



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
POSGRADO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**PATRONES Y CAUSAS DE LA VARIABILIDAD EN EL GROSOR DE  
LA CORTEZA DE 50 ESPECIES DE TIPOS DE VEGETACIÓN  
ECOLÓGICAMENTE CONTRASTANTES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

**ANA KAREN VÁZQUEZ SEGOVIA**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. HOMERO JULIO EUDES CAMPO ALVES  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, INECOL

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. ENERO, 2018



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.


Lic. Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día **06 de noviembre de 2017**, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, de la alumna **VÁZQUEZ SEGOVIA ANA KAREN** con número de cuenta **306328859** con la tesis titulada: "**PATRONES Y CAUSAS DE LA VARIABILIDAD EN EL GROSOR DE LA CORTEZA DE 50 ESPECIES DE TIPOS DE VEGETACIÓN ECOLÓGICAMENTE CONTRASTANTES**", bajo la dirección de la **DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA**:

Presidente: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET  
Vocal: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS  
Secretario: DR. PEDRO GUILLERMO ÁNGELES ÁLVAREZ  
Suplente: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ  
Suplente: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**A T E N T A M E N T E**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 15 de enero de 2018

  
DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA  
COORDINADOR DEL PROGRAMA

## **Agradecimientos institucionales**

Agradezco profundamente al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para mis estudios de maestría.

Esta investigación fue realizada gracias al proyecto de CONACYT 237061 “*Ecología y evolución de la corteza un enfoque comparativo para aportar a problemáticas ambientales*”, al Programa UNAM-DGAPA- PAPIIT IA201415 “*Ecología funcional de la corteza*”, y al Programa *Man and the Biosphere* de la UNESCO a través del premio *Young Scientist Award* a mi tutora.

Agradezco a mi tutora de tesis, la Dra. Julieta Alejandra Rosell García, y a mi comité tutor integrado por los doctores Homero Julio Eudes Campo Alves y Pedro Guillermo Ángeles Álvarez. Su acompañamiento durante este proceso significó mucho para mí en el ámbito académico y personal.

## **Agradecimientos a título personal**

Reitero mi más profundo agradecimiento a mi tutora la Dra. Julieta A. Rosell por aceptarme en su laboratorio y brindarme la oportunidad de trabajar en este proyecto, que personalmente me ha dejado muchas satisfacciones académicas y personales. Ha sido para mí un enorme placer ser tu alumna y aprender de ti, a través de nuestras numerosas charlas y de todos sus consejos. Agradezco mucho tu compromiso conmigo y con el desarrollo de este proyecto.

Agradezco personalmente a los miembros de mi comité tutorial el Dr. H. Julio Campos y el Dr. Guillermo Ángeles su compromiso y acompañamiento en mi formación académica y en el desarrollo de este proyecto. Les agradezco que estuvieron conmigo en todos los tutorales con la mejor actitud e intención de encaminar mi proyecto hacia la mejor dirección. También les agradezco abrirme las puertas de sus laboratorios y el trato que me brindaron.

Agradezco a los miembros del jurado integrado por el Dr. Alfonso Valiente-Banuet, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, el Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez, el Dr. Horacio Armando Paz Hernández y el Dr. Antonio González Rodríguez. Sus comentarios, sugerencias y correcciones fueron muy valiosos para ampliar mi pensamiento y mejorar significativamente mi escrito. Gracias por su disponibilidad y amabilidad.

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México, al Instituto de Ecología, al Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, al Instituto de Biología y al INECOL Instituto de Ecología, A.C., el abrirme las puertas al conocimiento. Les agradezco haberme cobijado y brindarme todos los privilegios de ser parte de tan grandes instituciones.

Agradezco a mis padres y hermano todo su apoyo incondicional, todos sus consejos y todo su amor. Me siento muy afortunada de ser parte de sus vidas y me siento muy orgullosa de ustedes. Los amo.

Agradezco al Dr. Mark Olson todo el apoyo logístico y técnico para poder realizar cortes anatómicos de buena calidad en su laboratorio. Gracias por todos esos tips que me salvaron en muchas ocasiones.

Agradezco todo el apoyo técnico y logístico que me brindaron el Dr. Calixto León y el Dr. Pedro Mercado, a la Biól. Susana Guzmán, encargada del laboratorio de microscopía del Instituto de Biología, al M. en I. Alejandro González-Ponce, encargado de la unidad de cómputo del Instituto de Ecología, y a la bibliotecaria Lupita por su amabilidad y atención.

Agradezco mucho a todos los doctores que me impartieron clases durante el posgrado, ya que fueron parte fundamental de mi formación académica. Les agradezco mucho haber compartido conmigo parte de sus conocimientos, experiencias, inquietudes, así como su pasión por la ciencia. En especial agradezco al Dr. Julio Campo, al Dr. Alfonso Valiente-Banuet, a la Dra. Luisa Falcón y a la Dra. Julieta Rosell.

Agradezco al Dr. Guillermo Ángeles su compromiso y hospitalidad durante mi estancia de investigación en el INECOL. De igual manera, agradezco profundamente a la Dra. Margarita Soto y a toda su familia el buen trato que me brindaron durante mi estancia en Xalapa.

Agradezco mucho a la Maestra Josefina Barajas la oportunidad de trabajar en su laboratorio y por compartir conmigo su entusiasmo e interés en la anatomía vegetal. Gracias por enseñarme a realizar cortes anatómicos de buena calidad y por todo el acompañamiento, antes y durante este proceso.

Agradezco mucho a la Dra. Carmen Marcati su disposición y entusiasmo en revisar conmigo los cortes anatómicos de las cortezas. Fue todo un placer trabajar con ella

Agradezco el apoyo y la compañía de mis compañeras de laboratorio Fabi, Lupita, Sandra, Cipa y Pau. Les agradezco mucho su disposición de escucharme en momentos de estrés, ya que fueron para mí un tipo de válvula de escape que evitó mi colapso. Muchas gracias chicas.

Agradezco a mis amigos Emmanuel, Naye, Abraham, Sandra, Claudia y Aline que en la distancia me apoyaron durante este proceso. También agradezco inmensamente la fortuna de hacer nuevos amigos, con los que espero seguir compartiendo parte de nuestras vidas. En especial agradezco a Vero, Mike y Jorge toda su buena vibra y todos los momentos que

compartimos. Vero te agradezco mucho todo tu apoyo y el enseñarme un nuevo camino para reencontrarme.

Agradezco a los habitantes del calabozo, a los que están y a los que ya no están, por compartir conmigo parte de sus historias, de sus conocimientos y su valioso tiempo; por hacer mi estancia en el calabozo menos trágica.

Finalmente, agradezco a todo el personal de la unidad de posgrado y del Instituto de Ecología que me apoyaron y facilitaron el trámite de titulación. A todas y cada una de las personas que me acompañaron y formaron parte de mi formación durante la maestría les expreso mi más profundo agradecimiento. ¡Gracias totales!

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
Ecología de rasgos funcionales en los tallos leñosos .....	3
La corteza en los tallos leñosos: estructura y funciones .....	7
El grosor de la corteza como rasgo funcional .....	14
Coordinación funcional en los tallos leñosos.....	17
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>18</b>
<b>HIPÓTESIS</b> .....	<b>19</b>
1. ¿Cuál es la región anatómica más variable de la corteza y que determina en mayor grado su grosor absoluto? .....	19
2. ¿Cómo varía el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas entre ambientes? .....	19
3. ¿A qué nivel de estudio se concentra la mayor variación en el grosor de la corteza? .....	20
4. ¿Cómo se relaciona la variación en el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas con rasgos funcionales de la madera, las hojas y la planta? .....	20
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>21</b>
Localidades y especies de estudio.....	21
Medición de rasgos estructurales .....	26
Medición de rasgos funcionales.....	29
Variables ambientales .....	31
Análisis estadísticos.....	31
<b>RESULTADOS</b> .....	<b>33</b>
1. ¿Cuál es la región anatómica más variable de la corteza que determina en mayor grado su grosor absoluto? .....	36
2. ¿Cómo varía el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas entre ambientes? .....	37
3. ¿A qué nivel de estudio se concentra la mayor variación en el grosor de la corteza? .....	44
4. ¿Cómo se relaciona la variación en el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas con rasgos funcionales de la madera, las hojas y la planta? .....	45
<b>DISCUSIÓN</b> .....	<b>52</b>
Todas las regiones anatómicas de la corteza contribuyen a la gran variación en el grosor absoluto .....	52
La frecuencia de incendios y la precipitación controlan el grosor de la corteza interna y externa.....	57
La variación del grosor de la corteza y sus regiones anatómicas se concentra a nivel interespecífico.....	61
La variación en el grosor de la corteza también esta influida por la coordinación y las disyuntivas funcionales en la corteza, la madera y las hojas .....	64
<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>68</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>70</b>
<b>ANEXO II</b> .....	<b>83</b>



## RESUMEN

Las causas ecológicas de la gran variación morfológica y funcional en la corteza de las angiospermas leñosas aún no son del todo claras. Este es el caso incluso del grosor de la corteza, el rasgo más estudiado de este tejido. En este estudio se documenta la variación en el grosor de las diferentes regiones anatómicas de la corteza en especies de cinco tipos de vegetación contrastantes en precipitación, temperatura y frecuencia de incendios; para relacionar la variación estructural de la corteza con aspectos funcionales y ambientales. Para ello, se realizaron cortes anatómicos de corteza de la base de tallos principales siguiendo metodologías estándar, se midieron y compilaron datos de rasgos funcionales como densidad, contenido de agua y carbohidratos de la corteza, altura de la planta, así como variables ambientales.

El grosor total absoluto de las cortezas estudiadas presentó un amplio intervalo de variación (0.32-31.05 mm), al igual que el grosor de la corteza interna (0.14-21.8 mm) y externa (0.02-21.64 mm). Un mismo grosor total absoluto puede ser el resultado de diferentes combinaciones de regiones anatómicas, lo que tiene implicaciones funcionales importantes, por ejemplo, el grosor absoluto de la corteza interna y del floema se correlacionaron positivamente con el diámetro basal y la altura. Además, el grosor de la corteza interna se asoció positivamente con el contenido de agua. En contraste, el grosor de la corteza externa se correlacionó con la densidad de la corteza. Estos resultados contrastan con la idea tradicional de la corteza como un tejido pasivo meramente de protección e ilustran la importancia de examinar sus rasgos estructurales y funcionales para entender las causas y los patrones de su gran diversidad.

## **ABSTRACT**

The ecological causes of the great morphological and functional variation in the bark of woody angiosperms are not yet clear. This is the case of bark thickness, the most widely studied trait of this stem region. This study documents variation in total bark thickness and in the thickness of the main anatomical regions of bark in five vegetation types with contrasting precipitation, temperature and fire regime. It examines the relationships between bark structural variation and functional and environmental variables. To this end, I carried out anatomical sections of bark from the main stem following standard methodologies; data of bark functional traits such as density, water content, carbohydrate content, and other plant traits such as height of the plant, were measured or compiled. I also extracted environmental variables from world databases.

Absolute bark thickness showed a wide range of variation (0.32-31.05 mm), as well as the thickness of inner (0.14-21.8 mm) and outer (0.02-21 mm) bark. A similar value of total bark thickness can be the result of strikingly different combinations of anatomical regions, which has important functional implications given that the amount of inner bark or phloem correlates positively with plant size. Also, inner bark amount was positively associated with bark water content. In contrast, outer bark thickness correlated positively with bark density. These patterns reflect the multifunctional nature of bark and the functional coordination between bark and other parts of the plant. These results are in contrast with the traditional idea of bark as a merely protective passive tissue and illustrate the importance of examining the structural and functional features of bark to understand the causes and patterns of its great diversity.

# INTRODUCCIÓN

En la naturaleza encontramos una gran cantidad de variación que constantemente estimula la la generación de nuevas investigaciones, debido a que caracterizar la variación natural, comprender sus causas y consecuencias es fundamental en el desarrollo conceptual de la ecología y la evolución (Messier et al. 2016). Actualmente se continúa desarrollando un marco conceptual de la ecología de rasgos funcionales en las plantas que ha permitido el estudio de la variación en los principales órganos de las plantas, de sus principales estrategias ecológicas y del ensamble de las comunidades (Dwyer & Laughlin 2017; Walker et al. 2017; Levine 2016; Visser et al. 2016; Cadotte et al. 2015). El tallo de las plantas leñosas forma parte de este marco, siendo la madera la región que ha recibido mayor atención. Por otra parte, aun desconocemos muchas de las causas ecológicas de la gran variación morfológica y funcional de la corteza (Romero 2014). Uno de los rasgos de la corteza con más relevancia ecológica y con altos niveles de variación es el grosor (Rosell 2016; Paine et al. 2010). Por ello, en esta investigación se abordan los patrones y las causas de la variación del grosor tomando en cuenta la naturaleza multifuncional de la corteza, la influencia del ambiente y las relaciones de esta región del tallo con otras partes de la planta, bajo el marco conceptual de la ecología de rasgos funcionales de las plantas.

## *Ecología de rasgos funcionales en los tallos leñosos*

La ecología funcional surge como una ciencia esencialmente comparativa, enfocada en la explicación del intervalo de variación de las propiedades funcionales y en la búsqueda de patrones y leyes funcionales que expliquen esta variación (Duarte et al. 1995). Este enfoque ha sido ampliamente utilizado para entender la diversidad de estrategias fisiológicas, funcionales y de historia de vida de las especies que coexisten en una comunidad (Ackerly 2004). En los últimos años, se ha realizado un enorme esfuerzo para estudiar los rasgos funcionales en numerosas comunidades a nivel global (McGill et al. 2006; Westoby & Wright 2006, Garnier et al. 2004). Estos estudios han mostrado que los atributos ecológicos son clave en la comprensión de la relación entre los cambios ambientales, la composición de las comunidades, las estrategias de la historia de vida de las especies y los procesos ecosistémicos (Song et al. 2014; de Bello et al. 2010; Díaz et al.

2007; McGill et al. 2006; Westoby & Wright 2006; Hooper et al. 2005; Díaz & Cabido 2001). Además, el estudio de los rasgos funcionales de las plantas se vincula con su fisiología, lo que permite el entendimiento del escalamiento de procesos que ocurren a nivel fisiológico y su impacto en los flujos de materia y energía de un ecosistema (Beyschlag & Ryel 2007).

Los rasgos funcionales tienen un papel muy importante en la ecología vegetal, ya que nos ofrecen pistas con respecto a cómo y por qué una planta puede comportarse como lo hace, dónde crece y dónde no lo hace, cómo interactúa con otras plantas y cómo influye en el medio ambiente biótico y abiótico a su alrededor (Reich 2014). Violle et al. (2007) definen los rasgos funcionales como *rasgos morfo-fisio-fenológicos que impactan indirectamente en la adecuación de las plantas, vía sus efectos en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia*. Estos rasgos son reconocidos por capturar la variación ecológica, y son ampliamente estudiados en las comunidades vegetales (Escudero & Valladares 2016; Violle et al. 2012).

El estudio de los rasgos funcionales en las plantas ha demostrado que existen patrones generales de variación y covariación aplicables en mayor o menor grado a todas las plantas. Esta generalidad deriva del hecho de que estos organismos utilizan los mismos recursos en su desarrollo y mantenimiento como la luz, el agua, el dióxido de carbono y los nutrientes (Cadotte et al. 2015; Reich 2014; Pigliucci 2003). Además, los recursos que necesitan las plantas son limitados, lo que genera disyuntivas (*trade-offs*) a nivel fisiológico; por ejemplo, individuos con bajo esfuerzo reproductivo podrían tener una mayor esperanza de vida o viceversa (Reich 2014). Cuando los rasgos funcionales se relacionan entre sí como resultado de disyuntivas de asignación de recursos, surge un patrón de covariación, conocido como espectro económico (Freschet et al. 2012; Westoby et al. 2002).

Los espectros económicos brindan un marco útil en el entendimiento de la diversidad observada en la estructura y la función de las especies y en examinar sus estrategias ecológicas (Reich 2014; Wright et al. 2004). Los espectros surgieron a partir del desarrollo de esquemas como el de Grime et al. (1997), en el que se concibe la diversidad

de plantas como un desplegado a lo largo de un eje de adquisición y utilización de recursos. En este eje algunas especies tienen tasas altas de adquisición de recursos y tejidos de vida corta, mientras que otros tienen tejidos de vida larga, pero con tasas de adquisición de recursos más lentas (Grime et al. 1997). Los espectros operan en gran medida independientemente de la forma de crecimiento, el tipo funcional al que pertenece una planta o el bioma que habita (Wright et al. 2004), por lo que son generalizables en mayor o menor grado a todas las plantas.

Se han desarrollado espectros económicos de las hojas (Osnas et al. 2013; Bakker et al. 2011; Donovan et al. 2011; Wright et al. 2004), la madera (Chave et al. 2009) y las raíces (Kramer-Walter et al. 2016; Roumet et al. 2016; Mommer & Weemstra 2012). Sin duda, el espectro económico de las hojas es el que ha recibido mayor atención dada su robustez y su alto grado de predictibilidad (Messier et al. 2016; Osnas et al. 2013; Donovan et al. 2011; Wright et al. 2004). El espectro económico de las hojas describe la dinámica de los recursos en ellas, mostrando que su diversidad puede alinearse a lo largo de un continuo. En un extremo de éste se encuentran las hojas de vida corta que presentan baja masa foliar por unidad de área, altos contenidos de nitrógeno y fósforo (características que corresponden a tejidos foliares de baja densidad), altas tasas fotosintéticas y de crecimiento en plantas que son dominantes en suelos ricos en nutrientes. En el extremo opuesto, encontramos a las hojas costosas en términos de construcción de biomasa (altos niveles de masa foliar por unidad de área), constituidas de tejidos densos, de larga vida y con retorno lento de las inversiones, por ejemplo las esclerófilas (Wright et al. 2004). En este espectro subyacen relaciones causales directas e indirectas entre rasgos y disyuntivas en la asignación de recursos (Messier et al. 2016; Tomlinson et al. 2013; Albert et al. 2010; Wright et al. 2004).

Más allá de las hojas, Chave et al. (2009) sugieren la existencia de un espectro económico en la madera. Según esta propuesta, las especies que presentan madera más densa están asociadas a tasas bajas de mortalidad, crecimiento lento y ramas más cortas. En contraparte, las especies con madera de densidad baja son más flexibles y eficientes desde el punto de vista hidráulico, pero vulnerables a la cavitación (Chave et al. 2009). Las características de la madera están estrechamente asociadas al desempeño funcional y a

aspectos de historia de vida, por ejemplo, la densidad de la madera y las propiedades mecánicas e hidráulicas (Chave et al. 2009). El espectro económico de la madera liga los patrones de covariación con aspectos de adquisición y utilización de recursos que son muy importantes de la ecología de las plantas (Díaz et al. 2016; Reich 2014). Aunque los espectros económicos no han sido tan claros en la madera como lo han mostrado ser en las hojas, los esfuerzos por documentarlos han permitido entender numerosas causas que subyacen a la diversidad funcional vegetal. Además, estas búsquedas han mostrado la relación de rasgos funcionales entre diferentes órganos sugiriendo una integración funcional en las plantas.

Una pregunta central en la ecología funcional de las plantas ha sido el grado en el que el rendimiento de la planta depende de la integración funcional de sus partes (Méndez-Alonzo et al. 2012; Beyschlag & Ryel 2007; Violle et al. 2007). Dicho de otro modo, es de gran interés determinar hasta qué grado las estrategias implicadas en la economía del carbono, la adquisición de nutrientes y de agua varían de manera coordinada dentro y entre las hojas, el tallo y las raíces. En las plantas terrestres, se han logrado grandes avances en la identificación de los ejes principales de la variación de las estrategias ecológicas, así como de las compensaciones adaptativas subyacentes entre los rasgos (Saldaña 2013; Freschet et al. 2012; Pérez-Ramos et al. 2012; Freschet et al. 2010). Algunos autores han llegado a proponer que tanto los tallos como las hojas y las raíces presentan estrategias paralelas de adquisición y procesamiento de recursos, describiendo un sólo eje de variación (Kramer-Walter et al. 2016; Reich 2014; G. T. Freschet et al. 2010). A este eje se le ha denominado el espectro *“rápido-lento”* (Reich 2014). Se podría predecir una fuerte integración de los rasgos si las estrategias productivas vs persistentes fueran ventajosas a escala de toda la planta. Si esto resulta aplicable, se reforzaría la existencia de un espectro económico de las plantas (Reich 2014; G. T. Freschet et al. 2010). Sin embargo, algunos investigadores destacan que los rasgos en los diferentes órganos de las plantas podrían variar de manera independiente, por lo que esta idea ha sido retada en numerosas ocasiones (Baraloto et al. 2010; Wright et al. 2007). De cualquier modo, la búsqueda de patrones amplios de variación y de covariación con un enfoque comparativo que incluya un gran número de especies en diversos ambientes ha mostrado ser sumamente fructífera. Este marco

conceptual y esta estrategia metodológica, que caracterizan el enfoque de estudio de la ecología de rasgos funcionales, se aplican en este trabajo enfocado al estudio de la corteza.

