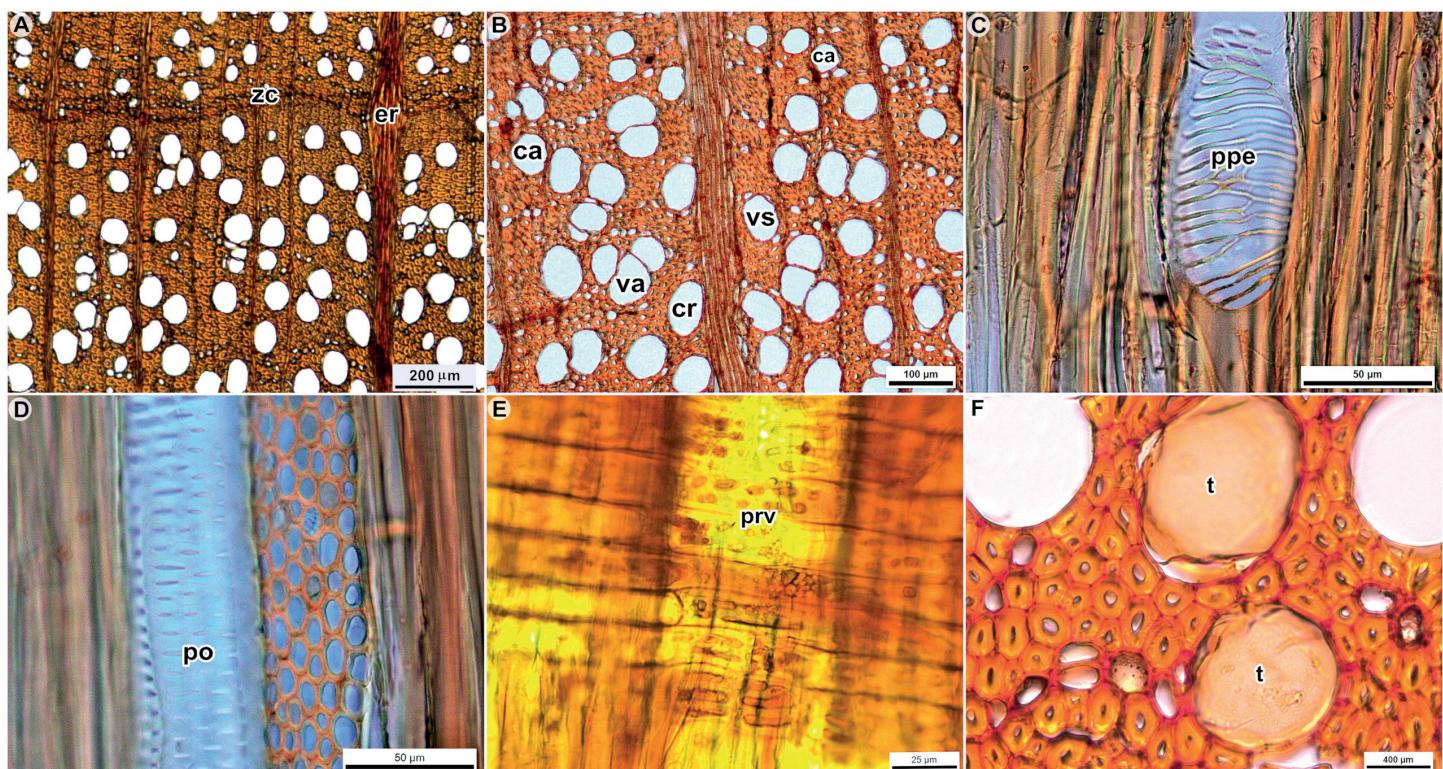


Figura 3: Madera de *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E Murray. A. diferenciación entre las zonas de crecimiento en el corte transversal (zc = zona de crecimiento, er = engrosamiento del radio); B. porosidad difusa (vs = vaso solitario, va = vasos agregados, ca = contorno de vaso poligonal; cr = contorno de vaso redondo); C. placa de perforación escalariforme (ppe); D. punteaduras intervasculares opuestas (po); E. punteaduras vaso-radio opuestas (prv); F. tílosis en elementos de vaso (t).

En algunas especies de *Fagus* el color de la madera varía considerablemente desde la albura blanquecina hasta el duramen marrón rojizo; en ocasiones, no es perceptible una clara delimitación debido a que no existen cambios de color entre un tejido y otro (Wiemann, 2010). Así sucede con el haya mexicana en la que no hay diferenciación entre albura y duramen. En cambio, en *F. crenata* y *F. japonica* la madera es color blanquecino a marrón claro (Shimaji, 1952). En *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* el duramen es blanquecino con tintes rojizos a marrones rojizos medios (Hoadley, 1990). En *F. sylvatica* el duramen presenta tonos marrones (Ruffinatto y Crivellaro, 2019) y también puede ser rojizo debido a que cuando existe rotura de ramas o deshidratación interna el aire penetra al interior del tallo causando procesos oxidativos los cuales promueven ese color (Hansmann et al., 2009; Richter, 2015), o bien, es producto de un mecanismo de defensa a daños o heridas en el tallo y ramas (Schweingruber y Börner, 2018).