A pesar de que el desempeño multifuncional de la corteza impacta en la sobrevivencia y en el crecimiento de las plantas leñosas, se ha rezagado el estudio de sus estrategias ecológicas y su integración funcional con otras partes de la planta (Romero 2014). No obstante, recientemente se han realizado investigaciones para entender cómo se integran los rasgos de la corteza en las estrategias ecológicas de las plantas y se ha detectado que existe una fuerte covariación entre los rasgos de la corteza, la madera y las hojas (Richardson et al. 2015; Rosell et al. 2014; Méndez-Alonzo et al. 2012). Por ejemplo, el contenido de agua y la densidad covarian positivamente entre la madera y la corteza (Rosell et al. 2014), así como el contenido de almidón y azúcares (Jiménez-Vera 2017). Además, tallos con baja densidad eliminan rápidamente sus hojas en respuesta a la sequía y tienen una masa foliar baja (Méndez-Alonzo et al. 2012). No obstante, estos estudios se han enfocado en aspectos funcionales, dejando de lado la compleja estructura anatómica de la corteza que resulta esencial para lograr esclarecer las estrategias mecánicas y metabólicas, así como los patrones de variación y covariación de las funciones con las que las plantas hacen frente a los cambios en las condiciones ambientales (Quintanar et al. 2004). Por ello, en este trabajo se toma en cuenta la compleja estructura de la corteza como un reflejo de su multifuncionalidad para entender la gran variación en el grosor de la corteza.

### ***La corteza en los tallos leñosos: estructura y funciones***

La corteza es la región de los tallos que se extiende más allá de la capa superficial que podemos identificar a simple vista en los tallos. La corteza está compuesta por el conjunto de tejidos externos al cámbium vascular que incluye una gran diversidad de tejidos celulares (Evert & Eichhorn 2006). De adentro hacia fuera del tallo, encontramos los siguientes tejidos:

**Floema secundario.** El floema secundario está constituido por varios tipos celulares (Figura 1) y es la región de la corteza encargada del transporte de fotosintatos, agua, enzimas, aminoácidos y otras sustancias a través de toda la planta (Quintanar et al. 2004). Los tubos cribosos son las células especializadas en el transporte, a las que se asocian

células de parénquima especializadas que están relacionadas ontogénica y funcionalmente a los tubos cribosos, conocidas como células acompañantes (Van Bel 2003). Ambos tipos celulares se originan a partir de las células fusiformes iniciales del cámbium vascular (Lucas et al. 2013). Se reconoce que el mecanismo de transporte de fotosintatos en el floema es a través de un gradiente de concentración (Münch 1930). Según esta teoría, el flujo masivo en el floema es impulsado por un gradiente de presión generado osmóticamente, donde las fuentes principales son las hojas, ya que presentan altas concentraciones de azúcar. Los sumideros son todos los tejidos que presentan un alto consumo o almacenamiento de azúcar como los tejidos meristemáticos, las raíces y los frutos (Jensen et al. 2012). Además, el floema está involucrado en la señalización a larga distancia y en mecanismos de defensa mediante el transporte de hormonas, ARN y proteínas (De Schepper et al. 2013).

El floema secundario está organizado en dos sistemas, el axial (tejidos que se disponen en un sentido que va de la base al ápice de la planta) y el radial (tejidos que se disponen en un sentido que va del centro del tallo hacia la periferia). El sistema axial está constituido por floema secundario activo, floema secundario colapsado, parénquima, fibras, esclereidas, canales o células laticíferas, idioblastos y conductos de resina, que en las angiospermas muestran una gran diversidad de patrones de arreglo (Roth 1981). La región del floema activo constituye solamente una pequeña parte de la corteza, ya que tan pronto el turgor de las células de los elementos cribosos disminuye, éstos se comprimen dando como resultado el floema colapsado (Evert & Eichhorn 2006). Generalmente, el límite entre floema activo y colapsado es gradual, aunque algunas especies presentan una marcada delimitación (Costa et al. 1997). Por otra parte, el parénquima axial del floema cumple un papel muy importante en el almacenamiento de metabolitos primarios que se utilizan como fuente de carbono en su crecimiento o en la síntesis de metabolitos secundarios durante diversas épocas del año (Quintanar et al. 2004). Además, el arreglo de las fibras en el sistema axial provee a la corteza de un sistema de resistencia y rigidez (Furuno 1990). Mientras tanto, el sistema radial está constituido básicamente de radios, que son continuos con los radios del xilema, lo que permite el transporte de agua entre xilema y floema; éstos tienden a dilatarse en el floema conforme crece lateralmente el tallo (Carlquist 2001).



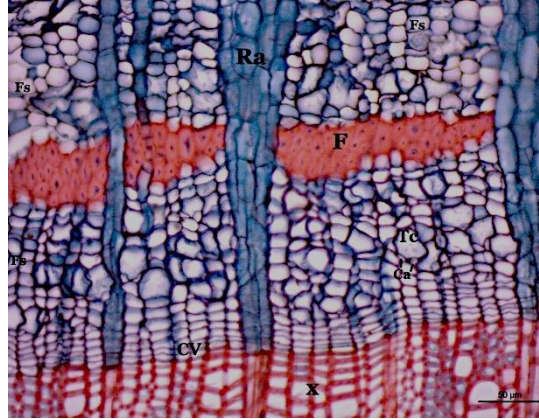


Figura 1. Sección transversal *Frangula californica*. Fs- floema secundario, Tc- tubo criboso, Ca- células acompañantes, F- fibra, Ra- radios, CV- cámbium vascular y X- xilema.

**Córtex.** El córtex es un tejido de origen primario que se mantiene en los tallos maduros de algunas especies leñosas, por ejemplo en los géneros *Fouquieria*, *Pachycereus*, *Sedum*, entre otras (Romero 2014). Está constituido principalmente de células de parénquima a las que se les atribuye la función de almacenamiento de agua, carbohidratos y otras sustancias (Srivastava 1964, Figura 2). En algunos casos, el córtex puede presentar células con paredes esclerificadas (Crivellaro & Schweingruber 2013) o presentar una gran cantidad de cloroplastos y realizar fotosíntesis, actividad que en los tallos de las plantas es muy importante en la refijación de dióxido de carbono liberado por respiración (Aschan & Pfanz 2003).

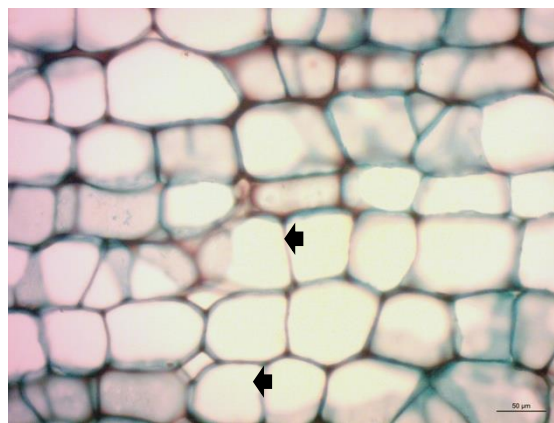


Figura 2. Células corticales en la corteza de *Senecio praecox*. Las flechas indican división anticlinal de las células corticales.

**Peridermis.** La peridermis es el tejido protector de origen secundario que reemplaza a la epidermis. Está constituido, de adentro hacia fuera del tallo, por tres regiones anatómicas:

**Felodermis.** La felodermis es generalmente una capa fina de células de parénquima que se distinguen principalmente por su disposición en la misma fila radial que las células de felema. Las células de la felodermis desempeñan la función de almacenamiento, principalmente de almidón, aunque también pueden almacenar taninos y otros compuestos (Evert & Eichhorn 2006). En algunos casos, la felodermis puede lignificarse y formar paquetes o bandas concéntricas de braquiesclereidas que refuerzan el soporte mecánico de la corteza (Quintanar et al. 2004). La felodermis también puede realizar fotosíntesis o dar origen a un nuevo felógeno (Romero 2014).

**Felógeno.** El felógeno, también conocido como cámbium del corcho, es la capa celular meristemática responsable del desarrollo de la peridermis (Trockenbrodt 1990). En la sección transversal luce como una capa continua tangencial de células rectangulares que resulta difícil de reconocer, ya que a veces se confunde con las células de la felodermis. La principal función del felógeno es dar origen a la felodermis produciendo células hacia el interior del tallo, y al felema, produciendo células hacia el exterior del tallo (Trockenbrodt 1990, Figura 3).

**Felema.** El felema está constituido por células muertas de forma prismática y con paredes celulares suberizadas, algunas con un engrosamiento particular en forma de U. Las paredes celulares pueden ser café, amarillas o permanecer incoloras, y en su arreglo carecen de espacios intercelulares (Evert & Eichhorn 2006). En algunas especies, el felema consiste de células no suberizadas conocidas como feloides y pueden tener paredes delgadas o gruesas que pueden diferenciarse como esclereidas (Roth 1981). Las células del felema son las más expuestas al ambiente, por lo tanto, desempeñan la función de protección contra la desecación, el fuego, la radiación, los patógenos y los herbívoros (Romero 2014, Figura 3).

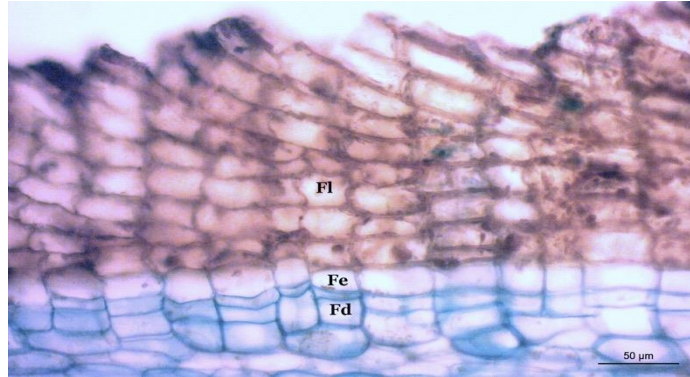


Figura 3. Sección transversal de la peridermis de *Cymbopetalum baillonii*. Fd- felodermis, Fe- felógeno y Fl-felema.

Es común que algunas especies desarrollen más de una peridermis. Al conjunto de peridermis sucesivas se le conoce como ritidoma (Junikka 1994). El ritidoma es una región altamente variable en su apariencia externa y está compuesta de tejido cortical o de floema secundario muerto (Figura 4). Las especies que presentan ritidoma desarrollan peridermis a mayores profundidades de la corteza. Es decir, un nuevo felógeno surge anualmente en el córtex o en el floema secundario de la corteza. El grosor del ritidoma está determinado por factores genéticos y puede ser afectado por la exposición al sol o incendios frecuentes (Evert & Eichhorn 2006). Además, su estructura y la proporción de tejidos pueden variar durante el crecimiento de la planta.

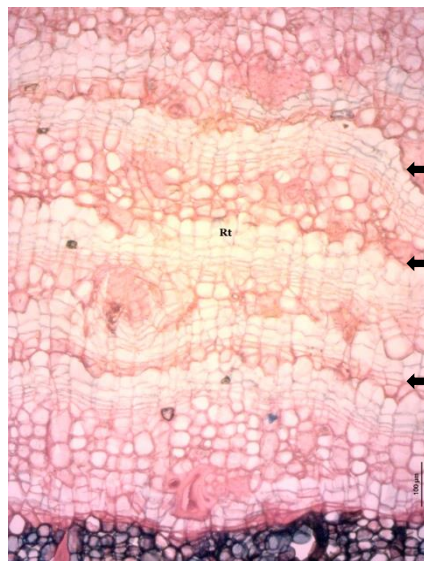


Figura 4. Sección transversal del ritidoma de *Salix lasiolepis*. Las flechas indican diferentes peridermis.

La corteza se origina a partir de dos meristemos laterales distintos, el cámbium vascular y el felógeno (Carlquist 2001). En el ámbito de su estudio funcional, la corteza suele dividirse en una porción interna y otra externa. La corteza interna es considerada una región principalmente viva y abarca desde el cámbium vascular hasta el felógeno más interno. Es decir, está constituida por el floema secundario, el córtex y la felodermis (Junikka 1994). La corteza externa, considerada la región muerta, comprende todo el tejido que se ubica hacia el exterior del último cámbium del corcho formado (Junikka 1994, Figura 5).

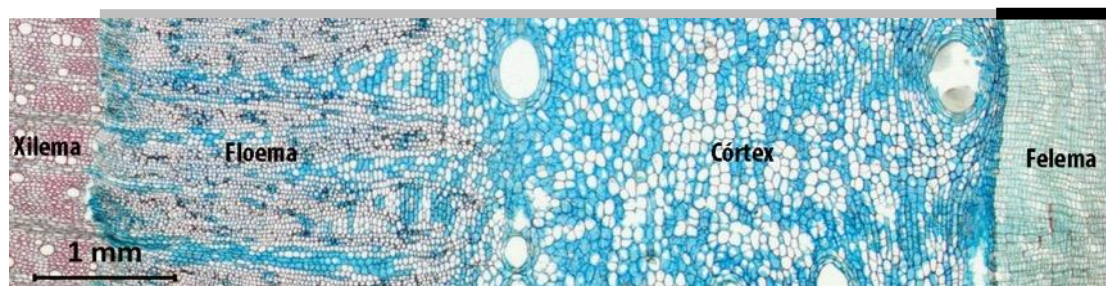


Figura 5. Corte transversal la corteza de *Senecio preacox*. La barra gris indica la región interna de la corteza; y la barra negra la región externa

Por su origen ontogenético, los tipos celulares que dan origen a las regiones interna y externa de la corteza presentan características anatómicas tan disímiles que se traducen en diferencias funcionales (Srivastava 1964). Estos meristemos laterales aparentemente han evolucionado de manera independiente (Romero 2014). Esta independencia evolutiva podría estar asociada con diferencias en aspectos fisiológicos de la actividad meristemática. Se sabe, por ejemplo, que la activación del cámbium vascular está regulada por las auxinas. En contraste, se desconoce si la actividad del felógeno está bajo el control de algún tipo de sustancia de crecimiento, auxinas o cinetinas, y si estas sustancias surgen localmente en las células del parénquima de la corteza o si son sintetizadas en otras partes de la planta (Bosio et al 2016; Srivastava 1964). Además, factores ambientales como el suministro de oxígeno, la temperatura, la humedad, la exposición a la luz, las enfermedades y otros agentes externos podrían repercutir o alterar el desarrollo de la corteza externa (Romero 2014; Romero & Bolker 2008; Srivastava 1964). El hecho de que estas regiones de la corteza sean producidas por meristemos diferentes, con características anatómicas y fisiológicas contrastantes, se refleja en la gran variación observada en la corteza interna y externa (Schweingruber et al. 2006).

Desde la perspectiva funcional, la corteza interna lleva a cabo el transporte y almacenamiento de fotosintatos y metabolitos secundarios (Rosell 2016; Roth 1981; Srivastava 1964). En muchos casos, la corteza interna también fotosintetiza, participando en el reciclaje de dióxido de carbono y la producción de carbono producido por respiración y la producción de carbono en forma de azúcares (Pfanzen et al. 2002). La función principal de la corteza externa es la protección contra la radiación solar, la desecación, el daño físico, los patógenos y los herbívoros (Lawes et al. 2014; Richards et al. 2011; Roth 1981; Srivastava 1964). Además, se reconoce que la corteza en su totalidad desempeña un papel muy importante en el soporte mecánico de las plantas (Niklas 1999).

La gran complejidad estructural de la corteza es muy evidente cuando se estudia desde una perspectiva ontogenética. Por ejemplo, las características estructurales de la corteza interna están determinadas por la distribución proporcional de células de parénquima, fibras y esclereidas. Estas características cambian a lo largo de la ontogenia de una planta, pues el parénquima es un tejido que puede lignificarse y cambiar a esclereidas (Trockenbrodt 1994, 1991). Por otra parte, la corteza externa se produce constantemente en la planta y puede desprenderse o retenerse conforme la planta crece (Romero 2014). Durante el desarrollo de la corteza ocurren cambios cuantitativos y cualitativos de ciertas características anatómicas (Trockenbrodt 1994, 1991). Por ejemplo, la dilatación de radios, la acumulación de floema colapsado, taninos y otras sustancias (Evert & Eichhorn 2006; Roth 1981). Los estudios comparativos microscópicos de la corteza son escasos, sobre todo en comparación con los estudios anatómicos de la madera. Para enfrentar la gran complejidad estructural de la corteza recientemente se ha publicado una lista de caracteres anatómicos que establece un nuevo estándar internacional en la definición y reconocimiento de las características anatómicas de la corteza (Angyalossy et al. 2016).

### ***El grosor de la corteza como rasgo funcional***

El rasgo más estudiado de la corteza ha sido el grosor absoluto, pues se trata de un rasgo fácil de medir y con gran importancia ecológica (Rosell 2016; Richardson et al. 2015; Poorter et al. 2014; Paine et al. 2010). El grosor absoluto de la corteza presenta un extraordinario intervalo de variación, desde menos de un milímetro en arbustos pequeños hasta varios centímetros en especies como *Quercus suber*. El fuego ha sido el factor usualmente más citado para explicar la variación en el grosor absoluto de la corteza (Pausas 2015; Graves et al. 2014; Schwilk et al. 2013; Lawes et al. 2011). Este rasgo ha sido señalado como el principal predictor de resistencia a daños en el cámbium por incendios en tipos de vegetación donde la frecuencia de fuego es alta (Pausas 2017, 2015; Lawes et al. 2011). En algunos estudios, incluso se han registrado umbrales de resistencia al fuego (por ejemplo 5 mm de grosor absoluto) que se alcanzan cuando los árboles han acumulado suficiente corteza para evitar la muerte del tallo (Hoffmann et al. 2012).

Indudablemente el fuego es un factor presente en la dinámica de algunos ecosistemas terrestre, como las sabanas, los bosques templados o los matorrales; e influye en su composición, estructura y funcionamiento (Pyne et al. 1996), ejerciendo una presión de selección natural en la evolución de la biota (Bond & Keeley, 2005). No obstante, la mayoría de los trabajos que abordan el fuego para explicar la variación en la corteza han considerado solamente la frecuencia de incendios (números de incendios registrados por unidad de tiempo en un área determinada) (Pausas 2017). Sin embargo, el régimen de fuego es una compleja combinación de características que incluye la frecuencia, la intensidad, la estacionalidad, el tipo de combustibles consumidos, el clima y el estado del tiempo, la estructura y composición de la vegetación, la topografía y las fuentes de ignición (Keeley et al. 2012; Falk et al. 2007; Moritz et al. 2005).

Además del fuego, se ha reportado que otros factores ambientales influyen en el grosor y en los cambios anatómicos de la corteza, como la temperatura (Roth 1981), la frecuencia de inundación (Yáñez-Espinosa et al. 2008; Yáñez-Espinosa et al. 2001; Kozlowski 1997) y la estacionalidad de la precipitación (Rosell & Olson 2014). Este último factor, resulta sumamente relevante e informativo respecto a las estrategias que desarrollan

las plantas para hacer frente a esta condición que domina en gran parte de los ecosistemas terrestres (Ávila-Lovera et al. 2017; Gillison 2013).

Se ha demostrado en estudios previos que diferenciar entre la corteza interna y externa es esencial para entender los aspectos funcionales de la corteza que se asocian con el ambiente, señalando que considerar únicamente el grosor absoluto de la corteza para entender estrategias ecológicas bajo diferentes condiciones ambientales, resulta deficiente debido a su compleja estructura (Rosell 2016; Graves et al. 2014; Rosell et al. 2014; Rosell & Olson 2014). En estos estudios se ha evaluado la variación en el grosor de la corteza externa e interna dando como resultado un mejor entendimiento de la variación de estas dos regiones. Por ejemplo, parece muy claro que las especies que crecen en localidades libres de fuego natural como los bosques tropicales caducifolios, los bosques tropicales perennes, los desiertos y los ambientes alpinos, entre otros, tienden a presentar una corteza externa delgada (Rosell 2016). Como resultado, en estas especies se ha registrado que una mayor proporción de corteza interna, con respecto al grosor absoluto (Rosell & Olson 2014). Además, presentar corteza externa delgada favorece el desempeño de otras funciones como la fotosíntesis (Rosell et al. 2017, 2015). En contraparte, es muy reconocido que una corteza externa gruesa proporciona protección contra el fuego y otros factores ambientales (Pausas 2017; Lawes et al. 2013; Brando et al. 2012)

Es importante señalar que el grosor de la corteza aumenta continuamente con la edad de la planta (Schwilk et al. 2013; Williams, Witkowski et al. 2007; Hedge et al. 1998). Hasta hace poco se reportó que el principal factor de la variación en el grosor de la corteza es el diámetro del tallo (Rosell 2016). La relación entre el grosor de la corteza y el diámetro del tallo se denomina grosor relativo de la corteza y actualmente forma parte de las comparaciones de la mayoría de los estudios ecológicos (Hempson et al. 2014). Esto lleva a sugerir que existen diferentes estrategias de asignación de recursos en la corteza bajo diferentes presiones ambientales o incluso en una misma comunidad. Además, el grosor relativo de la corteza refleja los cambios en el grosor relativo de la corteza interna y externa, lo que permite entender los patrones de asignación de recursos en las diferentes regiones que desempeñan múltiples funciones (Graves et al. 2014).

Además de la variación en el grosor absoluto de la corteza y de sus regiones anatómicas entre las especies, es de gran interés analizar cómo están estructuradas las comunidades vegetales, es decir cómo varían los rasgos estructurales en las especies (intraespecífica), entre las especies (interespecífica) y entre las localidades (interlocalidad). Actualmente, se reconoce que se presenta variación en rasgos funcionales en todas las escalas espacio-temporales y organizativas de las plantas (Messier et al. 2010). No obstante, se ha reportado que la mayor concentración en la variación de los rasgos es a nivel interespecífico, es decir, que hay una gran variación de rasgos funcionales entre las especies de una misma comunidad (Rosell et al. 2014; Messier et al. 2010). Esta variabilidad, junto con la intraespecífica, pueden tener efectos significativos sobre la dinámica de la comunidad y en el funcionamiento de los ecosistemas (Albert et al. 2010).

En resumen, resulta imposible entender la ecología funcional de una estructura multifuncional a partir de una sola función, dejando sin examinar cómo diferentes funciones de la corteza y condiciones ambientales pueden modelar el grosor. Existen cortezas con un mismo grosor absoluto que pueden presentar grosores de sus regiones anatómicas y proporciones de tejido vivo y/o muerto muy contrastantes (Figura 6). Por lo tanto, resulta imposible explicar esta variación tan grande a partir del estudio aislado de rasgos o funciones. Para entender la variación en la corteza, es necesario examinar las disyuntivas y la coordinación de los rasgos estructurales y funcionales en la misma (Rosell et al. 2014; Westoby & Wright 2006)

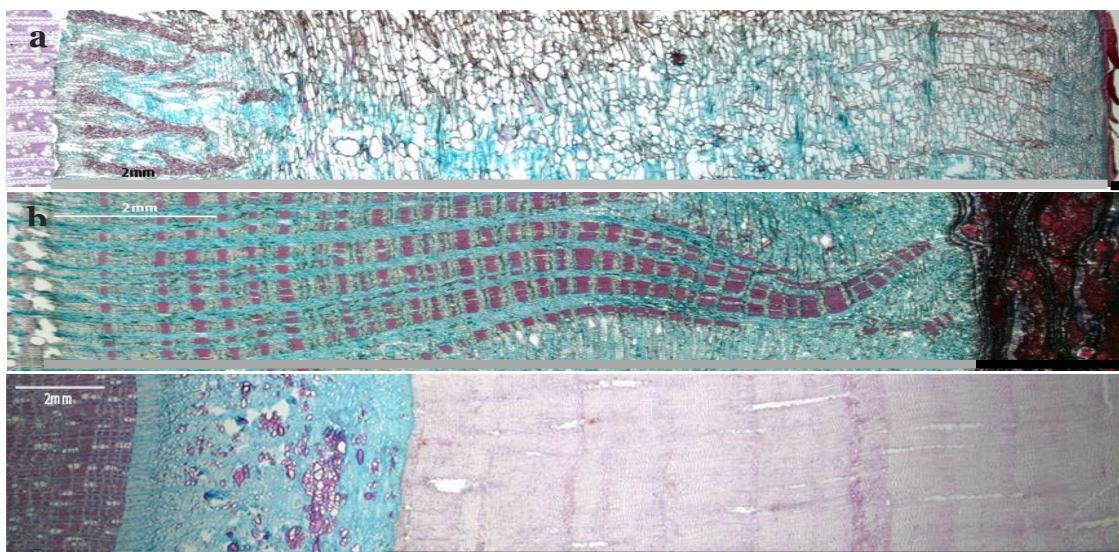




Figura 6. Sección transversal de a) *Pachycereus pecten-aboriginum*, b) *Cochlospermum vitifolium* y c) *Alstonia actinophylla*, mostrando cómo cortezas con un grosor absoluto similar pueden presentar proporciones muy diferentes de sus tejidos y regiones. Las barras grises indica la región interna de la corteza; y las barras negras la región externa.

### ***Coordinación funcional en los tallos leñosos***

En los últimos años se ha reconocido que la variación del grosor de la corteza podría estar influenciada por sus asociaciones funcionales internas, además de la coordinación con rasgos de la madera y las hojas (Poorter et al. 2014; Romero 2014; Rosell et al. 2014; Méndez-Alonzo et al. 2012). Por ejemplo, se ha demostrado que el grosor absoluto de la corteza covaría negativamente con su densidad (Rosell et al. 2015). Además, la corteza y la madera covarían fuertemente en la densidad y el contenido de agua (Poorter et al. 2014; Rosell et al. 2014). También se ha reportado que la covariación de rasgos de la corteza va más allá del tallo; por ejemplo, se ha observado que el área foliar presenta una relación directa con el área de corteza interna, ya que el área de la corteza viva está constituida principalmente de células metabólicamente activas, cuyas demandas de transporte están relacionadas con el área foliar (Gartner 2002). Por otra parte, las reglas de Corner (1949) describen la asociación entre el tamaño de la hoja y el tamaño del tallo; en este sentido, se ha reportado que especies con hojas más grandes presentan cortezas más gruesas, mayor contenido de agua y menor densidad (Rosell et al. 2014; Méndez-Alonzo et al. 2012). En este proyecto se busca continuar examinando la covariación entre los rasgos de la corteza y algunos rasgos funcionales en la madera y las hojas, ya que estos patrones de covariación permitirán entender mejor el papel de la corteza en la diversidad de estrategias ecológicas de las plantas.

Este proyecto es pionero en abordar los patrones y las causas de la variación del grosor de la corteza tomando en cuenta su variación estructural en el contexto de su multifuncionalidad. Para abordar esta variación, se enfoca en el grosor de la corteza y en la contribución de sus diferentes regiones anatómicas a dicha variación. Además, explora su relación con condiciones ambientales sumamente contrastantes en cuanto a condiciones climáticas (frecuencia de incendios, régimen de precipitación y temperatura media anual) presentes en un bosque templado, un matorral xerófilo, un bosque tropical caducifolio, una sabana y un bosque tropical perenne. También se exploran relaciones con diferentes rasgos

funcionales en la corteza y con otras partes de la planta para explicar la sorprendente variación que observamos en el grosor de la corteza de las angiospermas. Para ello, abordamos las siguientes preguntas: 1. ¿cuál es la región anatómica más variable de la corteza y que determina en mayor grado su grosor absoluto?; 2. ¿cómo varía el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas entre ambientes?; 3. ¿a qué nivel de estudio se concentra la mayor variación en el grosor de la corteza?; y 4. ¿cómo se relaciona la variación en el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas con rasgos funcionales de la madera, la corteza, las hojas y la planta?. Para contestar estas preguntas, se recolectó información de 10 especies dominantes en cada uno de los cinco tipos de vegetación considerando abarcar una amplia diversidad filogenética y morfológica. Este enfoque multifactorial y este muestreo tan amplio han permitido avanzar en nuestro entendimiento de las bases estructurales de la variación en el grosor de la corteza y su posible papel en la definición de las estrategias ecológicas en las plantas leñosas.

## **OBJETIVOS**

- Documentar la variación en el grosor absoluto y relativo de las principales regiones anatómicas de la corteza de 50 especies en cinco tipos de vegetación ecológicamente contrastantes
- Relacionar el grosor absoluto y el grosor relativo de las principales regiones anatómicas de la corteza y la abundancia relativa de sus principales tipos celulares con aspectos funcionales como el almacenamiento de agua y carbohidratos, el soporte mecánico y el transporte de fotosintatos
- Relacionar el grosor absoluto y la abundancia relativa de las principales regiones anatómicas de la corteza con aspectos ambientales como la precipitación, la temperatura y la frecuencia de incendios
- Relacionar la variación del grosor absoluto y relativo de las principales regiones anatómicas de la corteza y la abundancia relativa de sus tipos celulares con rasgos funcionales de la madera y las hojas

## HIPÓTESIS

Se sometió a prueba la hipótesis general de que la variación en el grosor relativo de las principales regiones anatómicas de la corteza y sus principales tejidos está asociada a diferencias en su perfil funcional, así como a las diferencias ambientales en cada localidad. Con base en las preguntas de investigación se plantean las siguientes hipótesis:

**1. *¿Cuál es la región anatómica más variable de la corteza y que determina en mayor grado su grosor absoluto?***

Se ha reportado que existe una gran complejidad en los patrones y en el desarrollo de las estructuras anatómicas de la corteza (Angyalossy et al. 2016). Además, las diferentes regiones de la corteza están involucradas en diversas funciones de la planta como el transporte de fotosintatos, el almacenamiento de agua y almidón, el soporte mecánico y la protección contra condiciones ambientales (Romero 2014), por lo tanto, se espera una gran variación en el grosor absoluto y de las regiones de la corteza.

**2. *¿Cómo varía el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas entre ambientes?***

Debido a que el grosor de la corteza está asociado con el tamaño de las plantas (Rosell 2016; Williams et al. 2007), se espera que las especies del bosque perenne presenten cortezas más gruesas en términos absolutos, sobre todo en su región interna, debido a que en este ecosistema las especies presentan un crecimiento más vigoroso. Por otra parte, en el grosor de corteza externa, que cumple la función de protección contra el fuego (Graves et al. 2014; Brando et al. 2012; Lawes et al. 2011), se espera que especies expuestas a esta condición presenten una corteza externa más desarrollada (en términos absolutos). Por el contrario, se espera que especies que se encuentran en condiciones libres de fuego natural, como es el caso del bioma bosque tropical (i.e., bosques perennes y caducifolios), presenten corteza externa más delgada (en términos absolutos).

El almacenamiento de agua en especies expuestas a una marcada estacionalidad de la precipitación parece crucial en amortiguar los cambios en la disponibilidad de agua (Rosell & Olson 2014; Scholz et al. 2007). Por ello, se espera que las especies del bosque tropical caducifolio presenten un mayor grosor relativo de la corteza interna (en términos

relativos, pues suelen ser plantas de menor tamaño). También se espera en estas plantas una mayor proporción de tejido vivo, debido a que la corteza interna está constituida principalmente de tejido vivo al que se le atribuye la capacidad de almacenamiento de agua y carbohidratos (Romero 2014).

Debido a que el floema es la región encargada del transporte de fotosintatos (Ryan & Asao 2014), se espera que las especies del bosque tropical perenne presenten mayor grosor de floema, debido a que las condiciones climáticas de este tipo de vegetación permiten un crecimiento más vigoroso de los árboles y una mayor área foliar. Así, esta región reflejará las necesidades metabólicas de plantas más grandes y con mayor demanda de fotosintatos (Savage et al. 2016).

### ***3. ¿A qué nivel de estudio se concentra la mayor variación en el grosor de la corteza?***

A pesar de que la variación del grosor de la corteza ha sido frecuentemente atribuida a diferencias ambientales entre localidades (Richardson et al. 2015; Lawes et al. 2013; Roth 1981), y a pesar de las características ambientales sumamente contrastantes de las localidades de estudio, se espera que la mayor variación de los rasgos se concentre a nivel interespecífico. Esta predicción se basa en que, en general, la variación de los rasgos de las plantas es mayor en las comunidades que entre comunidades (Auger & Shipley 2013; Messier et al. 2010).

### ***4. ¿Cómo se relaciona la variación en el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas con rasgos funcionales de la madera, las hojas y la planta?***

Se reconoce que el grosor de la corteza se incrementa conforme aumenta el diámetro del tallo (Rosell 2016; Williams et al. 2007), por lo tanto, se espera encontrar esta relación en este trabajo. Además, se espera que el grosor de la región viva de la corteza se relacione de manera positiva con el diámetro, a causa de las relaciones metabólicas de la planta (Ryan & Asao 2014) y también en la parte muerta de la corteza, como resultado de la acumulación de tejidos. De igual manera, se espera una correlación positiva entre el grosor de la corteza y de sus regiones con la altura, que a su vez está fuertemente relacionada con el diámetro (Moles et al. 2009). En contraparte, se espera que el grosor de la corteza se

relacione de manera negativa con la densidad, debido a que ya se ha reportado esta disyuntiva funcional (Rosell et al. 2014).

Debido a que el parénquima axial del floema secundario y del parénquima cortical presentan células con paredes delgadas y se asocian con el almacenamiento de agua y carbohidratos (Romero 2014), se espera una mayor proporción de estos tejidos en especies con alto contenido de agua y de carbohidratos. Debido a que la madera y la corteza derivan del mismo meristemo (Schweingruber et al. 2006), se espera encontrar coordinación funcional entre los rasgos de la madera y la corteza, como en la densidad y rigidez de sus tejidos, y su contenido de agua. De acuerdo con las reglas de Corner (1949), se espera encontrar una asociación entre la longitud y el área de las hojas con el grosor de la corteza interna, en particular con el grosor del floema, región encargada del transporte de los fotosintatos producidos en las hojas (Evert & Eichhorn 2006). Debido a que existe una coordinación funcional entre la madera y la corteza, y que se ha reportado que el tamaño de las hojas disminuye con el incremento de la densidad de la madera (Wright et al 2007), esperamos que especies con mayor densidad presenten hojas más pequeñas.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### *Localidades y especies de estudio*

Se seleccionaron cinco tipos de vegetación con características ambientales muy contrastantes, que cubren un amplio intervalo de variación en precipitación, temperatura y frecuencia de incendios. Estos tipos de vegetación incluyeron un bosque templado, un bosque tropical caducifolio, un matorral xerófilo, una sabana y un bosque tropical perenne (Cuadro 1, Figura 7 y 8, Anexo I).

Cuadro 1. Tipos de vegetación, coordenadas geográficas, PMA- precipitación media anual, TMA- temperatura media anual, altitud y frecuencia de incendios en las localidades de estudio

Localidad	Tipo de vegetación	Coordenadas geográficas	PMA (mm)	TMA (°C)	Altitud (msnm)	Frecuencia de incendios (años)
San Pedro Mártir, Baja California	Bosque templado	30.54°N-115.3°O	763	18.5	1040	Frecuente 5-7
Chamela, Jalisco	Bosque tropical caducifolio	19.4°N-105.03°O	794	24.9	60	Ausente >100
Pedregal de San Ángel, CDMX	Matorral xerófilo	19.3°N-99.2°O	839	15.5	2380	Medianamente frecuente 20-100
Darwin, Australia	Sabana	12.5°S-131.1°E	1570	27.8	20	Muy frecuente 2-5
Los Tuxtlas, Veracruz	Bosque tropical perenne	18.6°N-95.1°O	3404	27.3	200	Ausente >100

**Bosque templado.** Ubicado en el estado de Baja California, México (Figura 7), este bosque comprende parte de la Sierra de San Pedro Mártir, a cuya altimetr.a corresponde la presencia de bosque de pino por arriba de la cota, mientras que en la parte baja se presenta chaparral como el tipo de vegetación dominante. Presenta clima de tipo templado con una temperatura media anual de 18.5°C. La precipitación resulta de los flujos de aire durante los ciclones de invierno, generando sequías durante el verano (Thorne et al. 2010). Esta localidad presenta un intervalo de incendios de entre 5.7 y 7.4 años (Stephens et al. 2003). Destaca esta región por su importancia biogeográfica, al contener comunidades de chaparral, encino, coníferas y otras comunidades templadas con su área de distribución más meridional. **Especies seleccionadas:** *Astragalus circumdatus*, *Frangula californica*, *Holodiscus dumosus*, *Penstemon centranthifolius*, *Populus tremuloides*, *Quercus chrysolepis*, *Rhus ovata*, *Salix lasiolepis*, *Salvia pachyphylla* y *Symphoricarpos rotundifolius* (Anexo II).

**Bosque tropical caducifolio.** Ubicado cerca de la costa del estado de Jalisco, México (Figura 7), forma parte de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala. El clima es tropical, cálido subhúmedo con una marcada estacionalidad de la precipitación con una corta temporada de lluvias (junio-octubre). La sequía se presenta de noviembre a junio, algunas veces interrumpida por lluvias ligeras o fuertes en diciembre o enero. La temperatura máxima promedio es de 30°C. En este tipo de vegetación no se tiene registro de fuego natural, pero la propensión de quemarse está asociada al efecto sinérgico de otras

perturbaciones (Jardel et al. 2009). La vegetación de este bosque se caracteriza por no presentar árboles pequeños y por la pérdida sus hojas durante la temporada de sequía. Tienen una diversidad única con un alto número de especies endémicas. **Especies seleccionadas:** *Agonandra racemosa*, *Amphipterygium adstringens*, *Bursera heteresthes*, *Caesalpinia eriostachys*, *Cochlospermum vitifolium*, *Helliocarpus pallidus*, *Jacaratia mexicana*, *Jatropha standleyi* *Pachycereus pecten-aborigium* y *Plumeria rubra* (Anexo II).

**Matorral xerófilo.** Ubicado al sur de la Ciudad de México, México (Figura 7), forma parte de la Reserva del Pedregal de San Ángel y representa el último relicto del ecosistema del pedregal de la cuenca de México, presente sobre una isla de lava formada a partir de un derrame volcánico. Se caracteriza por su poca capacidad de retención de agua, así como una alta exposición al sol y a vientos (Lot & Cervantes 2008). No se tiene un registro exacto de la frecuencia de incendios naturales en esta localidad, pero si se tiene conocimiento de s. La vegetación esta dominada por arbustos de altura inferior a 4 m y plantas suculentas. La especie dominante es *Senecio praecox*, pero también es considerada la región de mayor riqueza florística en la cuenca de México (Lot & Cervantes 2008). **Especies seleccionadas:** *Bouvardia ternifolia*, *Buddleja cordata*, *Bursera cuneata*, *Erythrina americana*, *Eysenhardtia polystachya*, *Quercus rugosa*, *Sedum oxypetalum*, *Senecio praecox*, *Tecoma stans* y *Wigandia urens* (Anexo II).

**Sabana.** Ubicada al norte de Australia forma parte del Parque Natural, *Howard Springs* (Figura 7). El clima de esta región es tropical húmedo-seco, con lluvias en los meses de noviembre a abril, con una precipitación anual de alrededor de 1700 mm. El contenido de agua en el suelo está cerca del punto de saturación durante este período, mientras que en el período seco presenta rápidos descensos de humedad (Hutley et al. 2000). La temperatura y la radiación solar son muy elevadas durante todo el año. La temperatura media anual es de 27.8°C. La vegetación de esta sabanna está dominada por dos especies arboleas perennes muy altas *Eucalyptus miniata* y *E. tetradonta*, y por una gran cantidad de pastos que son el combustible de los incendios (Chen et al. 2002). Se tiene registro que esta región presenta un intervalo de incendios de 2-5 años. **Especies seleccionadas:** *Acacia latescens*, *Alstonia actinophylla*, *Brachychiton paradoxus*,

*Buchanania obovata*, *Eucalyptus tetrodonta*, *Grevillea pteridifolia*, *Lophostemon lactifluus*, *Persoonia falcata*, *Petalostigma pubescens* y *Planchonia careya* (Anexo II).

**Bosque tropical perenne.** Ubicado al sur del estado de Veracruz, México (Figura 7), forma parte de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. En la zona predomina un clima tropical húmedo, con precipitaciones promedio anuales de más de 4500mm. El comportamiento del sistema de vientos y la presencia de perturbaciones atmosféricas, como los ciclones tropicales de la zona favorecen el aumento de la precipitación en verano y los nortes en el invierno provocan un resultado similar, aunque la precipitación es menor (González-Soriano et al. 1997). Los suelos de esta región tienen en general buen drenaje, aunque algunos pueden inundarse durante poco tiempo después de lluvias muy intensas. La vegetación es exuberante y presenta una gran riqueza florística. Los árboles del estrato superior miden más de 30 m, generalmente, con fustes muy largos con las ramas situadas en el extremo superior del tronco. Aunque también incluye una amplia gama de formas vegetativas (Pennington & Sarukhán 2005). Esta región no tiene registros de incendios naturales, no obstante, en los últimos años (González-Soriano et al. 1997). **Especies seleccionadas:** *Bursera simaruba*, *Cymbopetalum baillonii*, *Dendropanax arboreus*, *Dussia mexicana*, *Ficus yoponensis*, *Myriocarpa longipes*, *Omphalea oleifera*, *Piper amalago* *Saurauia yasicae* y *Siparuna thecaphora* (Anexo II).