La coloración castaño-clara de la madera del haya mexicana coincide con *F. sylvatica* (Ruffinatto y Crivellaro, 2019). La variación de tonalidad en la madera ocurre entre especies e individuos del mismo género; los factores que influyen son edad, crecimiento radial, composición del suelo y ubicación de la madera dentro del árbol; es decir, si corresponde a la albura o el duramen (Moya y Calvo-Alvarado, 2012). El color es un criterio muy importante de calidad a considerar por el usuario final y el precio de la madera a menudo depende de este parámetro (Hansmann et al., 2009).

Características microscópicas

Los anillos de crecimiento son visibles en *Fagus*, la delimitación de las zonas de crecimiento de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* se asemeja al patrón que presentan *F. crenata*, *F. japonica* (Shimaji, 1952), *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* (Hoadley, 1990) y *F. sylvatica* (Ruffinatto y Crivellaro, 2019), pues están definidos por una banda de fibras de madera tardía.



Cuadro 1: Valores estadísticos de los elementos de vaso de la madera de *F. grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E. Murray. D.E.: Desviación estándar, C.V.: Coeficiente de variación, EV: elemento de vaso.

Variable	Media	D.E.	Varianza	C.V. (%)	Mínimo	Máximo
Albura (A)						
Diámetro tangencial (μm)	67.85	9.48	90.05	13.97	53.16	88.58
Número de vasos/ mm^2	71.27	27.75	770.5	38.94	38	126
Longitud EV con lígulas (μm)	730.7	162.8	26505.32	22.28	319.7	1824.9
Longitud lígulas (μm)	245.2	119.01	14162.54	48.53	18.63	1005.13
Duramen (D)						
Diámetro tangencial (μm)	66.71	7.69	59.25	11.53	51.33	81.58
Número de vasos/ mm^2	63.43	19.05	363.18	30.03	25	101
Longitud EV con lígulas (μm)	686.8	137.97	19034.35	20.09	300.5	1107.4
Longitud lígulas (μm)	231.02	98.63	9727.45	42.69	7.88	561.31

En *Fagus* el tipo de porosidad está determinado genéticamente al ser un rasgo característico en las especies del género (Sass y Eckstein, 1995). La madera de *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* (Hoadley, 1990; Bond y Hamner, 2002) y *F. grandifolia* subsp. *mexicana* tienen porosidad difusa, lo mismo ocurre en *F. crenata*, *F. japonica* (Shimaji, 1952), y *F. orientalis* (Bond y Rappold, 2013; Crivellaro y Schweingruber, 2013). En *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* (Schweingruber, 1993), *F. longipetiolata* (Wheeler, 2011) y *F. sylvatica* se ha reportado porosidad difusa a semianular (Schweingruber y Börner, 2018; Ruffinatto y Crivellaro, 2019).

Las placas de perforación de los elementos de vaso en *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* y *F. grandifolia* subsp. *mexicana* son simples y escalariformes, siendo similares a las de otras hayas, excepto en el número de barras en las placas escalariformes. En *F. crenata* y *F. japonica* poseen 4-15 (Shimaji, 1952); *F. grandifolia* subsp. *grandifolia*, *F. orientalis* y *F. sylvatica* alrededor de 10 (Metcalfe y Chalk, 1950; Schweingruber, 1993; García Esteban et al., 2003; Crivellaro y Schweingruber,

Cuadro 2: Análisis de variabilidad para los caracteres anatómicos y comparación de medias entre albura y duramen ($p<0.05$) * t-Student, **U de Mann-Whitney, $\alpha=0.05$, G.L.: Grados de libertad.

Variable	Valor de la prueba	G.L.	p-valor ($p<0.05$)	Media Albura	Media Duramen
Número de vasos (mm^2)	t = 0.891*	24.878	0.3812	71.27	63.43
Diámetro tangencial vasos (μm)	t = 0.358*	26.509	0.7231	67.85	66.71
Longitud elemento de vaso con lígula (μm)	W = 61955**	-	7.099e-05	730.7	686.8
Longitud fibras (μm)	t = 0.175*	642.65	0.8609	1459.40	1455.89
Diámetro fibras (μm)	W = 56568**	-	0.0868	15.79	15.46
Diámetro lumen (μm)	W = 59950**	-	0.0017	11.88	11.29
Grosor pared celular (μm)	W = 47442**	-	0.0342	3.91	4.15
Radios (mm^2)	t = 0.542*	28.781	0.5914	19.65	18.62
Altura de radios (μm)	t = 0.378*	29.744	0.7079	254.90	248.47
Ancho de radios (μm)	t = -2.02	30.926	0.05212	50.48	57.03
Parénquima (mm^2)	W = 145**	-	0.2709	727.7	608.87

2013), en cambio, en *F. longipetiolata* (Wheeler, 2011) el rango oscila de 5-20, igual que en *F. grandifolia* subsp. *mexicana* cuando presenta placas de perforación escalariformes.