Figura 7. Localización geográfica de las localidades de estudio en México y Australia.



En estas localidades, se seleccionaron 50 especies pertenecientes a 34 familias y 22 órdenes de angiospermas leñosas de diversos tamaños. El muestreo incluyó especies de árboles y arbustos de 10 de las especies dominantes tratando de abarcar una gran diversidad filogenética y morfológica de la corteza en cada tipo de vegetación. Se tomaron muestras de la corteza y la madera de la base del tallo principal, por encima de ensanchamientos basales o contrafuertes, de tres ejemplares de cada especie. Los individuos seleccionados por especie tuvieron dimensiones parecidas de diámetro, debido a que es importante contar con cortezas de grosor parecido y con estadios de desarrollo similares. Las muestras se fijaron en una solución acuosa de alcohol al 70% para su posterior estudio.

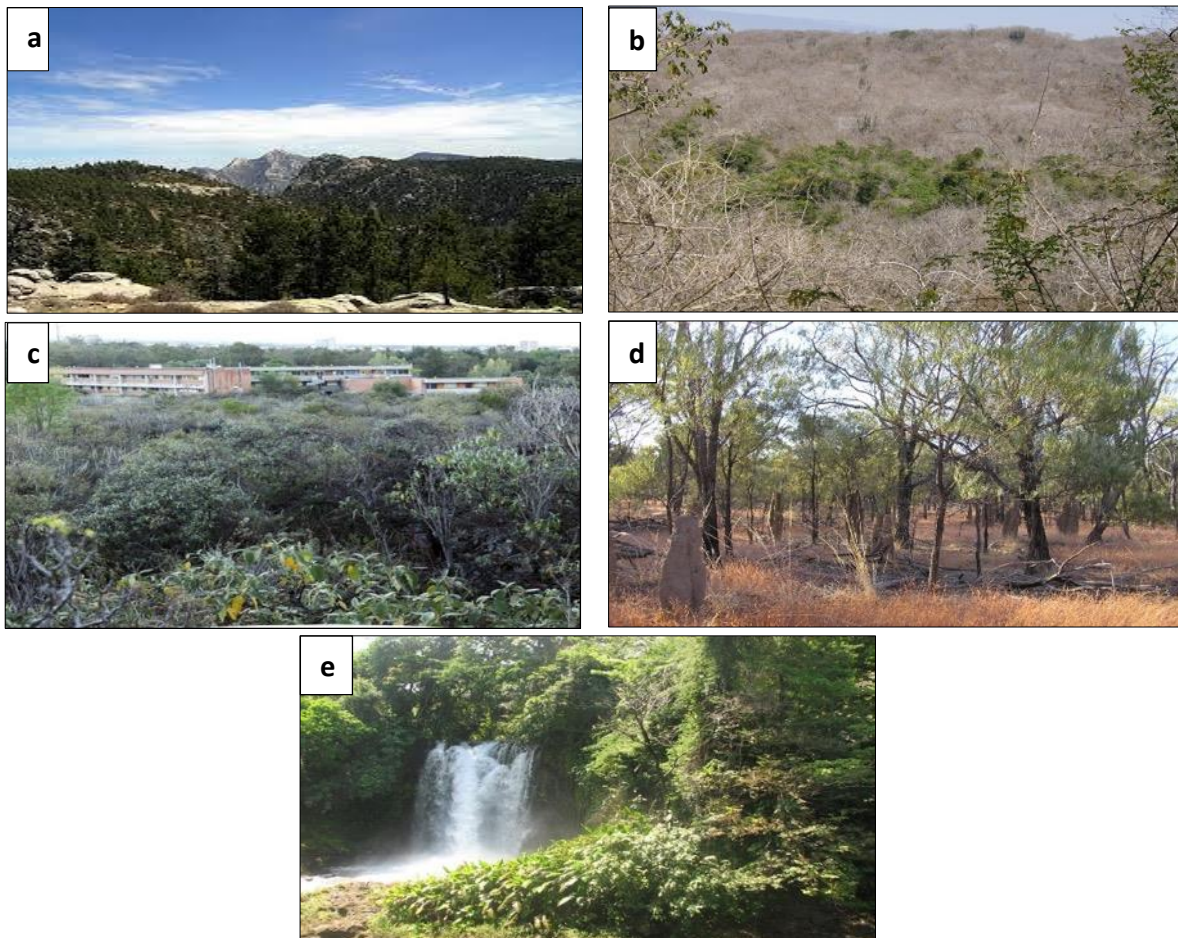


Figura 8. Imágenes de los tipos de vegetación considerados en este estudio: a) bosque templado, b) bosque tropical caducifolio, c) matorral xerófilo, d) sabana y e) bosque tropical perenne.

### ***Medición de rasgos estructurales***

En las 50 especies se midieron los rasgos estructurales listados en el Cuadro 2. Con este fin se realizaron cortes transversales de 10-40  $\mu\text{m}$ , siguiendo el protocolo de Crivellaro y Schweingruber (2013), por ser un método que reduce en gran medida el tiempo de procesamiento. En este protocolo, los cortes se realizan utilizando una solución saturada de almidón (Crivellaro & Schweingruber 2013) y un micrótopo de deslizamiento portátil GSL1 (Gärtner et al. 2014). Sin embargo, algunas muestras requirieron un procesamiento más elaborado y se incluyeron en polietilenglicol 1500 (*Agonandra racemosa*, *Dussia mexicana*, *Alstonia actinophylla*) o en parafina (*Quercus rugosa*, *Grevillea pteridifolia*, *Lophostemon lactifluus*), siguiendo los protocolos de Ruzin (1999) y Carlquist (1982), respectivamente. Asimismo, algunas muestras tuvieron que ablandarse en etilendiamina por algunas horas o días dependiendo de la dureza de sus tejidos. Los cortes se tiñeron con safranina y azul alcian, se deshidrataron en alcoholes graduales, y posteriormente se fijaron con CitriSolv (Fisherbrand, Estados Unidos) y se montaron utilizando como medio Entellan (Merck, Alemania). Se realizaron, aproximadamente, nueve cortes transversales de cada uno de los tres individuos colectados por especie, teniendo en total alrededor de 1350 cortes que se integraron a la colección de maderas y cortezas de la Dra. Julieta Rosell.

Una vez obtenidas las laminillas, se seleccionó el mejor corte transversal de cada individuo y con una cámara Axio Cam MRc5 de 5 megapíxeles montada a un microscopio estereoscópico Axio Zoom V16 Zeiss se tomaron fotografías. Con el programa ImageJ 1.x (Schneider et al. 2012). En las fotografías se midieron el grosor absoluto de la corteza, de la corteza interna y de la corteza externa, así como el grosor absoluto de las principales regiones anatómicas de la corteza interna (Cuadro 2). El grosor absoluto de la corteza se midió como la distancia máxima entre el cámbium vascular y la superficie del tallo. El grosor absoluto de la corteza interna se calculó como la diferencia entre el grosor absoluto de la corteza y el grosor absoluto de la corteza externa. Para definir el límite de las regiones anatómicas de la corteza interna y asegurar una identificación correcta de las regiones se consultaron referencias bibliográficas. Además, se utilizaron algunos criterios para reconocer los límites de las diferentes regiones. El floema secundario se reconoció por la presencia de células de paredes delgadas, y en algunos casos por la presencia de conjuntos

de fibras, con patrones de arreglo muy definidos. La región del córtex se reconoció, principalmente, por el arreglo horizontal de sus células parenquimáticas, que en algunos casos presentaban indicios de división celular anticlinal. La felodermis se distinguió por la posición de las células del parénquima en la misma fila radial que las células de felema. El felema fue reconocido por el arreglo de sus células, usualmente compacto, que carecen de espacios intercelulares y células con paredes suberizadas. Por su parte, el ritidoma presentó una apariencia sumamente variable y se reconoció principalmente por la formación de peridermis sucesivas. Una vez obtenidos los grosores absolutos de las diferentes regiones de la corteza, se calcularon las proporciones de dichas regiones en relación con el grosor absoluto de la corteza y al grosor absoluto de la corteza interna (Cuadro 2).

Aunado a la medición de los grosores, se cuantificaron las áreas porcentuales de los principales tejidos en la corteza interna. Para ello, se definió un transecto en el corte transversal de cada individuo y se diferenciaron los tejidos de pared celular gruesa y delgada en la corteza interna, ya que los tejidos de paredes gruesas están más asociados a la densidad y rigidez, mientras que los tejidos de paredes delgadas se asocian al almacenamiento de agua y carbohidratos (Rosell & Olson 2014; Rosell et al. 2014; Ziemińska et al. 2013; Niklas 1999).

En cada transecto se tomaron microfotografías desde el cámbium vascular hasta el felema usando una cámara Canon réflex EOS Rebel T3i, unida a un microscopio de luz Nikon Eclipse E600. Estas fotografías se unieron en Photoshop CS6, dando lugar a imágenes con aumento de 4x, 10x o 40x, dependiendo del grosor de la corteza. En estos transectos se distinguieron principalmente tres tejidos: el parénquima radial, el esclerénquima y el tejido constituido de células axiales de paredes delgadas en la corteza interna. Este tejido de células axiales de paredes delgadas incluyó a las células de floema secundario activo y colapsado, las células acompañantes y el parénquima axial y cortical, debido a que es sumamente complicado diferenciar de manera precisa cada uno de estos tejidos. Dichos tejidos fueron coloreados manualmente en Photoshop CS6 utilizando una tableta gráfica Cintiq 22HDT (Wacom Co., Ltd, Japón). Una vez editadas, las imágenes codificadas con colores (Figura 9) se analizaron con el programa Fiji (Schindelin et al. 2012) para obtener los valores de las áreas de los diferentes tejidos. En los cálculos de las

proporciones, primero se cuantificó el área de parénquima radial y esclerénquima. Posteriormente, se restó el área de parénquima radial y de esclerénquima del área total de corteza interna. La diferencia se consideró como el área de células axiales de paredes delgadas. Además, cabe aclarar que es común encontrar laticíferos, idioblastos y conductos de resina en la corteza interna. Estas células se excluyeron de la cuantificación debido a que morfológica y funcionalmente se especializan en la producción y almacenamiento de metabolitos secundarios.

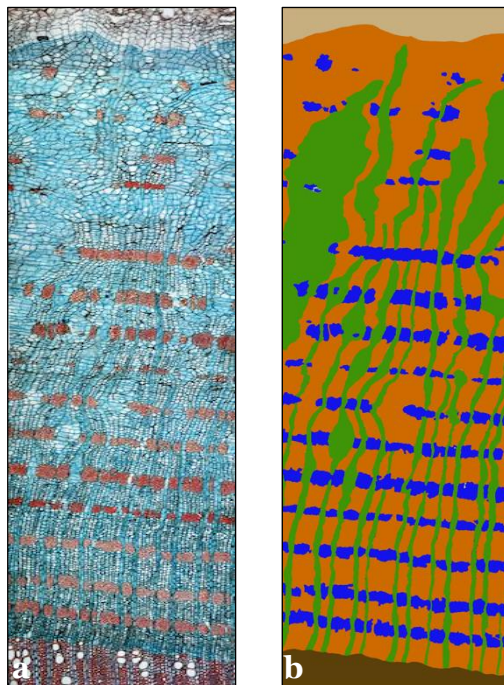


Figura 9. Transectos de la corteza interna de *Tecoma stans*, Bignoniaceae. a) Imagen original y b) imagen procesada. Los colores denotan diferentes tipos de tejidos: café oscuro xilema, azul esclerenquima, verde radios, naranja células axiales de paredes delgadas y café claro corteza externa.

### ***Medición de rasgos funcionales***

Los rasgos funcionales que se consideraron en la corteza y la madera fueron la densidad, el contenido de agua, el contenido de carbohidratos y el soporte mecánico. Estos rasgos se midieron en otros proyectos del mismo grupo de investigación, que se enfocaron en la cuantificación del almacenamiento en la corteza de las especies del bosque tropical caducifolio y bosque tropical perenne (Jiménez-Vera, 2017), así como en la ecología funcional de la corteza de un amplio grupo de angiospermas (Rosell et al. 2015, 2014). En estos estudios, la densidad y el contenido de agua se calcularon en la corteza total, la corteza interna y la madera. Para ello, se cortaron dos bloques de aproximadamente 1 cm de alto y ancho, con profundidad variable dependiendo del grosor de la corteza. En las mediciones de la corteza interna se retiró cuidadosamente la corteza externa de uno de los bloques. La densidad ( $\text{g cm}^{-3}$ ), que refleja el carbón almacenado por unidad de volumen, se calculó como peso seco/volumen fresco, utilizando el método de desplazamiento de agua (Williamson & Wiemann 2010). El contenido de agua porcentual (%), que refleja la capacidad de almacenamiento de agua por unidad de masa seca, se calculó como (peso fresco-peso seco) / peso seco x 100 (Rosell et al. 2014). El contenido de carbohidratos considerados azúcares solubles y almidón (mg/g de tejido seco), se calculó colorimétricamente utilizando el método de reacción de antrona, modificado del protocolo de Chapotin (2004) (ver Jiménez-Vera 2017).

Cuadro 2. Rasgos estructurales y funcionales evaluados en este trabajo.

<b>Rasgos estructurales</b>	<b>Rasgos funcionales</b>
Grosor absoluto y relativo de la corteza	Densidad de madera ( $\text{g cm}^{-3}$ )
Grosor absoluto y relativo de corteza interna	Densidad de corteza ( $\text{g cm}^{-3}$ )
Grosor absoluto y relativo de corteza externa	Densidad de corteza interna ( $\text{g cm}^{-3}$ )
Grosor absoluto y relativo de floema secundario	Contenido de agua en madera (%)
Grosor absoluto y relativo de córtex	Contenido de agua en corteza (%)
Grosor absoluto y relativo de felodermis	Contenido de agua en corteza interna (%)
Proporción de corteza interna	Contenido de azúcares solubles (mg/g de tejido seco)
Proporción de corteza externa	Contenido de almidón (mg/g de tejido seco)

<b>Rasgos estructurales</b>	<b>Rasgos funcionales</b>
Proporción de floema secundario	Módulo de Young de la rama ( $\text{N m}^{-2}$ )
Proporción de córtex	Módulo de Young de la madera ( $\text{N m}^{-2}$ )
Proporción de felodermis	Módulo de Young de la corteza ( $\text{N m}^{-2}$ )
Proporción de floema secundario en corteza interna	Longitud foliar (mm)
Proporción de córtex en corteza interna	Área foliar ( $\text{mm}^2$ )
Proporción de felodermis en corteza interna	Área foliar específica ( $\text{g cm}^{-2}$ )
Área de células axiales de pared delgada	Diámetro (cm)
Área de parénquima radial	Altura (cm)
Área de esclerénquima	

Por otra parte, los datos de la contribución de la corteza al soporte mecánico se calcularon siguiendo el protocolo de Niklas (1999). Para ello, se recolectaron segmentos de ramas rectos, relativamente no ramificados, en ellos se realizaron pruebas de flexión de tres puntos en segmentos con una relación de tramo: longitud de 1: 20 usando una máquina de prueba universal (Instron 5542, Instron, Canton, MA, EE. UU.). Se midió la rigidez a la flexión de toda la rama y de la madera, probando segmentos enteros y descortezados. La diferencia entre estas dos cantidades se usó como la rigidez a la flexión de la corteza (Niklas, 1999). A pesar de que las mediciones se realizaron en ramas se espera que las diferencias interespecíficas se mantengan en los troncos (Rosell et al. 2015).

También se consideraron rasgos funcionales de las hojas y de los tallos. Los rasgos de las hojas incluyeron: longitud foliar; área foliar, que representa la lámina foliar proyectada; y área foliar específica, que indica el costo en carbono para construir un  $\text{mm}^2$  de área foliar (Salgado-Negret 2015). Los datos de estos rasgos funcionales se compilaron de diversas fuentes (Cuadro 3), excepto en las especies del matorral xerófilo y la sabana, cuyos datos fueron medidos en este trabajo siguiendo el protocolo de Cornelissen et al. (2003). La longitud y el área foliar se midieron con un escáner EPSON Perfection V800 y el programa WinFolia. Para obtener el peso seco y calcular el área foliar específica, las muestras se secaron en un horno a  $60^\circ \text{C}$  por 72 horas y posteriormente se pesaron en una balanza analítica. Los rasgos relacionados con el tamaño de las plantas considerados fueron el diámetro basal, que se midió a la altura donde se obtuvieron las muestras, y la altura, uno

de los rasgos más importantes que define las estrategias de historia de vida de las plantas (Poorter et al. 2006; Turner 2001), se obtuvieron de Jiménez-Vera (2017) y Rosell et al. (2014).

Cuadro 3. Rasgos funcionales extraídos de la literatura.

<b>Rasgo funcional</b>	<b>Referencias</b>
Densidad de madera, corteza total e interna	Jiménez-Vera 2017; Rosell et al. 2015
Contenido de agua en madera, corteza total e interna	Jiménez-Vera 2017; Rosell et al. 2015
Contenido de carbohidratos solubles y almidón	Jiménez-Vera 2017
Módulo de Young de la corteza	Rosell et al. 2014
Longitud y área foliar	Rosell et al. 2014; Méndez-Alonso et al. 2014
Área foliar específica	Rosell et al. 2014; Méndez-Alonso et al. 2014
Diámetro	Jiménez-Vera 2017; Rosell et al. 2015
Altura	Jiménez-Vera 2017 Rosell et al. 2015

### ***Variables ambientales***

Se usaron las coordenadas geográficas de las localidades de estudio para extraer los valores de precipitación media anual y temperatura media anual a partir de WorldClim v.1.4 (Hijmans et al. 2005) usando ArcGis 9.2 (ESRI, 2006). Los datos de frecuencia de fuego, expresados en años (Cuadro 1) se obtuvieron de la literatura. Para la sabana australiana se consultó Murphy et al. (2013), y para el resto de las localidades de Miller (1999) y Jardel et al. (2009). Estos datos de frecuencia de incendios se transformaron a una escala categórica de la siguiente manera 1= frecuencia >100 años, 2= frecuencia <100 años, 3= frecuencia <10 años y 4= frecuencia <5 años.

### ***Análisis estadísticos***

Una de las principales preguntas de este trabajo fue determinar qué región o regiones de la corteza son claves en determinar su grosor absoluto. Para ello, se calcularon los coeficientes de variación en cada región anatómica (floema secundario, córtex, felodermis y felema/ritidoma) con base en sus grosores absolutos y relativos. Esta misma pregunta se aplicó solamente a la corteza interna por lo que se calculó la proporción del floema secundario, el córtex y la felodermis con respecto al grosor de la corteza interna, y

posteriormente se calcularon los coeficientes de variación. De igual forma, se calcularon coeficientes de variación en las áreas porcentuales de parénquima radial, esclerénquima y células axiales de paredes delgadas.

Para detectar diferencias en los grosores de las regiones anatómicas de la corteza y en las áreas porcentuales de los tejidos entre los cinco tipos de vegetación estudiados, se aplicaron análisis de varianza usando tanto los datos de grosor absoluto como relativo. Estos datos se transformaron logarítmicamente (base 10) para cumplir con los supuestos de normalidad y homocedasticidad, y se utilizó un nivel alfa de 5%. Sin embargo, cuando no se cumplieron los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis (Quinn & Keough 2002). Los datos de proporciones de las principales regiones de la corteza y las áreas porcentuales de los tejidos vivos y muertos se transformaron con arco seno (Quinn & Keough 2002). Posteriormente, se realizaron pruebas post hoc con el mismo nivel de confianza para identificar en qué tipos de vegetación radican las diferencias. Asimismo, se realizó un análisis de componentes principales para examinar la covariación entre las variables de grosor y áreas porcentuales de tejido y la distribución de las especies en el espacio definido por la correlación de estas variables. Este análisis permitió detectar si existe agrupación de especies de acuerdo al tipo de vegetación que habitan.

Para examinar cómo se reparte la variación en los grosores de las diferentes regiones de la corteza entre los niveles intraespecífico, interespecífico e interlocalidad, se utilizó un análisis de componentes de la varianza. Este análisis se implementó siguiendo el procedimiento de Messier et al. (2010), y permitió determinar qué tan bien caracteriza un rasgo a una especie, examinando si la variación de la especie es menor que la variación interespecífica. Además, permitió someter a prueba la hipótesis de que los rasgos de la corteza tienden a variar más en las comunidades que entre comunidades.

Finalmente, para evaluar las asociaciones entre los rasgos estructurales y funcionales de la corteza, y de otras partes de la planta se calcularon los promedios de dichos rasgos y se llevaron a cabo correlaciones de Pearson o Spearman, dependiendo de la



naturaleza de los datos. Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa R versión 3.1.0 (R Core Team 2014).

## RESULTADOS

El amplio muestreo de especies y de tipos de vegetación que se realizó, abarcando desde pequeños arbustos a grandes árboles, cubrió una gran diversidad de morfologías de la corteza encontradas en las angiospermas. Esto se reflejó en el muy amplio intervalo de variación en el grosor absoluto de la corteza, que fue de 0.32 mm (*Bouvardia ternifolia*) a 31.05 mm (*Planchonia careya*). En este intervalo, el porcentaje de corteza interna varió entre el 22 y cerca del 100% del grosor absoluto (Cuadro 4). En especies en las que el desprendimiento de la corteza externa es común, como *Bursera simaruba* o *Sedum oxypetalum* (Figura 10), la corteza interna y viva representó casi la totalidad del grosor de la corteza. Por su parte, la corteza externa estuvo ocupada por entre el 78 y <1% del grosor absoluto. Entre las especies con más del 70% de su corteza total ocupada por corteza externa y muerta se encuentran especies con felema muy desarrollado, como *Alstonia actinophylla*, y especies con ritidoma, como *Salix lasiolepis* (Figura 11).

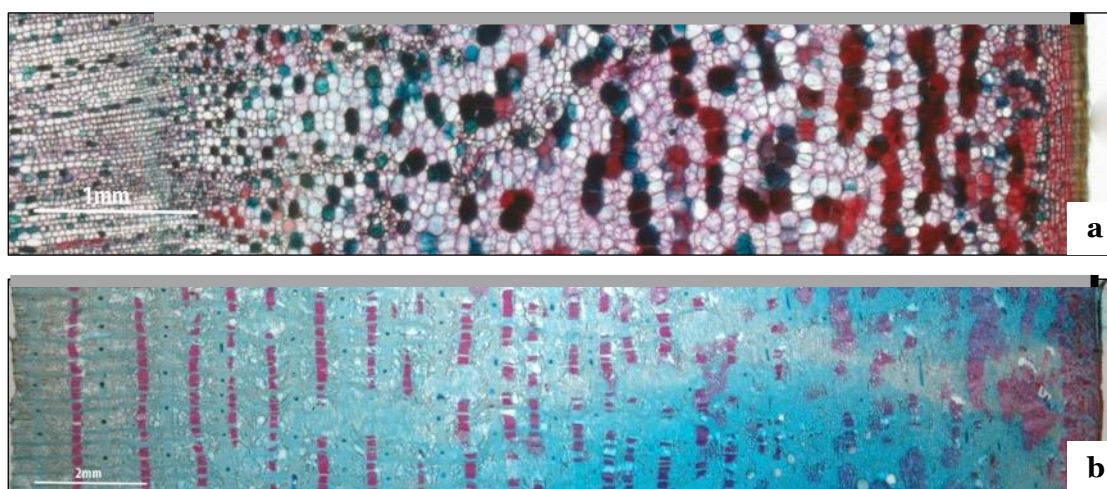


Figura 10. Secciones transversales de especies que presentaron un gran porcentaje de corteza interna y cuyas cortezas externas tienden a desprenderse a) *Sedum oxypetalum* y b) *Bursera simaruba*. Las barras grises indica la región interna de la corteza; y las barras negras la región externa.

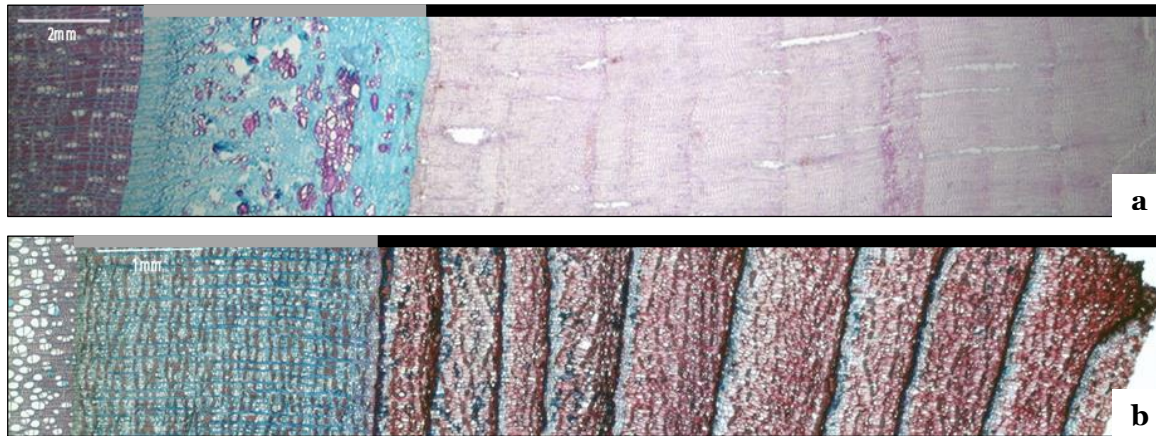


Figura 11. Cortes transversales a) *Alstonia actinophylla*, especie que presentó un gran porcentaje corteza externa, felema. b) *Salix lasiolepis*, especie con gran porcentaje de corteza externa, ritidoma. Las barras grises indica la región interna de la corteza; y las barras negras la región externa.

De la misma manera que en el grosor absoluto de la corteza, los grosores absolutos de sus principales regiones anatómicas presentaron una gran variación. El grosor absoluto del floema secundario varió de 0.12 mm (*Simphoricarpus rotundifolius*) a 18.23 mm (*Jacaratia mexicana*) cubriendo del 17.4 al 96.9% del grosor absoluto de la corteza. A pesar de que algunas especies no presentaron córtex, como *Tecoma stans*, *Quercus rugosa* o *Saurauia yasicae*, esta región también presentó un amplio intervalo de variación, de 0.05 mm (*Salvia pachyphylla*) a 13.6 mm (*Pachycereus pecten-aborigium*). Finalmente, la felodermis generalmente ocupó un grosor absoluto muy delgado de pocas capas celulares, pero una de las leguminosas estudiadas tuvo una felodermis inusualmente gruesa. Como resultado, esta región presentó un amplio intervalo de 0.009 mm (*Grevillea pteridifolia* o *Penstemon centranthifolius*) a 2.68 mm (*Dussia mexicana*) (ver Cuadro 4).

Los porcentajes de los distintos tipos de tejido (parénquima radial, esclerénquima y células axiales de pared delgada) también mostraron una alta variación. El porcentaje de área de células axiales de pared delgada presentó un intervalo de variación del 16.3 al 97.3%; *Cochlospermum vitifolium* presentó la menor proporción de área de este tejido y *Senecio preacox* la mayor. En contraparte, *S. preacox* presentó la menor cantidad de parénquima radial en la corteza interna (2.7%) y *C. vitifolium* presentó la mayor cantidad (68.7%). Especies como *B. ternifolia*, *S. oxypetalum*, *S. preacox* y *Ficus yoponensis* no presentaron esclerénquima en la corteza interna. De forma contraria, en especies como

*Agonandra racemosa* y *Eucalyptus tetradonta* más del 35% de su corteza está interna compuesta por esclerénquima.

Al igual que las características anatómicas de la corteza, el tamaño de los individuos presentó un intervalo de variación muy amplio tanto en diámetro basal como en altura. Los individuos colectados incluyeron desde pequeños arbustos de medio centímetro de diámetro y medio metro de alto, hasta grandes árboles de más de un metro de ancho y casi 30 m de altura.

Cuadro 4. Intervalos de variación estructurales de los principales rasgos.

<b>Rasgo</b>	<b>Intervalo de variación (mm)</b>	<b>Intervalo de variación (%)</b>
Grosor absoluto de la corteza	0.32-31.05	-
Grosor absoluto de corteza interna	0.14-21.80	22-99.8
Grosor absoluto de corteza externa	0.02-21.64	0.2-78
Grosor absoluto de floema secundario	0.12-18.23	17.4-96.9
Grosor absoluto de córtex	0.05-13.60	1.6-80
Grosor absoluto de felodermis	0.009- 2.68	0.1-19.8
Área de células axiales de pared delgada	-	16.3-97.3
Área de parénquima radial	-	2.7-68.7
Área de esclerénquima	-	0-43.7

**1. ¿Cuál es la región anatómica más variable de la corteza que determina en mayor grado su grosor absoluto?**

Todos los grosores de las regiones anatómicas de la corteza presentaron una variación muy alta, tanto en valores absolutos como relativos, por ello, sería difícil reconocer una sola región que determine el grosor absoluto de la corteza. Sin embargo, el grosor absoluto de la corteza externa presentó un coeficiente de variación de más del doble (CV=181%) que el grosor absoluto de la corteza interna (CV=75%). El intervalo de variación tan amplio de la corteza externa observado en las especies estudiadas, desde unas pocas micras de grosor, como la presente en *Sedum oxypetalum* o *Bursera simaruba* (Figura 10) hasta más de 20 mm de grosor de felema o ritidoma en especies como *Alstonia actinophylla* o *Salix lasiolepis* (Figura 11), explica el alto valor de este coeficiente y refleja la amplia posibilidad de variación que puede tener un tejido básicamente muerto y expuesto a las condiciones ambientales. Por su parte, la corteza interna nunca fue tan delgada o tan gruesa como la corteza externa.

En cuanto a los grosores absolutos de las regiones anatómicas de la corteza interna y viva, la felodermis presentó el coeficiente de variación más alto (CV=253%, Cuadro 5). Dicha región puede presentar sólo una o dos capas celulares (*Penstemon centranthifolius*) o estar sumamente desarrollada (*Dussia mexicana*, Figura 12). En contraparte, el floema secundario fue la región que menos variación presentó (CV=80%).

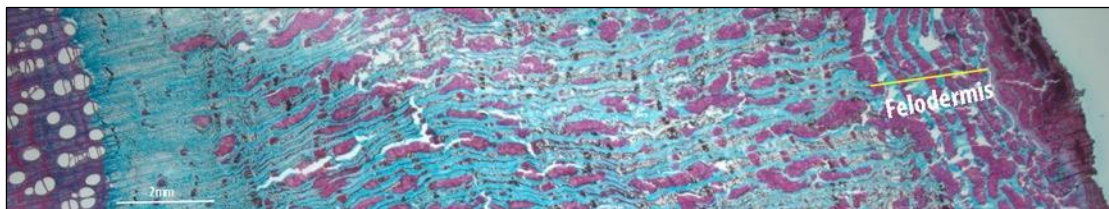


Figura 12. Sección transversal de *Dussia mexicana*, especie que presentó felodermis sumamente desarrollada y esclerificada.

Los grosores relativos de todas las regiones anatómicas presentaron coeficientes de variación mayores de 100% (Cuadro 5), lo que indica que la variación en el grosor de las regiones de la corteza sigue siendo alta considerando el tamaño de los individuos.

Cuadro 5. Coeficientes de variación de los grosores de las principales regiones de la corteza en las especies de estudio.

<b>Región de la corteza</b>	<b>Coefficiente de variación (%)</b>
Grosor absoluto de corteza interna (mm)	75
Grosor absoluto de corteza externa (mm)	181
Grosor absoluto de floema secundario (mm)	80
Grosor absoluto de córtex (mm)	109
Grosor absoluto de felodermis (mm)	253
Grosor relativo de corteza interna (%)	117
Grosor relativo de corteza externa (%)	145
Grosor relativo de floema secundario (%)	111
Grosor relativo de córtex (%)	142
Grosor relativo de felodermis (%)	142

**2. ¿Cómo varía el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas entre ambientes?**

Al analizar el grosor absoluto de la corteza, se observó que las especies de la sabana presentaron en promedio las cortezas más gruesas (12.73 mm, Cuadro 6). En contraparte, las especies del bosque templado resultaron tener las más delgadas (4.04 mm, Cuadro 6). A pesar de estas tendencias, el análisis de varianza no detectó diferencias significativas en el grosor absoluto de la corteza entre los tipos de vegetación ( $F_{(4,44)}=2.12$ ,  $P>0.05$ , Cuadro 7, Figura 13a). Los resultados del grosor relativo de la corteza fueron distintos. Una vez que se estandarizó el grosor de la corteza por el diámetro del tallo, se detectaron diferencias significativas en al menos uno de los ambientes ( $F_{(4,21.58)}=13.35$ ,  $P<0.001$ , Cuadro 7, Figura 13b). Las especies del bosque templado, el bosque caducifolio y el matorral xerófilo presentaron grosores relativos similares. Las especies de la sabana tendieron a presentar mayor grosor relativo de la corteza y las especies del bosque perenne el menor (Figura 13b).

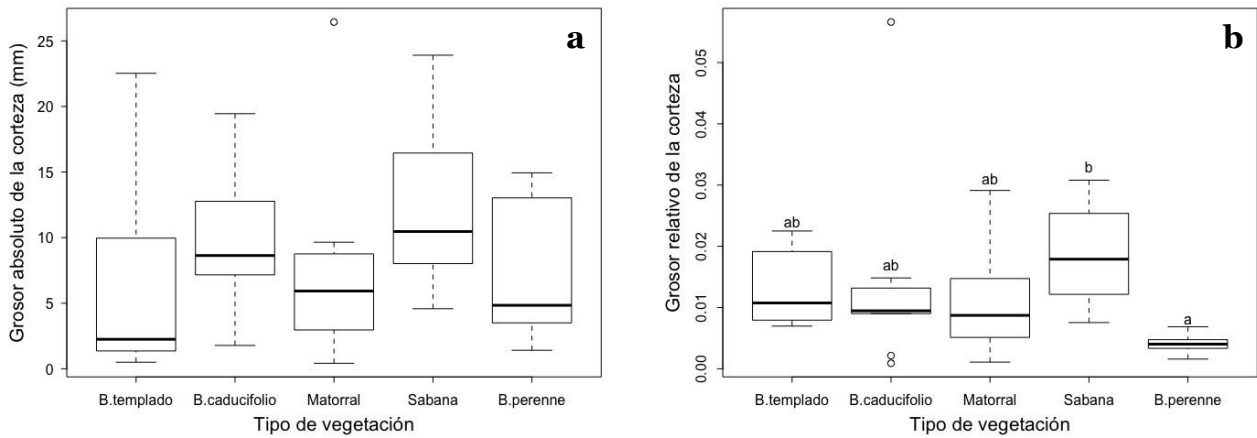


Figura 13. Grosor absoluto (a) y relativo (b) de la corteza en los diferentes tipos de vegetación.

La corteza interna y la corteza externa presentaron diferencias significativas tanto en sus grosores absolutos y relativos, como en sus proporciones con respecto al grosor absoluto de la corteza (Cuadro 7). Las especies del bosque templado presentaron en promedio el menor grosor absoluto de corteza interna (2 mm) y las especies del bosque caducifolio el mayor (8.53 mm); las especies del matorral, la sabana y el bosque perenne presentaron un grosor absoluto similar de corteza interna (Cuadro 6, Figura 14a). Las especies de la sabana presentaron en promedio el mayor grosor absoluto de corteza externa (5.83 mm). En contraste, las especies del bosque caducifolio y perenne tuvieron cortezas externas muy poco desarrolladas (0.69 y 0.3 mm, respectivamente (Cuadro 6, Figura 14b).

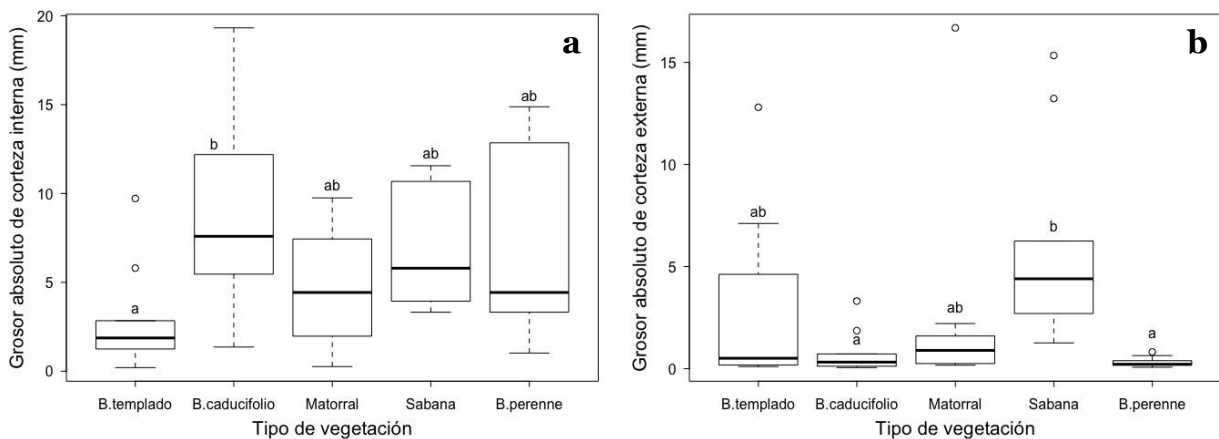


Figura 14. Grosor absoluto de corteza interna (a) y de corteza externa (b).

Cuadro 6. Media  $\pm$  desviación estándar de los principales rasgos estructurales de la corteza en los diferentes tipos de vegetación.

Rasgo	Bosque templado	Bosque tropical caducifolio	Matorral	Sabana	Bosque tropical perenne
Grosor absoluto de la corteza (mm)	4.04 $\pm$ 6.27	9.22 $\pm$ 5.45	7.37 $\pm$ 7.27	12.73 $\pm$ 6.79	7.57 $\pm$ 5.58
Grosor absoluto de corteza interna (mm)	2 $\pm$ 2.7	8.53 $\pm$ 5.46	4.88 $\pm$ 3.49	6.89 $\pm$ 3.38	7.27 $\pm$ 5.6
Grosor absoluto de corteza externa (mm)	2.04 $\pm$ 3.72	0.69 $\pm$ 1.15	2.48 $\pm$ 4.93	5.83 $\pm$ 5.16	0.3 $\pm$ 0.3
Grosor absoluto de floema secundario (mm)	1.86 $\pm$ 2.73	6.02 $\pm$ 4.82	3.91 $\pm$ 3.02	6.72 $\pm$ 3.43	5.69 $\pm$ 4.56
Grosor absoluto de córtex (mm)	0.22 $\pm$ 0.31	3.33 $\pm$ 3.2	2.52 $\pm$ 1.26	1.13 $\pm$ 0.1	1.88 $\pm$ 2.12
Grosor absoluto de felodermis (mm)	0.03 $\pm$ 0.02	0.13 $\pm$ 0.12	0.05 $\pm$ 0.03	0.05 $\pm$ 0.05	0.22 $\pm$ 0.51
Proporción de corteza interna (%)	56.39 $\pm$ 26.07	91.34 $\pm$ 12.42	72.27 $\pm$ 21.33	58.53 $\pm$ 18.19	92.34 $\pm$ 10.73
Proporción de floema secundario (%)	46.09 $\pm$ 21.88	63.31 $\pm$ 20.7	57.85 $\pm$ 17.99	57.54 $\pm$ 19.25	73.93 $\pm$ 15.34
Proporción de córtex (%)	16.01 $\pm$ 11.73	35.05 $\pm$ 21	33.98 $\pm$ 17.4	5.63 $\pm$ 1.61	20.82 $\pm$ 15.1
Proporción de felodermis (%)	2.31 $\pm$ 1.82	2.99 $\pm$ 4.94	1.96 $\pm$ 3.03	0.39 $\pm$ 0.32	3.33 $\pm$ 4.42
Área de células axiales de pared delgada (%)	70.42 $\pm$ 11.62	67.76 $\pm$ 19.67	69.85 $\pm$ 14.95	59.91 $\pm$ 13.76	68.25 $\pm$ 14
Área de parénquima radial (%)	20.92 $\pm$ 6.13	20.84 $\pm$ 16.37	21.9 $\pm$ 12.47	19.41 $\pm$ 11.06	18.01 $\pm$ 7.77
Área de esclerénquima (%)	10.12 $\pm$ 10.25	12.8 $\pm$ 10.68	11.14 $\pm$ 8.6	20.74 $\pm$ 9.03	16.76 $\pm$ 9.73

El floema secundario presentó diferencias significativas tanto en grosor absoluto y relativo, como en su proporción respecto al grosor total absoluto de la corteza (Cuadro 7). Las especies de la sabana, el bosque caducifolio y el bosque perenne presentaron un grosor absoluto de floema secundario similar (6.72, 6.02 y 5.69 mm, respectivamente. Figura 15a). Sin embargo, la proporción de esta región varió significativamente entre estos tipos de vegetación ( $F_{(4,44)}=2.63$ ,  $P<0.05$ , Figura 15b). Las especies del bosque perenne presentaron mayor proporción de floema (73.9%), seguidas de aquellas del bosque caducifolio con 63.3%, mientras que las especies del bosque templado presentaron el menor porcentaje 46% (Cuadro 6, Figura 15b). El córtex y la felodermis presentaron diferencias significativas sólo en sus grosores absolutos (Cuadro 7). Por otra parte, las proporciones de células axiales de pared delgada, parénquima radial y esclerénquima no presentaron diferencias significativas entre los diferentes tipos de vegetación (Cuadro 7).