En *F. grandifolia* subsp. *mexicana* las punteaduras intervaskulares y vaso-radio son opuestas, también en *F. longipetiolata* (Wheeler, 2011). En *Fagus grandifolia* subsp. *grandifolia* presentan transición de escalariformes a areoladas (Schweingruber, 1993). Metcalfe y Chalk (1950) describieron que en *F. sylvatica* son opuestas a transicional y ocasionalmente escalariformes; sin embargo, García Esteban et al. (2003) refieren que son simples y alternas. En *F. orientalis* son opuestas y alternas, y las vaso-radio simples, redondeadas o alargadas (Wheeler, 2011; Crivellaro y Schweingruber, 2013); en cuanto a este carácter, no hay similitud con las otras hayas.

Los vasos que predominan en *Fagus crenata*, *F. grandifolia* subsp. *grandifolia*, *F. grandifolia* subsp. *mexicana*,



Cuadro 3: Valores estadísticos de las fibras de la madera de *F. grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E. Murray. D.E.: Desviación estándar, C.V.: Coeficiente de variación.

Variable	Media	D.E.	C.V. (%)	Mínimo	Máximo
Albura (A)					
Longitud (μm)	1459.4	245.58	16	773.34	2076.22
Diámetro (μm)	15.79	2.77	17	9.02	30.53
Diámetro lumen (μm)	11.88	2.58	21	5.99	26.33
Grosor pared celular (μm)	3.91	1.01	25	1.39	7.672
Duramen (D)					
Longitud (μm)	1455.9	264.0	18	339.2	2164.9
Diámetro (μm)	15.46	2.83	18	8.26	26.57
Diámetro lumen (μm)	11.31	2.53	22	5.8	21.03
Grosor pared celular (μm)	4.16	1.24	29	1.65	9.42

F. japonica, *F. longipetiolata*, *F. orientalis* y *F. sylvatica*, son solitarios y múltiples radiales, con diámetros $\leq 100 \mu\text{m}$. Sin embargo, el número de vasos agrupados (VA) y la densidad vasos/ mm^2 pueden variar dependiendo de la especie. En *F. sylvatica* VA= ≥ 2 y 20-300 vasos/ mm^2 (Metcalfe y Chalk, 1950; García Esteban et al., 2003; Schweingruber y Börner, 2018; Ruffinatto y Crivellaro, 2019), *F. orientalis* VA=2-4 y 100-200 vasos/ mm^2 (Crivellaro y Schweingruber, 2013), *F. japonica* VA=2-4 y 150-180 vasos/ mm^2 (Shimaji, 1952) y *F. crenata* VA=2-4 y 100-170 vasos/ mm^2 (Shimaji, 1952). La densidad es mayor en *Fagus grandifolia* subsp. *grandifolia* VA=2-3 y 20-100 vasos/ mm^2 (Hoadley, 1990; Schweingruber, 1993; Wheeler, 2011; Bond y Rappold, 2013) y *F. longipetiolata* VA=sin registro y 20-100 vasos/ mm^2 (Wheeler, 2011), ambas con valores similares, mientras que *F. grandifolia* subsp. *mexicana* VA=2-3 y 63-71 vasos/ mm^2 tiene la densidad más baja.

La densidad de vasos está influenciada por la edad del árbol; conforme los individuos alcanzan su madurez la abundancia disminuye, ganando eficiencia conductiva del xilema (Medina et al., 2013). En respuesta a las condiciones climáticas locales, *F. orientalis* y *F. sylvatica* controlan su conductividad hidráulica cambiando el número de vasos/ mm^2 y el tamaño según lo reportado por Giagli et al. (2016). *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* no presenta variabilidad de vasos/ mm^2 entre albura y duramen.

Cuadro 4: Valores estadísticos del parénquima axial y radios de la madera de *F. grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E. Murray. D.E.: Desviación estándar, C.V.: Coeficiente de variación.

Variable	Media	D.E.	C.V. (%)	Mínimo	Máximo
Albura (A)					
Número parénquimas (mm^2)	727.7	451.40	62	153.3	1451.5
Número radios (mm^2)	19.65	4.76	24	8.00	26.00
Radios uniseriados (%)	7.82	8.35	1.07	0	36.72
Radios biseriados (%)	44.63	8.27	19	23.81	59.03
Radios multiseriados (%)	47.55	13.12	28	16.95	70.63
Altura de radio (μm)	254.9	45.12	18	178.3	335.3
Ancho de radio (μm)	50.48	9.38	19	29.27	67.34
Duramen (D)					
Número parénquimas (mm^2)	608.87	541.43	88	90.15	1848.12
Número radios (mm^2)	18.62	5.92	32	9.00	27.00
Radios uniseriados (%)	3.48	3.74	1.07	0.00	15.40
Radios biseriados (%)	42.86	7.90	18	34.71	64.17
Radios multiseriados (%)	53.68	9.24	17	29.17	63.40
Altura de radio (μm)	248.50	52.14	21	177.50	391.80
Ancho de radio (μm)	57.03	9.25	16	40.11	75.70