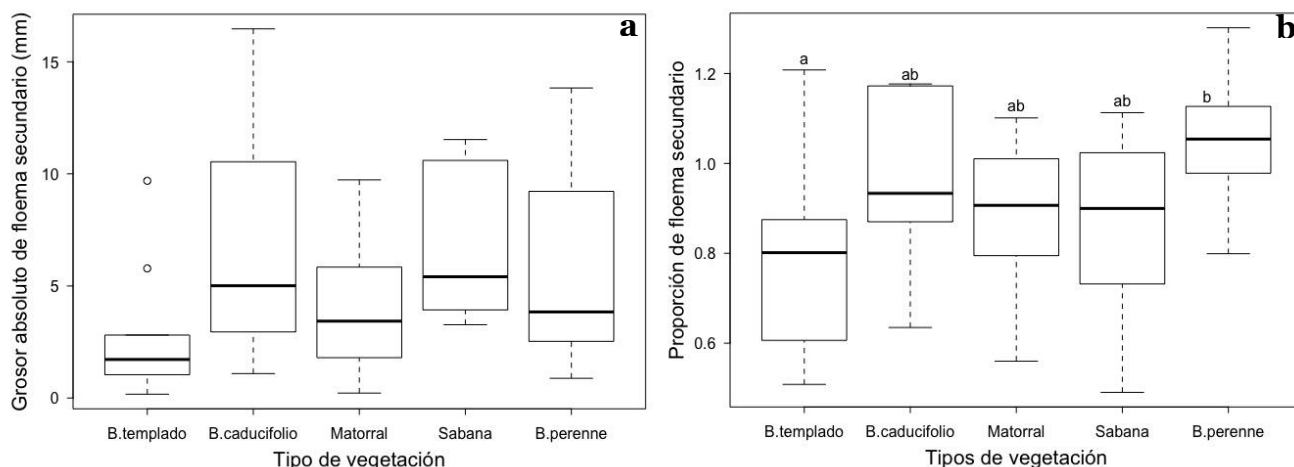


Figura 15. Grosor absoluto de floema (a) y proporción de floema (b) entre los diferentes ecosistemas.

Cuadro 7. Resumen de los análisis de varianza aplicados a los diferentes rasgos estructurales. \*Grosor relativo al grosor absoluto de la corteza. \*\*Grosor relativo al grosor absoluto de la corteza interna.

Rasgo	Prueba	Estadístico de prueba	Valor de P	Transformación aplicada
Grosor absoluto de la corteza	ANOVA	$F_{(4,44)}=2.12$	0.09	Raíz cuadrada
Grosor absoluto de corteza interna	ANOVA	$F_{(4,44)}=3.19$	0.02	Raíz cuadrada
Grosor absoluto de corteza externa	ANOVA	$F_{(4,44)}=7.45$	<0.001	Log10
Grosor absoluto de floema secundario	ANOVA	$F_{(4,44)}=2.59$	0.04	Raíz cuadrada
Grosor absoluto de córtex	Welch	$F_{(4,22.4)}=13.07$	<0.001	Log10
Grosor absoluto de felodermis	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4)}=19.65$	<0.001	Log10
Grosor relativo de la corteza	Welch	$F_{(4,21.58)}=13.35$	<0.001	Log10
Grosor relativo de corteza interna	Welch	$F_{(4,21.54)}=4.13$	0.01	Log10
Grosor relativo de corteza externa	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4)}=29.16$	<0.001	Log10
Grosor relativo de floema secundario	Welch	$F_{(4, 20)}=5.4629$	<0.005	Log10
Grosor relativo de córtex	ANOVA	$F_{(4,18)}=2.09$	0.12	Log10
Grosor relativo de felodermis	ANOVA	$F_{(4,44)}=0.79$	0.53	Log10
Proporción de corteza interna*	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4)}=22.71$	<0.001	Arcoseno
Proporción de floema secundario*	ANOVA	$F_{(4,44)}=2.63$	0.04	Arcoseno
Proporción de córtex*	ANOVA	$F_{(4,18)}=1.53$	0.23	Arcoseno
Proporción de felodermis*	ANOVA	$F_{(4,44)}=2.31$	0.07	Arcoseno
Proporción de floema**	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4)}=15.72$	0.003	Arcoseno
Proporción de córtex**	ANOVA	$F_{(4,18)}=0.89$	0.48	Arcoseno
Proporción de felodermis**	ANOVA	$F_{(4,44)}=1.98$	0.11	Arcoseno



Rasgo	Prueba	Estadístico de prueba	Valor de P	Transformación aplicada
Área de células axiales de pared delgada	Kruskal-Wallis	$\chi^2_{(4)}=2.36$	0.67	Arcoseno
Área de parénquima radial	Welch	$F_{(4,19.18)}=0.48$	0.75	Arcoseno
Área de esclerénquima	ANOVA	$F_{(4,35)}=1.67$	0.18	Arcoseno

Es posible observar ligeras tendencias generales de los grosores absolutos de las principales regiones de la corteza por ambientes (Figura 16). Por ejemplo, las especies del bosque templado presentaron el menor grosor absoluto de corteza interna, ya que la mayoría de ellas tuvo menos de 3 mm de grosor. Las especies del bosque tropical caducifolio presentaron mayor grosor absoluto de corteza interna, seguidas del bosque tropical perenne. Por su parte, las especies de la sabana, el bosque templado y el matorral xerófilo, todos estos tipos de vegetación con presencia de fuego, tuvieron un grosor absoluto mayor de la corteza externa. En contraste, observamos que las especies del bosque tropical caducifolio y perenne presentaron corteza externa muy delgada (Figura 16). No obstante, estas tendencias se pierden cuando estandarizamos por el tamaño de la planta, ya que en el análisis de componentes principales no se detectaron patrones de agrupación por ambiente con base en los principales rasgos estructurales (Figura 17).

El análisis de componentes principales fue capaz de explicar el 64.5% de la varianza con los dos primeros componentes (Cuadro 8). El grosor relativo de la corteza total, de la corteza interna y del floema presentaron las mayores cargas en el primer componente (Cuadro 8, Figura 17). Mientras que la proporción del área de células axiales de pared delgada, esclerénquima y de parénquima radial presentaron las mayores cargas en el segundo componente. En este componente destacó una relación negativa entre los tejidos de paredes delgadas y gruesas del sistema axial de la corteza (Figura 17). Las especies no se agruparon por ambiente en el espacio definido por los dos primeros componentes principales. Esto enfatiza la gran variación que hay dentro de los ambientes en cuanto a las características de la corteza.

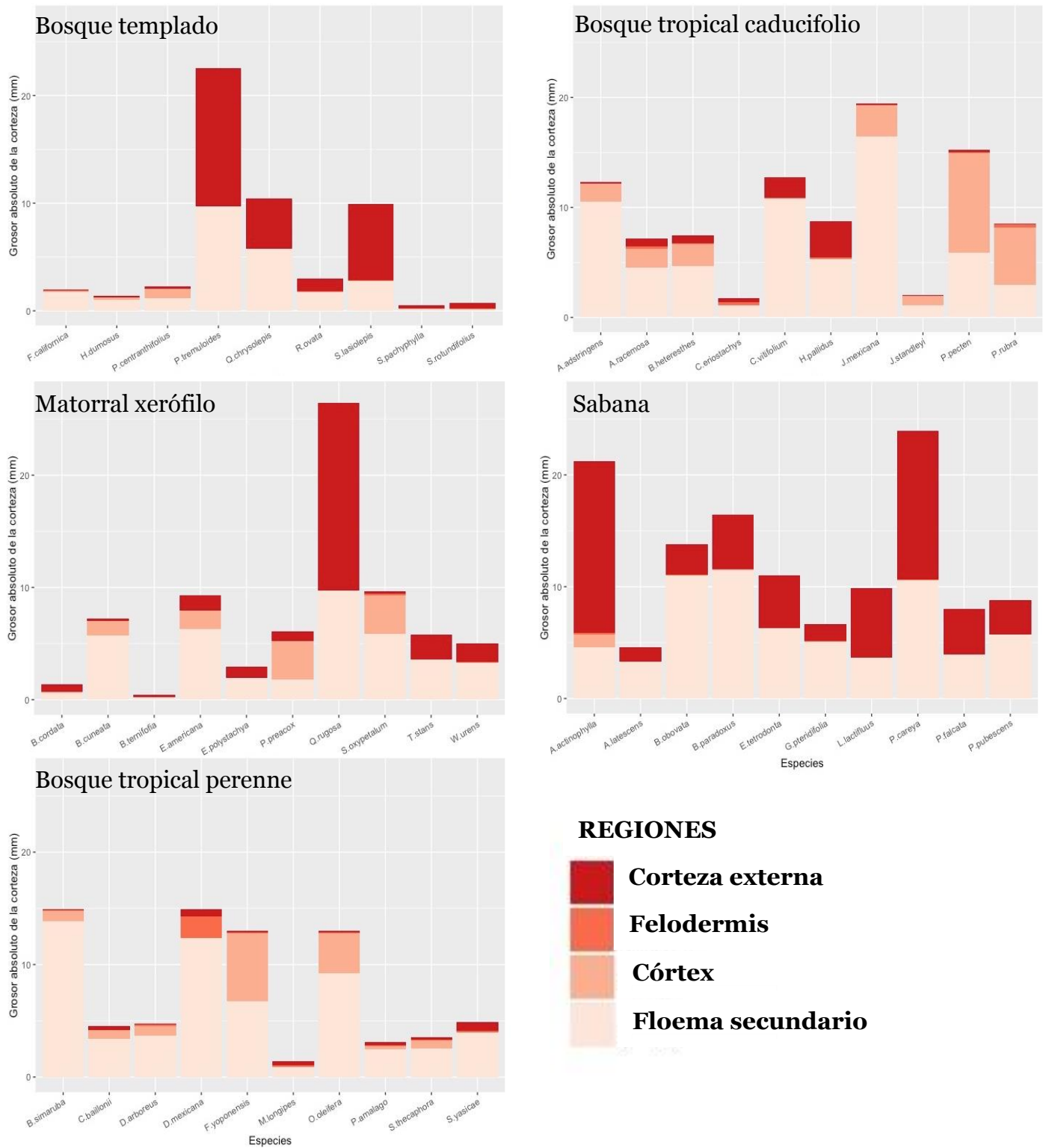


Figura 16. Grosos de las diferentes regiones anatómicas de la corteza de las especies en los diferentes tipos de vegetación.

Cuadro 8. Tres primeros componentes principales del análisis de PCA con las cargas asociadas con cada variable.

Variables	CP1	CP2	CP3
Grosor relativo de la corteza	-0.51	-0.07	-0.17
Grosor relativo de corteza interna	-0.52	0.06	0.17
Grosor relativo de corteza externa	-0.17	-0.26	-0.68
Grosor relativo de floema	-0.50	-0.07	0.09
Grosor relativo de córtex	-0.36	0.31	0.32
Grosor relativo de felodermis	-0.15	0.17	-0.55
Área de parénquima radial	-0.16	-0.40	0.20
Área de esclerénquima	0.09	-0.49	0.02
Área de células axiales de pared delgada	0.05	0.63	-0.16
<b>Porcentaje de variación explicada</b>	<b>39</b>	<b>25.6</b>	<b>13.7</b>

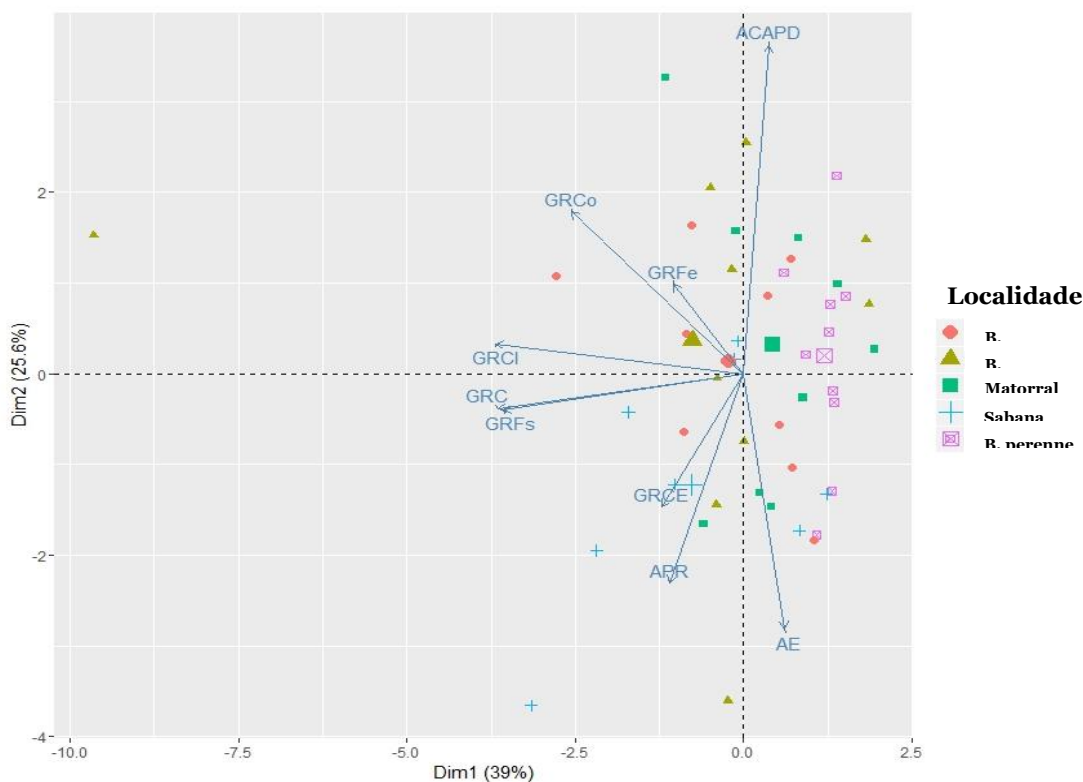


Figura 17. Análisis de componentes principales de los grosores relativos y de los principales tejidos de la corteza. Las flechas representan las variables anatómicas: GRC- grosor relativo de la corteza, GRCi- grosor relativo de corteza interna, GRCE- grosor relativo de corteza externa, GRFs- grosor relativo de floema secundario, GRCo- grosor relativo de córtex, GRFe- grosor relativo de felodermis, ACAPD- área de células axiales de pared delgada, APR- área de parénquima radial, AE- área de esclerénquima.

### 3. ¿A qué nivel de estudio se concentra la mayor variación en el grosor de la corteza?

Se examinó la cantidad de variación explicada a diferentes niveles: interlocalidad, interespecífico e intraespecífico. En la mayoría de los grosores absolutos y relativos, la variación se concentró a nivel interespecífico (42 a 82%, Figura 18). La variación a nivel interlocalidad fue baja (0-18%), y sólo el grosor relativo de la corteza externa presentó mayor variación a este nivel (39%), pero incluso cifra fue comparable con la de la variación interespecífica. La variación intraespecífica fue alta en los grosores relativos de la corteza interna, floema secundario y córtex (51, 48 y 48%, respectivamente).

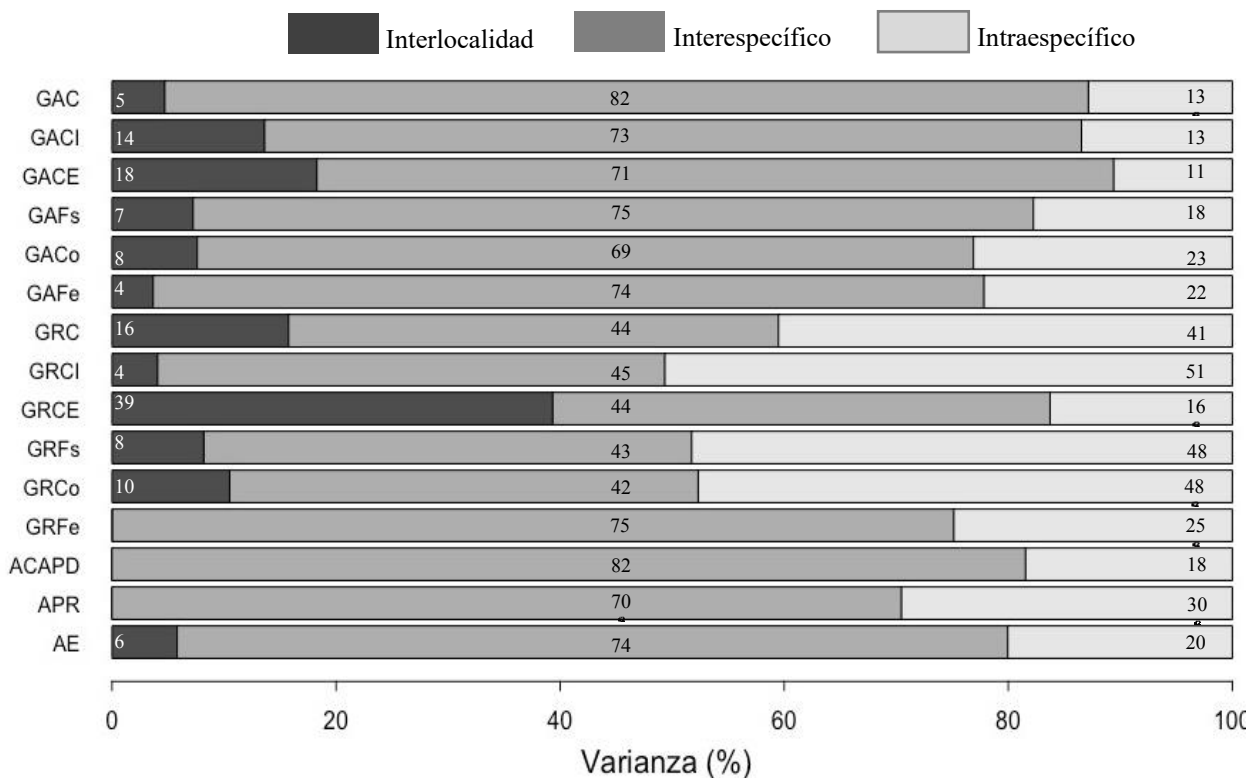


Figura 18. Partición de varianza de los grosores absolutos y relativos de las diferentes regiones de la corteza. GAC- grosor absoluto de la corteza (mm), GACI- grosor absoluto de corteza interna (mm), GACE- grosor absoluto de corteza externa (mm), GAFs- grosor absoluto de floema secundario (mm), GACo- grosor absoluto de córtex (mm), GAFe- grosor absoluto de felodermis (mm), GRC- grosor relativo de la corteza (%), GRCI- grosor relativo de corteza interna (%), GRCE- grosor relativo de corteza externa (%), GRFs- grosor relativo de floema secundario (%), GRCo- grosor relativo de córtex (%), GRFe- grosor relativo de felodermis (%), ACAPD- área de células axiales de pared delgada (%), APR- área de parénquima radial (%), AE- área de esclerenquima (%).

**4. ¿Cómo se relaciona la variación en el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas con rasgos funcionales de la madera, las hojas y la planta?**

El grosor absoluto de la corteza presentó una correlación negativa, aunque moderada con el área de parénquima axial ( $r=-0.37$   $P<0.05$ ) y positiva con el área de esclerénquima ( $r=0.38$   $P<0.05$ ). Por su parte, el grosor absoluto de la corteza externa sólo se asoció de manera negativa con el parénquima axial ( $r= -0.48$ ,  $P<0.001$ ) y de manera positiva con el esclerénquima ( $r=0.37$ ,  $P<0.01$ ), lo que sugiere que las especies con mayor corteza externa tienden a tener menos tejido vivo y más tejido muerto. El floema secundario se asoció positivamente con el grosor del córtex ( $r=0.64$ ,  $P<0.001$ ) y con el área de esclerénquima, aunque de manera más modesta ( $r=0.32$ ,  $P<0.05$ ). Por su parte, el porcentaje de células axiales de paredes delgadas presentó una correlación negativa con el parénquima radial y el esclerénquima de la corteza ( $r=-0.62$ ,  $P<0.0001$  y  $r= -0.68$ ,  $P<0.0001$ ). Mientras tanto, el grosor del córtex y la felodermis no se asociaron con las otras regiones anatómicas ni con las áreas de los tejidos principales de la corteza. (Ver Cuadro 8).

Cuadro 9. Asociaciones entre rasgos estructurales de la corteza. GAC- grosor absoluto de la corteza (mm), GACI- grosor absoluto de corteza interna (mm), GACE- grosor absoluto de corteza externa (mm), GAFs- grosor absoluto de floema secundario (mm), GACo- grosor absoluto córtex (mm), GAFe- grosor absoluto de felodermis (mm), ACAPD- área de células axiales de pared delgada (%), APR- área de parénquima radial (%) y AE- área de esclerénquima (%). \*\*\* $P<0.001$ , \*\* $P<0.01$ , \* $P<0.05$ .