Los elementos de vaso en *F. grandifolia* subsp. *mexicana* presentan lígulas, al igual que *F. crenata* (Shimaji, 1952); en *F. grandifolia* subsp. *grandifolia*, *F. japonica*, *F. longipetiolata*, *F. orientalis* y *F. sylvatica* no se ha documentado esta característica. La longitud de los elementos de vaso (LEV) oscila de 350-800 μm (IAWA Committee, 1989) y es similar entre taxones; en *F. crenata* LEV=400-800 μm , *F. japonica* LEV=350-658 μm (Shimaji, 1952), *F. orientalis* LEV=200-500 μm (Crivellaro y Schweingruber, 2013) y *F. sylvatica* LEV=583 μm (Larsson, 1994) y en *F. grandifolia* subsp. *mexicana* LEV=300-1825 μm considerando las lígulas.

De acuerdo con Medina et al. (2013), la variabilidad de la longitud de elementos vasculares en las especies latifoliadas con madera de porosidad difusa es una evidencia de maduración del árbol. En *F. orientalis* la altitud del sitio influye en la longitud de los elementos de vaso, a medida que esta se incrementa, la longitud y el diámetro de los vasos disminuye (Topaloğlu et al., 2016); en *F. grandifolia* subsp. *mexicana* la variación de la longitud sucede dentro del mismo árbol; en el futuro será importante evaluar la influencia de factores ambientales en la madera de este taxón.