Rasgos estructurales	Rasgos estructurales							
	GAC	GACI	GACE	GAFs	GACo	GAFe	ACAPD	APR
GACI	<b>0.90</b> ***	1						
GACE	<b>0.42</b> **	0.09	1					
GAFs	<b>0.91</b> ***	<b>0.94</b> ***	0.27	1				
GACo	<b>0.75</b> ***	<b>0.83</b> ***	0.13	<b>0.64</b> **	1			
GAFe	0.05	0.19	-0.21	0.09	0.22	1		
ACAPD	<b>-0.37</b> *	-0.22	<b>-0.48</b> **	<b>-0.38</b> *	0.31	-0.02	1	
APR	0.07	0	0.27	0.12	-0.30	-0.01	<b>-0.62</b> ***	1

AE	<b>0.38</b> *	0.22	<b>0.37</b> *	<b>0.32</b> *	-0.08	0.01	<b>-0.68</b> ***	-0.13
----	------------------	------	------------------	------------------	-------	------	---------------------	-------

Los rasgos de grosor de la corteza se correlacionaron fuertemente con el tamaño de la planta, pero no las proporciones de dichos grosores (Cuadro 10). El grosor absoluto de la corteza se asoció de manera positiva con el diámetro basal ( $r=0.65$ ,  $P<0.001$ , Figura 19a) y con la altura ( $r=0.63$ ,  $P<0.001$ ). Esta asociación con el tamaño de la planta fue más allá de la corteza total, ya que los grosores absolutos de la corteza interna, el floema secundario, el córtex y la felodermis también se relacionaron de manera positiva con el diámetro y la altura (Cuadro 10, Figura 19b y 19c). Sin embargo, estas asociaciones no se mantuvieron al analizar las proporciones de las regiones de la corteza. La proporción de corteza interna fue la única que presentó una correlación positiva y moderada con el diámetro ( $r=0.31$ ,  $P<0.05$ ) y la proporción del floema secundario con la altura ( $r=0.33$ ,  $P<0.05$ ). Por su parte, la proporción de corteza externa se correlacionó de manera negativa, aunque también moderada, con el diámetro y la altura ( $r=-0.40$ ,  $P<0.01$  y  $r=-0.31$ ,  $P<0.05$ , respectivamente). Cabe destacar que la proporción de esclerénquima se asoció de manera positiva con el diámetro ( $r=0.43$ ,  $P<0.001$ ) y la altura ( $r=0.54$ ,  $P<0.001$ )

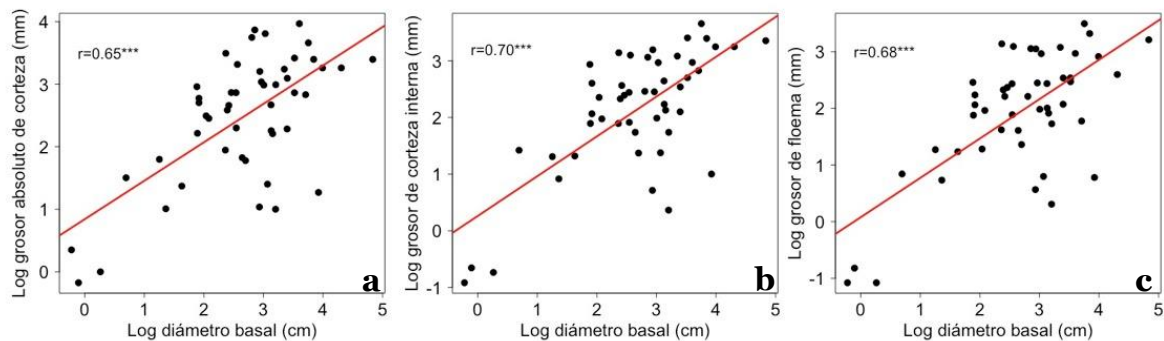


Figura 19. Asociaciones positivas entre el diámetro basal y a) el grosor absoluto de corteza, b) el grosor de corteza interna y c) el grosor del floema. \*\*\* $P<0.001$ .

Cuadro 10. Asociaciones entre los rasgos estructurales de la corteza, el diámetro y la altura de las plantas. \*\*\* $P < 0.001$ , \*\* $P < 0.01$ , \* $P < 0.05$ .

Rasgos estructurales	Tamaño	
	Diámetro (cm)	Altura (cm)
Grosor absoluto de la corteza (mm)	<b>0.65***</b>	<b>0.63***</b>
Grosor absoluto de corteza interna (mm)	<b>0.70***</b>	<b>0.67***</b>
Grosor absoluto de corteza externa (mm)	0.06	0.13
Grosor absoluto de floema secundario (mm)	<b>0.68***</b>	<b>0.69***</b>
Grosor absoluto de córtex (mm)	<b>0.64**</b>	<b>0.47*</b>
Grosor absoluto de felodermis (mm)	<b>0.41**</b>	<b>0.36*</b>
Proporción de corteza interna (%)	<b>0.31*</b>	0.26
Proporción de corteza externa (%)	<b>-0.40**</b>	<b>-0.31*</b>
Proporción de floema secundario (%)	0.26	<b>0.33*</b>
Proporción de córtex (%)	0.14	0.02
Proporción de felodermis (%)	-0.21	-0.24
Área de células axiales de pared delgada (%)	-0.17	-0.20
Área de parénquima radial (%)	-0.10	-0.11
Área de esclerénquima (%)	<b>0.43**</b>	<b>0.54***</b>

Contrario a lo que se esperaba, el grosor absoluto de la corteza no se correlacionó de manera negativa con la densidad ( $r=0.08$ ,  $P>0.05$ ), por lo que los resultados no apoyan la existencia de una disyuntiva funcional entre el grosor absoluto y la densidad. No obstante, esta disyuntiva se presentó entre la proporción de corteza interna y la densidad de la corteza interna ( $r=-0.50$ ,  $P<0.001$ ). Por otro lado, el grosor de la corteza externa, la proporción de esclerénquima y la proporción de floema secundario con respecto a la corteza interna, parecen estar contribuyendo de manera positiva a la densidad de la corteza (Cuadro 11, Figura 20).

Además, el contenido de agua en la corteza se correlacionó positivamente con la proporción de corteza interna ( $r=0.71$ ,  $P<0.001$ , Figura 12a) y con la proporción de córtex

( $r=0.44$ ,  $P<0.05$ ), tejido vivo que realiza funciones de almacenamiento. En contraste, el grosor absoluto y la proporción de corteza externa, así como la proporción de floema secundario (respecto al grosor de la corteza interna) y de esclerénquima se asociaron negativamente con el contenido de agua en la corteza (Cuadro 11, Figura 21b).

El módulo de elasticidad de la corteza presentó una asociación positiva con la proporción de floema ( $r=0.39$ ,  $P<0.05$ ) y negativa con el grosor absoluto de la corteza ( $r=-0.40$ ,  $P<0.05$ ), el grosor absoluto de la corteza interna ( $r=-0.38$ ,  $P<0.05$ ) y con el grosor absoluto del córtex ( $r=-0.51$ ,  $P<0.05$ ).

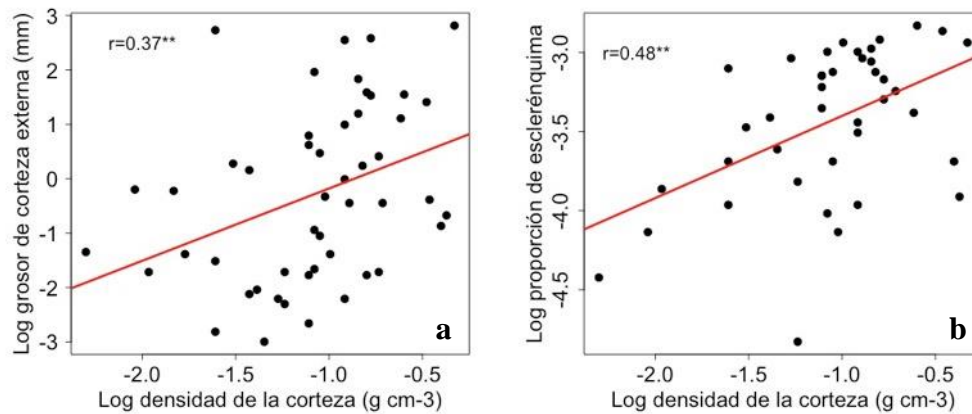


Figura 20. Asociación positiva del grosor de la corteza externa con a) la densidad de la corteza y b) la proporción de esclerénquima.  $**P<0.01$ .

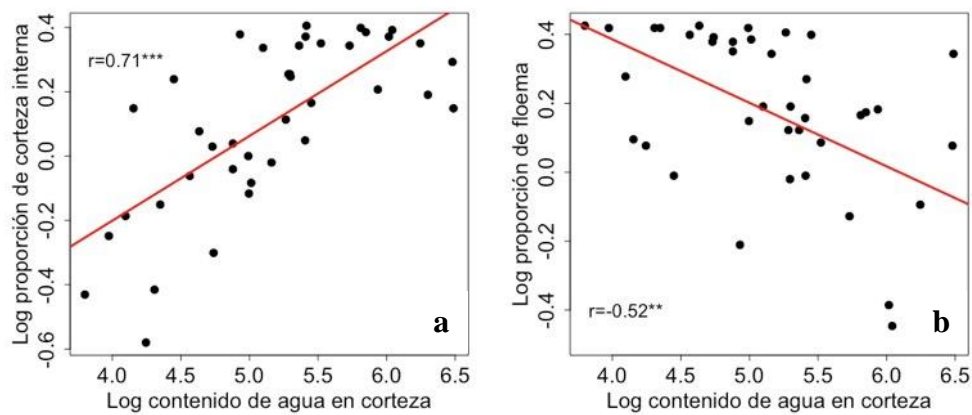


Figura 21. Asociación positiva de la proporción de corteza interna con el contenido de agua en la corteza a) y b) asociación negativa de la proporción de floema y el contenido de agua en la corteza.



Cuadro 11. Asociaciones de los rasgos estructurales y funcionales de la corteza. +Indica proporciones de las regiones respecto a la corteza interna. ACAPD- área de células axiales de pared delgada (%), APR- área de parénquima radial (%), AE- área de esclerénquima (%) y AFE – área foliar específica (g cm<sup>-2</sup>). \*\*\* P<0.001, \*\* P<0.01 y \*P<0.05.

Rasgos estructurales	Rasgos funcionales de la corteza									
	Densidad		Contenido de agua		Contenido de carbohidratos		Módulo de elasticidad	Hojas		
	Corteza	Corteza interna	Corteza	Corteza interna	C. solubles	Almidón	Corteza	Área	Logitud	AFE
Grosor absoluto de corteza (mm)	0.08	-0.15	-0.02	0.06	-0.25	-0.12	<b>-0.40</b> *	0.27	0.04	0.04
Grosor absoluto de corteza interna (mm)	-0.02	-0.31	0.23	0.24	-0.24	-0.11	<b>-0.38</b> *	0.30	0.18	-0.02
Grosor absoluto de corteza externa (mm)	<b>0.37</b> **	<b>0.41</b> **	<b>-0.61</b> ***	<b>-0.46</b> **	-0.28	0.15	-0.06	0.22	-0.25	0.10
Grosor absoluto de floema (mm)	0.09	-0.15	0.07	0.08	-0.22	0.01	-0.25	0.19	0.16	0.16
Grosor absoluto de cortex (mm)	0.09	-0.25	0.21	0.25	-0.30	-0.48	<b>-0.51</b> *	0.32	0.36	-0.46
Grosor absoluto de felodermis (mm)	-0.10	-0.23	0.25	0.24	0.02	-0.02	-0.07	-0.29	-0.02	0
Proporción de corteza interna (%)	<b>-0.32</b> *	<b>-0.50</b> ***	<b>0.71</b> ***	<b>0.53</b> ***	-0.02	-0.10	-0.01	-0.07	0.31	-0.10
Proporción de corteza externa (%)	<b>0.34</b> *	<b>0.51</b> ***	<b>-0.64</b> ***	<b>-0.52</b> ***	-0.07	0.22	0.16	0.17	-0.30	0.11
Proporción de floema (%)	0.03	-0.04	0.27	0.08	0.09	0.32	<b>0.39</b> *	-0.14	0.30	0.23
Proporción de cortex (%)	-0.10	-0.32	<b>0.44</b> *	0.31	-0.19	-0.37	-0.33	0.48	0.22	-0.49
Proporción de felodermis (%)	-0.14	-0.06	0.17	0.12	0.16	0.07	0.20	-0.35	-0.01	-0.04
Proporción de floema+ (%)	<b>0.48</b> ***	<b>0.52</b> ***	<b>-0.52</b> ***	<b>-0.52</b> ***	0.10	0.31	<b>0.39</b> *	-0.02	0	0.34
Proporción de córtex+ (%)	-0.25	-0.35	0.28	0.33	-0.21	-0.34	-0.45	0.60	-0.01	-0.49
Proporción de felodermis+ (%)	-0.07	0.03	0.04	0.03	0.17	0.05	0.19	-0.36	-0.10	0.01
ACAPD (%)	-0.27	-0.21	0.22	0.22	-0.03	-0.04	-0.21	-0.22	-0.18	-0.15
APR (%)	-0.01	-0.03	0.06	0.08	0.01	-0.14	0.21	0.12	0.33	0.13
AE (%)	<b>0.48</b> **	<b>0.50</b> **	<b>-0.52</b> **	<b>-0.53</b> **	0.06	0.08	0.03	0.23	-0.12	0.01

Por otra parte, la densidad de la corteza se correlacionó de manera positiva con la densidad de la madera (Cuadro 12). Este mismo patrón se presentó en el contenido de agua y el módulo de elasticidad. Además, la densidad de la madera y la corteza se relacionó positivamente con el módulo de elasticidad. Sin embargo, estas variables presentaron correlación negativa con el contenido de agua en la madera, la corteza y la corteza interna, apoyando la disyuntiva funcional entre estos rasgos (Cuadro 12).

Contra lo esperado, el contenido de carbohidratos solubles y de almidón (mg/g de tejido seco) en la corteza no presentó ninguna correlación con el grosor ni proporción de ninguna región de la corteza interna (Cuadro 12). Particularmente, sorprendió la tendencia negativa entre el grosor absoluto del córtex y el contenido de carbohidratos solubles y almidón ( $r=-0.38$ ,  $r=-0.40$ ;  $P>0.05$ , respectivamente).

De la misma manera, ningún rasgo estructural de la corteza se asoció significativamente con los rasgos funcionales de las hojas (Cuadro 12). No obstante, se detectaron algunas tendencias de interés. Por ejemplo, la ligera tendencia positiva entre el área foliar y el grosor absoluto de corteza interna ( $r=0.30$ ,  $P>0.05$ ), o entre la longitud foliar y la proporción de corteza interna ( $r=0.31$ ,  $P>0.05$ ), la proporción de floema secundario ( $r=0.30$ ,  $P>0.05$ ) y el área de parénquima radial ( $r=0.33$ ,  $P>0.05$ ). Además, los rasgos funcionales de las hojas presentaron asociaciones con algunos rasgos de la madera. Por ejemplo, el área foliar se asoció positivamente con el diámetro de vasos ( $r=0.65$ ,  $P<0.001$ ). La longitud foliar presentó una correlación positiva con el contenido de agua en la madera ( $r=0.39$ ,  $P<0.05$ ), el diámetro de vasos ( $r=0.53$ ,  $P<0.01$ ) y el área foliar ( $r=0.51$ ,  $P<0.05$ ). Por último, el área foliar específica se correlacionó positivamente con la altura ( $r=0.58$ ,  $P<0.01$ ), los módulos de elasticidad de la madera y la corteza ( $r=0.52$ ,  $P<0.05$  y  $r=0.45$ , respectivamente), y negativamente con el contenido de almidón en la corteza ( $r=-0.88$ ,  $P<0.05$ ).

Cuadro 12. Asociaciones entre los rasgos funcionales de la madera, la corteza y las hojas. Diam- diámetro (cm), Alt- altura (cm), DenM- densidad de la madera ( $\text{g cm}^{-3}$ ), AguaM- contenido de agua en la madera (%), DenC- densidad de la corteza ( $\text{g cm}^{-3}$ ), AguaC- contenido de agua en la corteza (%), DenCI- densidad de corteza interna ( $\text{g cm}^{-3}$ ), AguaCI- contenido de agua en la corteza interna (%), Carb- carbohidratos solubles en la corteza (mg/g de tejido seco), Alm- contenido de almidón en la corteza (mg/g de tejido seco), EM- módulo de elasticidad de la madera ( $\text{N m}^{-2}$ ), EC- módulo de elasticidad de la corteza ( $\text{N m}^{-2}$ ), DiamV- diámetro de vasos ( $\mu\text{m}$ ), DenV- densidad de vasos (vasos en  $\text{mm}^{-2}$ ), H.área- área foliar ( $\text{cm}^2$ ), H.lon- longitud foliar y AFE – área foliar específica ( $\text{g cm}^{-2}$ ). \*\*\* $P < 0.001$ , \*\* $P < 0.01$  y \* $P < 0.05$ .

	Diam	Alt	DenM	AguaM	DenC	AguaC	DenCI	AguaCI	Carb	Alm	EM	EC	DiamV	DenV	H.área	H.lon
Alt	<b>0.85</b> ***															
DenM	-0.18	-0.03														
AguaM	0.17	-0.08	<b>-0.96</b> ***													
DenC	0.07	0.20	<b>0.54</b> ***	<b>-0.66</b> ***												
AguaC	0.04	-0.10	<b>-0.62</b> ***	<b>0.70</b> ***	<b>-0.87</b> ***											
DenCI	-0.13	0.11	<b>0.66</b> ***	<b>-0.72</b> ***	<b>0.95</b> ***	<b>-0.89</b> ***										
AguaCI	0.07	-0.15	<b>-0.67</b> ***	<b>0.74</b> ***	<b>-0.96</b> ***	<b>0.92</b> ***	<b>-0.98</b> ***									
Carb	0.09	0.06	-0.05	-0.02	0.02	-0.01	0.03	0								
Alm	-0.35	-0.29	0.16	-0.20	-0.23	0.18	-0.19	0.13	-0.26							
EM	0.04	0.38	<b>0.76</b> ***	<b>-0.68</b> ***	<b>0.40</b> *	<b>-0.37</b> *	<b>0.51</b> **	<b>-0.46</b> **	0	0.14						
EC	0.05	0.33	0.24	-0.26	<b>0.33</b> *	-0.24	<b>0.38</b> *	<b>-0.33</b> *	-0.19	0.18	<b>0.44</b> **					
DiamV	<b>0.65</b> ***	<b>0.61</b> ***	-0.15	0.13	0.07	-0.09	0	-0.05	0.19	-0.26	0.16	0.01				
DenV	-0.33	-0.24	<b>0.40</b> *	-0.31	-0.11	0.10	-0.08	0.05	-0.08	0.17	0.21	0.08	<b>-0.88</b> ***			
H.área	-0.20	0.11	0.09	0.05	-0.16	0.25	-0.21	0.23	0.28	-0.13	0.27	-0.06	<b>0.65</b> **	-0.39		
H.lon	0.35	0.26	-0.34	<b>0.39</b> *	-0.15	0.32	-0.18	0.20	0.43	-0.45	-0.27	0.05	<b>0.53</b> **	<b>-0.43</b> *	<b>0.51</b> *	
AFE	0.17	<b>0.58</b> **	0.33	-0.38	0.32	-0.32	0.41	-0.35	0.57	<b>-0.88</b> *	<b>0.52</b> *	<b>0.45</b> *	0.12	0.11	-0.14	-0.22

## DISCUSIÓN

Este trabajo muestra que el considerar aspectos estructurales de la corteza es indispensable para esclarecer los patrones y las causas que están detrás de la gran variación que observamos en el grosor de la corteza. Los resultados, los primeros a nivel internacional en enfocarse en este tema en un amplio número de especies y ambientes, indican que todas las regiones estructurales de la corteza presentan una gran variación y que ésta contribuye a determinar el grosor absoluto de la corteza. Además, a pesar de que el grosor de la corteza está determinado principalmente por el diámetro del tallo, se logró identificar que tanto las condiciones ambientales como la coordinación de rasgos y las disyuntivas funcionales en la corteza y en otras partes de las plantas, son factores importantes en determinar los patrones de variación en el grosor de la corteza y sus regiones anatómicas.