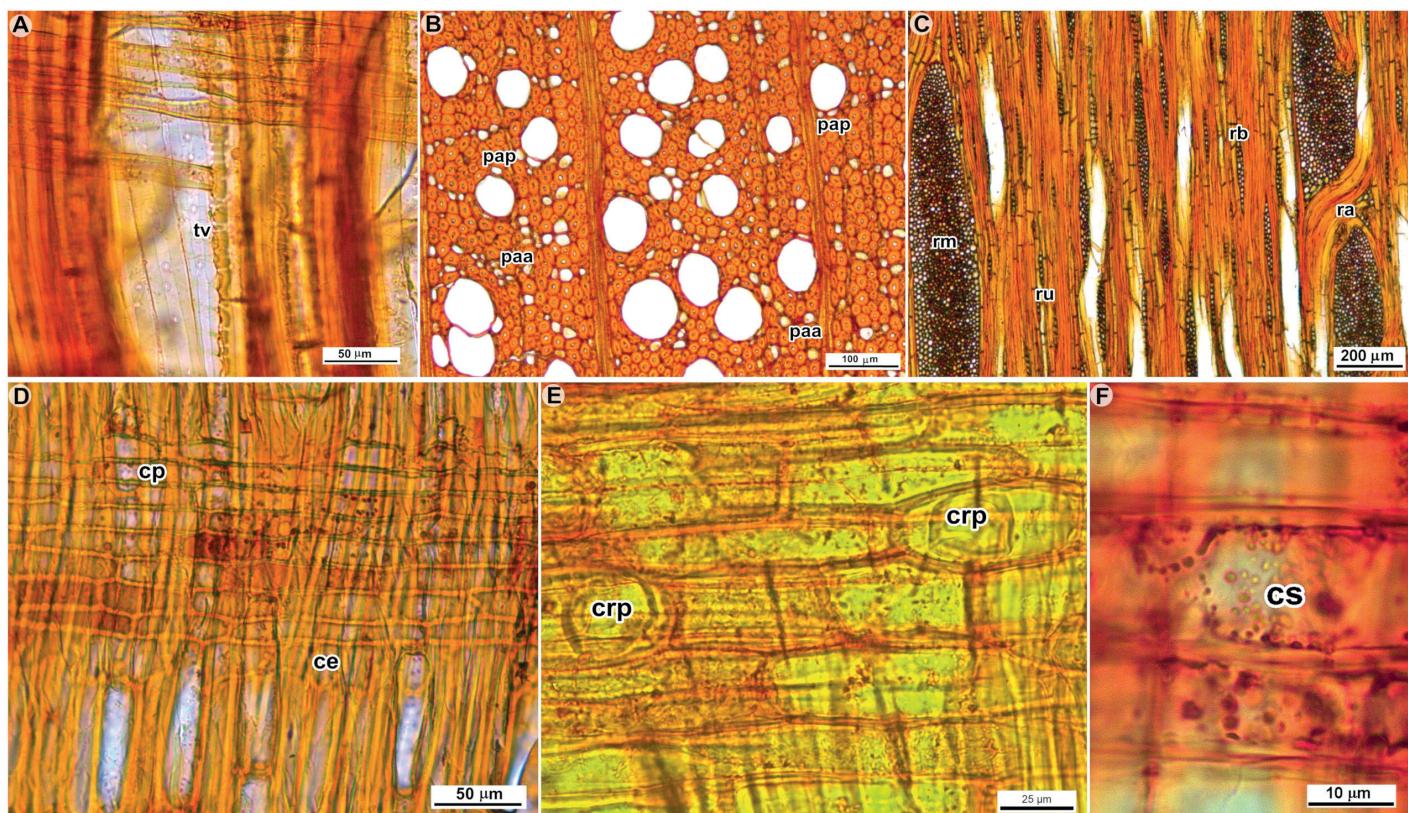


Figura 4: Madera de *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E Murray. A. traqueidas vasicéntricas (tv); B. parénquima axial paratraqueal (pap) y apotraqueal (paa); C. tipos de radios en la madera (ru = radios uniseriados, rb = radios biseriados, rm = multiseriados, ra = radios agregados); D. radio heterocelular con células procumbentes (cp) y erectas (ce); E. cristales prismáticos (crp); F. cuerpos de sílice (cs).

El parénquima axial en *F. crenata*, *F. grandifolia* subsp. *grandifolia*, *F. japonica*, *F. longipetiolata*, *F. orientalis* y *F. sylvatica* es difuso, incluso puede ser difuso agregado en líneas estrechas horizontales y tangenciales (Schweingruber, 1993; García Esteban et al., 2003; Wheeler, 2011; Crivellaro y Schweingruber, 2013; Ruffinatto y Crivellaro, 2019). *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* también presenta parénquima axial apotraqueal difuso y en líneas de 2-4 células, también paratraqueal escaso, lo cual es una característica particular de esta especie.

Los radios de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* tienen diferentes anchos (uniseriados, biseriados, multiseriados), agregados, altos (<1 mm) y heterocelulares. En *F. crenata* y *F. japonica* también se reportan radios agregados y densidad de ≤4 radios/mm lineales (Shimaji, 1952), el engrosamiento del radio en los límites de los anillos de crecimiento es una característica que comparten *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* (Schweingruber, 1993) y *F. grandifolia* subsp. *mexicana*. Mientras que en *F. sylvatica* son nudosos y con

densidad de 4-12 radios/mm lineales (García Esteban et al., 2003; Ruffinatto y Crivellaro, 2019).

Fagus grandifolia subsp. *mexicana*, al igual que *F. sylvatica* presenta traqueidas vasicéntricas (Ilvessalo-Pfäffli, 1995). Las fibras de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* son las de mayor variabilidad en longitud (LF), ya que el rango oscila entre 339-2164 µm y el promedio es ca. 1450 µm; las más largas corresponden a *F. sylvatica* LF=1375 µm (Larson, 1994) y de 0.05->1.0 mm (Schweingruber y Börner, 2018). En *Fagus grandifolia* subsp. *grandifolia* LF=1.2 mm (Bajpai, 2018); en *Fagus crenata* (LF=750-1800 µm) y *F. japonica* (LF=700-1800 µm) tienen valores similares (Wheeler, 2011).

Por otra parte, *F. grandifolia* subsp. *mexicana* posee fibras con paredes muy delgadas, mientras que en *F. orientalis* tienen paredes gruesas a muy gruesas (Crivellaro y Schweingruber, 2013); en *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* su pared es gruesa y en *F. longipetiolata* varía de delgada a gruesa (Wheeler, 2011). La variación morfológica en las fibras se debe a dos factores: edad del cambium y

Cuadro 5: Clasificación de los índices en *Fagus grandifolia* Ehrh. subsp. *mexicana* (Martínez) A.E. Murray.

Índices	Albura (A)	Duramen (D)
Índice de vulnerabilidad	1.08	1.18
Índice de mesomorfía (vasos con lígulas)	781.86	799.02
Índice de agrupamiento	13.29	13.21

tasa de crecimiento, que influyen en las dimensiones y densidad de las células (Topaloğlu y Erisir, 2018). En este sentido, la estabilidad de la longitud ocurre cuando se inicia la formación de madera madura (Medina et al., 2013; Cueva Gálvez et al., 2020), ya que el diámetro del lumen y grosor de la pared celular se asocian directamente con la edad del árbol (Cobas et al., 2014).

Fagus grandifolia subsp. *mexicana* presenta tílosis escasa, ya sea en la albura o en el duramen. Se ha documentado también en *F. sylvatica* comúnmente en el falso duramen (Schweingruber y Börner, 2018), mientras que en *Fagus grandifolia* subsp. *grandifolia* ocurre en la madera temprana (Schweingruber, 1993). La tílosis se desarrolla en los lúmenes de los vasos, ya que actúa como una membrana que obstruye el lumen y a su vez, restringe el movimiento de agua en ellos (Bond y Hamner, 2002); se clasifica en común y esclerótica (IAWA Committee, 1989; De Micco et al., 2016). La primera ocurre de forma natural en la transición de albura a duramen (envejecimiento del xilema); la segunda es la respuesta de la albura a tensiones bióticas y abióticas que causan la oclusión de los vasos; las cuales incluyen: congelación, sequía, heridas mecánicas (incluida la poda), inundaciones, ataques de insectos o infección por patógenos (De Micco et al., 2016).

En cuanto a las inclusiones minerales, *F. grandifolia* subsp. *mexicana* contiene cristales prismáticos en los radios, al igual que *Fagus grandifolia* subsp. *grandifolia*, *F. orientalis* y *F. sylvatica* (Hoadley, 1990; Crivellaro y Schweingruber, 2013; Schweingruber et al., 2019). Además, en *F. grandifolia* subsp. *mexicana* se observaron cuerpos de sílice, característica que no ha sido reportada en otras especies del género.

La eficiencia de *F. grandifolia* subsp. *mexicana* en la conducción del agua está asegurada por ser una especie mesomórfica. La variación del tamaño y densidad de los vasos pueden contribuir a ajustar el equilibrio entre el sistema de suministro de agua y la aclimatación a condiciones más

secas; ya que podría ser una estrategia para aclimatarse a las condiciones del sitio en el que habita. *Fagus sylvatica* controla su conductividad hidráulica incrementando el número y tamaño de los vasos, también reduciendo la tasa de crecimiento de los árboles (Giaglio et al., 2016). Por otra parte, la resistencia a la embolia de xilema apoya la alta plasticidad fenotípica en los vasos en *F. sylvatica* y *F. grandifolia* subsp. *mexicana* (Schuldt et al., 2016; Rodríguez-Ramírez et al., 2019).

Conclusiones

La descripción anatómica de la madera de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* es la primera que se realiza para este taxón; además, contribuye a interrelacionarlo con otros del mismo género. La información de sus características permite reafirmar que su estructura está determinada por predisposición genética más que por influencias ambientales del entorno en el que habita. Asimismo, ayuda a vislumbrar que su madera podría tener propiedades tecnológicas similares a *F. sylvatica* y *F. grandifolia* subsp. *grandifolia* que tienen importancia económica.

Contribución de autores

MABR, LCH y RMV diseñaron el estudio y realizaron colectas de muestras en campo. LCH realizó trabajo de laboratorio y redactó el manuscrito. AVM y ACA revisaron datos y contribuyeron al análisis estadístico. MABR y BRT dirigieron el desarrollo del estudio. Todos los autores contribuyeron con la revisión, discusión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) con la beca (No. 413129) otorgada a LCH.

Agradecimientos

A la Asamblea General de Ejidatarios del Ejido La Mojonera por las facilidades otorgadas para la colecta de muestras de madera.

Literatura citada

- Bajpai, P. 2018. Chapter 2 - Wood and Fiber Fundamentals. In: Bajpai, P. (ed.). Biermann's Handbook of Pulp and Paper, Vol.



1. Elsevier Inc. Massachusetts, USA. Pp. 19-74. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814240-0.00002-1>
- Berlanga-Silvente, V. y M. J. Rubio-Hurtado. 2012. Clasificación de pruebas no paramétricas. Cómo aplicarlas en SPSS. REIRE revista d'Innovació i Recerca en Educació 5(2): 101-113. DOI: <https://doi.org/10.1344/reire2012.5.2528>
- Bond, B. y P. Hamner. 2002. Wood identification for hardwood and softwood species native to Tennessee. The University of Tennessee Agricultural Extension Service. Tennessee, USA. 15 pp.
- Bond, B. y P. Rappold. 2013. Wood identification for species native to Virginia. Virginia Polytechnic Institute and State University. Virginia, USA. 14 pp.
- Bonifazi, G., L. Calienno, G. Capobianco, A. L. Monaco, C. Pelosi, R. Picchio y S. Serranti. 2015. Modeling color and chemical changes on normal and red heart beech wood by reflectance spectrophotometry, Fourier Transform Infrared spectroscopy and hyperspectral imaging. Polymer Degradation and Stability 113: 10-21. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.polymdegradstab.2015.01.001>
- Burns, R. M. y B. H. Honkala. 1990. Silvics of North America. Vol. 2. Hardwoods. Forest Service, Agricultural Handbook 654. Unites States Department of Agriculture. Washington D.C., USA. 877 pp.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. American Journal of Botany 64(7): 887-896. DOI: <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb11932.x>
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. 2a ed. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 449 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04578-7>
- Carpenter, R. D. 1974. American Beech. U.S. Department of Agriculture American Woods FS-220. Washington D.C., USA. 8 pp.
- Cobas, A. C., M. C. Area y S. Monteoliva. 2014. Patrones de variación de la densidad de la madera y morfometría celular de *Salix babylonica* para la determinación de la edad de transición entre madera juvenil y madura. Maderas: Ciencia y Tecnología 16(3): 343-354. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2014005000027>
- Crivellaro, A. y F. H. Schweingruber. 2013. Atlas of wood, bark and pith anatomy of Eastern Mediterranean trees and shrubs: with a special focus on Cyprus. Springer-Verlag. Berlin, Germany. 583 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-37235-3>
- Cueva Gálvez, G. I. E., M. Pereira da Rocha, R. J. Klitzke y H. E. González Mora. 2020. Caracterización anatómica y variabilidad de los componentes de la madera de *Calycophyllum spruceanum* (Benth). Hook. Ciência Da Madeira (Brazilian Journal of Wood Science) 11(2): 93-106. DOI: <https://doi.org/10.12953/2177-6830/rcm-v11n2p93-106>
- De La Paz Pérez-Olvera, C. y R. Dávalos-Sotelo. 2008. Algunas características anatómicas y tecnológicas de la madera de 24 especies de *Quercus* (encinos) de México. Madera y Bosques 14(3): 43-80. DOI: <https://doi.org/https://doi.org/10.21829/myb.2008.1431206>
- De Micco, V., A. Balzano, E. A. Wheeler y P. Baas. 2016. Tyloses and gums: A review of structure, function and occurrence of vessel occlusions. IAWA Journal 37(2): 186-205. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-20160130>
- Fang, J. y M. J. Lechowicz. 2006. Climatic limits for the present distribution of beech (*Fagus* L.) species in the world. Journal of Biogeography 33(10): 1804-1819. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01533.x>
- García Esteban, L., A. Guindeo Casasus, C. Peraza Oramas y P. de Palacios. 2003. La madera y su anatomía. Mundi-Prensa. Madrid, España. 328 pp.
- Gärtner, H. y F. H. Schweingruber. 2013. Microscopic preparation techniques for plant stem analysis. Verlag-Kessel. Remagen-Oberwinter, Germany. 78 pp.
- Godínez-Ibarra, O., G. Ángeles-Pérez, L. López-Mata, E. García-Moya, J. I. Valdez-Hernández, H. De los Santos-Posadas y A. Trinidad-Santos. 2007. Lluvia de semillas y emergencia de plántulas de *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana*. Revista Mexicana de Biodiversidad 78: 117-128. DOI: <http://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2007.001.394>
- Giagli, K., Gričar, J., H. Vavrčík, L. Menšík y V. Gryc. 2016. The effects of drought on wood formation in *Fagus sylvatica* during two contrasting years. IAWA Journal 37(2): 332-348. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-20160137>
- Guridi Gómez, L. I. 1977. Método de ablandamiento de madera dura y muy dura para la obtención de cortes en xilotomo. Ciencia Forestal (Méjico) 2(10): 59-64.



- Hansmann, C., R. Stingl y A. Teischinger. 2009. Inquiry in beech wood processing industry concerning red heartwood. *Wood Research* 54(3): 1-12.
- Hoadley, R. B. 1990. Identifying wood: accurate results with simple tools. The Taunton Press. Connecticut, USA. 233 pp.
- Hoagland, B. W. 2006. Woody plant species composition of a *Fagus grandifolia* Ehrh. (American beech) forest along beech creek, Leflore County, Oklahoma. *Publications of the Oklahoma Biological Survey* 7: 34-39.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s. 10(3): 219-332.
- Ilvessalo-Pläffli, M. S. 1995. Fiber atlas: identification of papermaking fibers. Springer. Berlin, Germany. 400 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-07212-7>
- Jansen, S., P. Kitin, H. de Pau, M. Idris, H. Beeckman y E. Smets. 1998. Preparation of wood specimens for transmitted light microscopy and scanning electron microscopy. *Belgian Journal of Botany* 131(1): 41-49.
- Larson, P. R. 1994. The vascular cambium: development and structure. Springer. Berlin, Germany. 725 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-642-78466-8>
- Leica Microsystems. 2011. Leica Application Suite version 8.3. Leica Microsystems. Heerbrugg, Switzerland.
- Machuca-Velasco, R., A. Borja de la Rosa, F. Zamudio-Sánchez y G. Barcenas-Pozos. 1999. Propiedades tecnológicas de la madera de *Quercus insignis* de Huatusco, Edo. de Veracruz, México. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 5(2): 125-131.
- Medina, A. A., N. M. Dionisio, L. N. Laffitte, I. R. Andía y S. M. Rivera. 2013. Variación radial y axial de longitud de fibras y elementos de vaso en *Nothofagus nervosa* (Nothofagaceae) de la Patagonia Argentina. *Madera y Bosques* 19(2): 7-19.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons, Vol. II. Oxford University Press. Oxford, UK. Pp. 725-1500.
- Microsoft Corporation. 2013. Microsoft Excel. Microsoft Corporation. Washington, USA. <https://www.microsoft.com>
- Moya, R. y J. Calvo-Alvarado. 2012. Variation of wood color parameters of *Tectona grandis* and its relationship with physical environmental factors. *Annals of Forest Science* 69: 947-959. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0217-0>
- Munsell Color Company. 1988. Munsell soil color charts. Munsell Color Company. Baltimore, Maryland, USA.
- Ortiz-Quijano, A. B., A. Sánchez-González, L. López-Mata y J. Villanueva-Díaz. 2016. Population structure of *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* in the cloud forest of Hidalgo State, Mexico. *Botanical Sciences* 94(3): 483-497. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.515>
- Richter, C. 2015. Wood characteristics. Description, causes, prevention, impact on use and technological adaption. Springer. Cham, Switzerland. 222 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-07422-1>
- Rodríguez-Ramírez, E. C., A. Sánchez-González y G. Ángeles-Pérez. 2013. Current distribution and coverage of Mexican beech forests *Fagus grandifolia* subsp. *mexicana* in Mexico. *Endangered Species Research* 20: 205-216. DOI: <https://doi.org/10.3354/esr00498>
- Rodríguez-Ramírez, E. C., A. Sánchez-González y G. Ángeles-Pérez. 2016. Relationship between vegetation structure and microenvironment in forest relicts in Mexico. *Journal of Plant Ecology* 11(2): 237-247. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw138>
- Rodríguez-Ramírez, E. C., T. Terrazas e I. Luna-Vega. 2019. The influence of climate on the masting behavior of Mexican beech: growth rings and xylem anatomy. *Trees* 33: 23-35. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-018-1755-3>
- RStudio Inc. 2012. RStudio: Integrated Development for R version 1.0.136. Boston, USA. <http://www.rstudio.com/> (consultado febrero de 2021).
- Ruffinatto, F. y A. Crivellaro. 2019. Atlas of macroscopic wood identification: with a special focus on timbers used in Europe and CITES-listed species. Springer. Cham, Switzerland. 439 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-23566-6>
- Sass, U. y D. Eckstein. 1995. The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees* 9: 247-252. DOI: <https://doi.org/10.1007/bf00202014>
- Sánchez-Rojas L. y M. Cedillo-Aguilar. 2000. Análisis comparativo del mercado de pisos de maderas nacionales e importadas en la Ciudad de México. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 6(2): 171-178.
- Schuldt, B., F. Knutzen, S. Delzon, S. Jansen, H. Müller-Haubold, R. Burlett, Y. Clough y C. Leuschner. 2016. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist* 210(2): 443-458. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13798>



- Schweingruber, F. H. 1993. Trees and wood in dendrochronology. Springer. Berlin, Germany. 402 pp.
- Schweingruber F. H. y A. Börner. 2018. The plant stem: a microscopic aspect. Springer. Cham, Switzerland. 207 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-73524-5>
- Schweingruber, F. H., P. Steiger y A. Börner. 2019. Bark anatomy of trees and shrubs in the temperate Northern Hemisphere. Springer. Cham, Switzerland. 394 pp. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-14056-4>
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. https://www.profepa.gob.mx/innovaportal/file/435/1/NOM_059_SEMARNAT_2010.pdf (consultado julio de 2020).
- Shimaji, K. 1952. Anatomical studies on the wood of some *Fagus* species, with Plates IV-V. Bulletin of The University of Tokyo Forests 42: 181-193.
- SLMA, I. 2018. The hardwood handbook: An illustrated guide to Appalachian and Southern Lumber. Southeastern Lumber Manufacturers Association, Inc. Tyrone, USA. 31 pp. <https://www.countryhouseessays.com/documents/2018/04/hardwood-handbook.pdf> (consultado julio de 2020).
- Tamarit-Urias, J. C. y M. Fuentes-Salinas. 2003. Parámetros de humedad de 63 maderas latifoliadas mexicanas en función de su densidad básica. Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 9(2): 155-164.
- Téllez-Valdés, O., P. Dávila-Aranda y R. Lira-Saade. 2006. The effects of climate change on the long-term conservation of *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, an important species of the cloud forest in eastern Mexico. Biodiversity and Conservation 15(4): 1095-1107. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-004-1868-4>
- Topaloğlu, E. y E. Erisir. 2018. Longitudinal variation in selected wood properties of oriental beech and caucasian fir. Maderas: Ciencia y Tecnología 20(3): 403-416. DOI: <https://doi.org/10.4067/s0718-221x2018005031101>
- Topaloğlu, E., N. Ay, L. Altun y B. Serdar. 2016. Effect of altitude and aspect on various wood properties of oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) wood. Turkish Journal of Agriculture and Forestry 40: 397-406.
- Tortorelli, L. A. 1956. Maderas y Bosques de Argentina. Editorial Acme. Buenos Aires, Argentina. 910 pp.
- Vignote P., S. 2014. Principales maderas de frondosas de España. Características, tecnología y aplicaciones. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, España. 201 pp.
- Wheeler, E. A. 2011. InsideWood - A Web resource for hardwood anatomy. IAWA Journal 32(2): 199-211. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-90000051>
- Wiemann, M. C. 2010. Chapter 2: Characteristics and availability of commercially important Woods. In: Forest Products Laboratory (eds.). Wood handbook: wood as an engineering material. General Technical Report FPL-GTR-190. USDA Forest Service, Forest Products Laboratory. Madison, USA. Pp. 2-45.
- Williams-Linera, G., A. Rowden y A. Newton. 2003. Distribution and stand characteristics of relict populations of Mexican beech (*Fagus grandifolia* var. *mexicana*). Biological Conservation 109(1): 27-36. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00129-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00129-5)