### ***Todas las regiones anatómicas de la corteza contribuyen a la gran variación en el grosor absoluto***

En general, suele atribuirse a la corteza externa la enorme variación que observamos en el grosor absoluto de la corteza y se ha señalado que esta variación está determinada principalmente por diversos factores ambientales, siendo el más citado la frecuencia de incendios (Pausas 2015; Lawes et al 2013; Paine et al. 2010). No obstante, otros estudios han demostrado que tanto el grosor de la corteza externa como el de la corteza interna son factores determinantes en la variación del grosor absoluto (Rosell 2016; Richardson et al. 2015). Si bien es cierto que la región externa de la corteza es muy gruesa en especies que habitan en ambientes que sufren eventos naturales de fuego (Hoffmann et al. 2012; Michaletz et al. 2012; Hoffmann et al. 2009; Midgley et al. 2010), esta determinación no explica totalidad de la variación en el grosor de la corteza externa, ya que en otras especies y bajo otras condiciones ambientales, esta región suele ser muy delgada, por ejemplo en cortezas con capacidad fotosintética (Rosell et al. 2015; Pfanz et al. 2002). Además, si la corteza externa fuera la única región responsable de la variación en el grosor absoluto de la corteza, se esperaría que la corteza interna tuviera niveles muy bajos de variación. Sin embargo, esta región también fue muy variable.

La región interna de la corteza también fue determinante en la variación del grosor absoluto de la corteza. La corteza interna varió desde 0.14 hasta 21.8 mm, y estuvo estrechamente asociada con el tamaño de la planta. La menor variación en el grosor de la corteza interna podría deberse a razones metabólicas (Rosell et al. 2017; Hölttä et al. 2013), debido a que en esta región se encuentra el floema secundario, encargado de satisfacer las demandas de translocación de fotosintatos (Hölttä et al. 2014; Spicer & Groover 2010). A su vez, el floema secundario probablemente esté asociado con rasgos que reflejan actividad metabólica, como el área foliar (Zhang et al. 2016; Jensen et al. 2012), ya que se necesita mantener tasas constantes de transporte de fotosintatos y otras sustancias desde las hojas hasta las raíces (Ryan & Asao 2014); además, es posible que también se reflejen necesidades de almacenamiento de distintos compuestos incluidos almidón, aceites, mucílago, taninos y cristales que realizan otras regiones de la corteza interna (Srivastava 1964). Por ello, una gran proporción del carbono y nitrógeno asimilados por la planta se asigna a la construcción y mantenimiento de los tejidos de transporte de larga distancia y almacenamiento (Hölttä et al. 2013). Lo que podría sugerir que la corteza interna parece requerir un porcentaje mínimo del grosor absoluto de la corteza para satisfacer las principales necesidades metabólicas de la planta.

Además de sus diferencias en cuanto a aspectos funcionales, la corteza interna y externa podrían tener diversos niveles de variación por su diferente origen ontogenético (Lucas et al. 2013). En el muestreo se observaron especies con combinaciones muy extremas de grosor en la región interna y externa. Por ejemplo, *Alstonia actinophylla* presentó el 29 y 71% de corteza interna y externa, respectivamente, mientras que *Pachycereus pecten-aboriginum* el 98.5% y 1.5 %. Los grandes niveles de variación no sólo se observaron entre la corteza externa e interna, sino también en las regiones de la corteza interna.

En la corteza interna las regiones anatómicas también presentaron intervalos y coeficientes de variación muy altos, tanto en grosor absoluto como relativo. La región más variable de la corteza interna en términos absolutos fue la felodermis (0.009 - 2.68 mm). Especies como *Grevillea pteridifolia* o *Penstemon centranthifolius* presentaron felodermis que representaron menos del 0.5% del grosor absoluto de la corteza, mientras que la

felodermis de *Dussia mexicana* representó cerca del 20%. Se sabe que la felodermis es una región muy variable. Por ejemplo, se ha observado que algunas plantas no presentan felodermis, otras tienen una felodermis de una a tres células de profundidad, o bien el número de células cambia a medida que el tallo envejece (Evert & Eichhorn 2006). En algunas especies de árboles tropicales de los géneros *Ficus* y *Brosimum*, la felodermis ocupa más de un tercio y dos tercios, respectivamente, del grosor absoluto de la corteza (Roth 1981). Estas dimensiones son comparables con lo observado en *D. mexicana* en este trabajo. Aún se desconoce si una felodermis muy desarrollada está más asociada a ciertos linajes o si refleja el resultado de diferentes presiones evolutivas (Romero 2014) y por lo tanto tiene implicaciones funcionales. Éstas podrían resultar de que los elementos parenquimatosos de la felodermis están asociados a diferentes funciones como el almacenamiento de almidón, grasas, aceites, látex y resinas; además, la felodermis puede realizar fotosíntesis y dar origen a nuevas peridermis (Romero 2014; Schneider et al. 2012; Roth 1981;). Adicionalmente, se ha observado que especies con una capa muy fina de felema tienden a presentar una felodermis muy desarrollada, lo que parece sugerir que cierta economía de recursos gobierna la distribución proporcional de la felodermis y el felema (Roth 1981). Aunque en las especies estudiadas esta asociación fue débil ( $r=-0.19$ ,  $P<0.05$ ), tuvo el signo esperado. No obstante, en algunas ocasiones, la felodermis sumamente desarrollada se esclerifica y desempeña funciones protectoras (Roth 1981). Aunque las regiones del córtex y el floema secundario no están asociadas de manera directa con la función de protección, también presentaron gran variación en el grosor.

Sin bien el córtex parece ser una región prescindible en algunas especies (el 54% de las especies no lo presentaron), en especies que presentaron esta región de manera persistente, el tejido fue muy singular y variable. En especies como *Amphipterigyum adstringens* representó <2% del grosor absoluto de la corteza, mientras que en *Pachycereus pecten-aboriginum* el 80%. Generalmente, el córtex se asocia a funciones de almacenamiento, debido a la naturaleza de sus células parenquimáticas de origen primario (Romero 2014). No obstante, también está asociado con la fotosíntesis, ya que sus células pueden presentar una gran cantidad de cloroplastos (Aschan & Pfanz 2003). Por ejemplo, especies como *Ilex aquifolium*, *Fagus sylvatica*, *Genista sp.*, *Ephedra sp.*, *Viscum sp.* y *Ulex sp.*, presentan una alta capacidad fotosintética en el córtex (Pfanz et al. 2002). La

fotosíntesis que se lleva a cabo en el tejido cortical de los tallos es un mecanismo eficaz en recapturar el dióxido de carbono sin comprometer una pérdida de agua en las plantas por la captura de este compuesto a través de las hojas (Teskey et al. 2008). Además, el oxígeno liberado durante la fotosíntesis puede desempeñar un papel decisivo en evitar o reducir la anaerobiosis interna del tallo, contribuyendo de manera significativa a los ciclos de carbono y oxígeno en un árbol (Aschan & Pfanz 2003; Pfanz et al. 2002).

Al igual que la felodermis, las células corticales pueden dar origen a un nuevo felógeno (Romero 2014). Es por esto que en muchos casos, los tallos más jóvenes pueden presentar abundante tejido cortical que posteriormente desaparece con el surgimiento de felógenos cada vez más profundos en el tallo (Junikka 1994). Menos común resulta asociar el córtex a la protección, pero podría contribuir a esta función en especies que presentan células esclerificadas, como las que presentó *Ficus yoponensis*. Estas funciones que desempeña el córtex contribuyen, indudablemente, a la variación del grosor de esta región en la corteza interna.

De las regiones anatómicas de la corteza interna, el floema secundario resultó ser la región menos variable en grosor absoluto y relativo (CV= 80 y 111%, respectivamente). Es posible que estos menores niveles de variación respondan a aspectos metabólicos, como ya se mencionó. En general, las células conductivas del floema son de vida corta y son remplazadas continuamente (Evert & Eichhorn 2006). Por ello, el floema secundario representa un banco muy importante de información, ya que refleja las necesidades actuales y pasadas de una planta cada vez más grande en términos de translocación de fotosintatos y almacenamiento de diversas sustancias (Savage et al. 2016). Anteriormente, se había señalado que esta región constituía entre el 60-80% de la corteza interna en las angiospermas (Jensen 1963). Sin embargo, el intervalo puede ser incluso más amplio pues en este trabajo alcanzó entre el 18 y el 99.9 % de la corteza interna. En los últimos años se ha logrado un gran progreso en la elucidación de los mecanismos de carga y descarga de fotosintatos del floema secundario (Van Bel 2003; Van Bel 1999). No obstante, aún falta una mayor comprensión de cómo los factores ambientales afectan los rasgos anatómicos y morfológicos del floema secundario, cómo este conjunto de caracteres se relaciona con otros rasgos de las plantas y cómo estas estrategias se combinan y varían a través de los

linajes evolutivos, con el fin de desarrollar un marco robusto que considere las implicaciones ecológicas y evolutivas de la fisiología del floema (Savage et al. 2016). Sin embargo, uno de los mayores problemas que enfrenta la investigación del floema es que el procesamiento anatómico de los tubos cribosos es sumamente complicado, ya que forman un continuo de transporte simplástico y están rodeados por varias células (Evert & Eichhorn 2006). Además, se necesitan cortes de  $<5\mu\text{m}$ , de gran calidad, para visualizar detalles estructurales de los tubos cribosos que durante el procesamiento anatómico suelen sufrir lesiones, las cuales impiden determinar qué estructuras son artefactos y cuáles se asemejan al estado in vivo, aunado al hecho de que los elementos cribosos son uno de los tipos celulares más pequeños del cuerpo de la planta (Savage et al. 2016). Evidentemente, el floema secundario necesita mayor atención para esclarecer aspectos funcionales que podrían determinar en gran medida la variación estructural de esta región y del grosor absoluto de la corteza.

En síntesis, la gran variación en el grosor de todas las regiones anatómicas de la corteza contribuye a la variación en el grosor absoluto. A pesar de que algunas regiones presentaron coeficientes más altos tanto en términos absolutos como relativos, no podríamos atribuir a una sola región la gran variación que observamos en el grosor de la corteza. Los factores ontogenéticos, fisiológicos, metabólicos, estructurales y funcionales contribuyen a la variación de las diferentes regiones y por lo tanto al grosor total absoluto. En estudios futuros será necesario abordar cuál puede ser el significado funcional de esta gran variación. Por ejemplo, estudios recientes han aclarado diversos aspectos del floema secundario (Rosell et al. 2017; Savage et al. 2016; Kolokotronis et al. 2010). Sin embargo, hace falta entender cómo se relaciona la abundancia del floema secundario y sobre todo del córtex y la felodermis, regiones muy poco entendidas, con aspectos funcionales de los tallos y de toda la planta. Además de documentar la variación de estas regiones, en la presente investigación se examinó la relación de la variación de dichas regiones con aspectos ambientales.



### ***La frecuencia de incendios y la precipitación controlan el grosor de la corteza interna y externa***

Hasta hace algunos años, se había señalado que toda la variación en el grosor absoluto de la corteza estaba determinada por el fuego (Pausas 2015; Graves et al. 2014). Más recientemente, se han citado factores ambientales adicionales que afectan el grosor, como la temperatura y la precipitación (Rosell & Olson 2014). Sin embargo, se ha discutido que debido a la muy estrecha relación del grosor de la corteza con el diámetro del tallo, queda muy poco margen en que las diferencias ambientales expliquen la mayor parte de la variación en el grosor absoluto de la corteza (Rosell 2016). En este estudio, a pesar del amplio gradiente ambiental que se consideró, no se detectaron diferencias significativas en el grosor absoluto de la corteza entre los diferentes tipos de vegetación. En todos los ambientes se colectaron especies que fueron desde arbustos pequeños hasta árboles de gran talla (Apéndice II). Si la corteza sigue al tamaño de la planta, es de esperar gran variación en el grosor absoluto de la corteza, lo que explica la ausencia de diferencias entre ambientes. Cuando la corteza total se estandarizó por el tamaño de la planta, emergieron tendencias entre ambientes.

Una vez que se estandarizó el grosor de la corteza por el diámetro del tallo, se detectaron diferencias significativas entre ambientes. Las especies de la sabana tendieron a presentar el mayor grosor y las especies del bosque perenne el menor. Si bien es cierto que las especies tendieron a tener cortezas relativamente más gruesas, como ambiente la sabana no difirió significativamente del bosque tropical caducifolio, que también albergó especies con un gran grosor absoluto. De igual manera, el bosque tropical perenne tendió a presentar las cortezas relativamente más delgadas, un resultado que se ha observado en otros trabajos (Rosell 2016; Richardson et al. 2015). Sin embargo, el bosque tropical perenne tampoco difirió significativamente del bosque templado, que también incluyó especies de corteza delgada en términos relativos. Estos resultados en términos relativos y absolutos revelan la importancia de estandarizar el grosor de la corteza y sus regiones al realizar comparaciones entre diferentes ambientes (Hempson et al. 2014). Además del tamaño, es importante considerar que el grosor también está determinado por la variación de las diferentes regiones (interna y externa) de la corteza.

Las asociaciones entre el grosor de la corteza y las condiciones ambientales resultan bastante informativas cuando se separa la corteza externa e interna (Rosell 2016). Se ha señalado, por ejemplo, que el grosor de la corteza externa es el rasgo más estrechamente involucrado en la protección contra incendios (Graves et al 2014; Brando et al. 2012; Lawes et al. 2011). En este estudio se encontró que, en efecto, las especies tienden a presentar mayor grosor de corteza externa en la sabana, el sitio con mayor frecuencia de incendios. En contraste, las especies que habitan en sitios con ausencia de incendios naturales (>100 años de retorno), como el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical perenne, presentaron corteza externa muy poco desarrollada. Sin embargo, cabe señalar que en sitios donde la frecuencia de fuego es intermedia, es decir, el bosque templado y el matorral xerófilo, se puede observar una mezcla de estrategias ecológicas en las plantas. Esta mezcla también está presente en la sabana, aunque en menor grado, y en sitios con incendios naturales frecuentes, donde también pueden encontrarse especies con corteza externa delgada. Este rasgo fenotípico sugiere diferentes estrategias ecológicas de las plantas que habitan en los ambientes con fuego (Hoffmann et al. 2012).

En los ambientes con fuegos frecuentes existen diferentes estrategias y umbrales críticos de supervivencia al fuego que están asociadas a diferencias en la historia de vida de las especies (Ackerly 2004; Hoffmann & Solbrig 2003). Una de estas estrategias es presentar tallos más resistentes al fuego desarrollando corteza externa más prominente (Clarke et al. 2013). Esta fue una estrategia muy frecuente en los árboles de gran altura en la sabana. En las especies de mayor altura en estos ambientes, la selección natural parece haber favorecido la persistencia de los tallos ante los incendios frecuentes pero que usualmente pasan rápido y cerca del suelo en este tipo de vegetación (Dantas & Pausas 2013; Lawes et al. 2011). Otra de las estrategias presentes en los ambientes con fuegos frecuentes es la capacidad que tienen muchas especies de rebrotar de sus bases u órganos subterráneos después de los incendios, o la de tener un banco de semillas abundante (Schwilk et al. 2013; Keeley et al. 2011; Ackerly 2004). Estas estrategias son más comunes en especies de talla pequeña que sacrifican sus tallos en los incendios y que presentan corteza más delgada (Pausas 2017). Especies con estas estrategias suelen ocupar el estrato arbustivo con alturas < 2 m, como las que se observaron en las especies del bosque templado y la sabana en este estudio. Estas especies tienden a ser las dominantes en

ambiente mediterráneos (Keeley et al. 2011). En las especies de estos ambientes, la selección natural parece favorecer una asignación de recursos hacia la reproducción más que hacia la producción de una corteza externa gruesa en la persistencia de los tallos (Pausas 2017; Silva & Batalha 2010). En las especies de mayor talla en los sitios con incendios muy frecuentes como las sabanas, la corteza externa es muy abundante y por lo tanto su proporción respecto de la corteza interna tiende a ser muy alta. Lo opuesto se observa en ambientes que no experimentan incendios naturales (Rosell 2016).

De forma congruente con resultados previos, en esta investigación las especies del bosque tropical perenne y el bosque tropical caducifolio presentaron corteza externa muy delgada y por lo tanto, mayor proporción de corteza interna (Rosell 2016; Rosell et al. 2014). Este resultado puede explicarse por el importante papel de la corteza interna en el almacenamiento de agua en los tallos (Rosell & Olson 2014; Scholz et al. 2007; Bucci et al. 2004). Si bien los bosques tropicales perennes reciben una gran cantidad de lluvia anual, teniendo una relación evapotranspiración / precipitación anual  $< 1$ , sus especies demanda una gran cantidad de agua por lo que sufren estrés hídrico durante la estación de sequía (Martínez-Garza et al. 2013). Al estar constituida principalmente por tejido vivo, la corteza interna puede regular el uso del agua en los tallos y en otras partes de la planta.

Al ser la corteza interna muy importante en la regulación del agua, es de esperar que sea más abundante en los ambientes con estacionalidad en las lluvias (Rosell & Olson 2014; Scholz et al. 2007). Esto es justamente lo que se observó con el grosor relativo de la corteza interna de las especies del bosque tropical caducifolio en este estudio, que fue muy similar al de las especies de la sabana. Esto es congruente con el hecho de que las sabanas son ambientes estacionales con periodos largos de intensas sequías y concentración de las lluvias en pocos meses del año. Así, los resultados de esta investigación sugieren que las especies de la sabana tienen la tendencia a desarrollar cortezas gruesas como resultado de una corteza interna gruesa asociada con el almacenamiento y una corteza externa gruesa como resultado de la protección contra el fuego, aunque ha dominado la idea de que es debido exclusivamente al grosor de la corteza externa. Sin embargo, es evidente que la corteza interna también contribuye con este resultado.

Las regiones anatómicas de la corteza interna también revelaron asociaciones interesantes con las condiciones ambientales. Por ejemplo, el grosor absoluto y relativo del floema, así como la proporción de esta región con respecto al grosor absoluto de la corteza, presentaron diferencias significativas en al menos uno de los sitios (Cuadro 7). Tal como se esperaba, las especies del bosque tropical perenne presentaron la mayor proporción de floema secundario. Esto podría atribuirse a que bajo estas condiciones climáticas la vegetación logra mayores tallas, y es necesario presentar mayor proporción de esta región para satisfacer las necesidades metabólicas de plantas más grandes (Hölttä et al. 2014; Hölttä et al. 2013). Como se comentó previamente, estas necesidades incluyen principalmente la traslocación de fotosintatos y el almacenamiento de agua y otras sustancias. Aunque la mayor demanda metabólica en un área de tallo dada parece estar más asociada con una mayor cantidad de floema por unidad de área transversal de xilema, floema de vida más larga y tubos cribosos más anchos (Rosell et al. 2017), también es posible que esta mayor demanda y el grosor se asocie con un área foliar mayor, una característica presente en las plantas del bosque tropical perenne. En futuros estudios será necesario diferenciar en que medida el tejido presente en el floema secundario está reflejando necesidades de conducción de fotosintatos y cuánto refleja necesidades de almacenamiento.

Además de las tendencias ambientales observadas en el floema secundario, también las otras regiones de la corteza interna presentaron algunas tendencias de asociación con las características ambientales que se consideraron. Por ejemplo, las especies del bosque tropical caducifolio presentaron mayor el grosor absoluto del córtex. Este tejido es particularmente reconocido por su función de almacenamiento de agua, almidón y carbohidratos no estructurales (Romero 2014), funciones que serían muy importantes en condiciones con distribución estacional de las lluvias como las que imperan en el bosque tropical caducifolio. El córtex está fuertemente asociado a plantas con tallos suculentos, como varias de las colectadas en este trabajo (*Pachycereus pecten-aboriginum*, *Sedum oxypetalum* y *Senecio preacox*). Por otra parte, el grosor absoluto de la felodermis fue menor en las especies que habitan en ambientes con mayor frecuencia de fuego como la sabana, el bosque templado y el matorral. Esto podría atribuirse principalmente a la disyuntiva estructural entre la felodermis y el felema (Roth 1981), y al hecho de que cuando

se presenta un ritidoma (algo muy usual en los ambientes con eventos de fuego), las cortezas ya no tienen una felodermis.

Finalmente, aunque la mayor variación del grosor de la corteza está determinada por el diámetro del tallo, podemos detectar asociaciones interesantes entre las diferentes regiones anatómicas de la corteza y las condiciones ambientales. Esta investigación muestra por primera vez que para continuar entendiendo la ecología funcional de la corteza también será indispensable examinar el significado de la variación de las regiones principales de la corteza interna (floema secundario, córtex y felodermis).

***La variación del grosor de la corteza y sus regiones anatómicas se concentra a nivel interespecífico***

Aunque el ambiente influye en los rasgos funcionales y estructurales de la corteza a través de las especies de manera que algunos de estos parecen rasgos adaptativos, estudios comparativos recientes han revelado que algunos de estos rasgos varían más dentro que entre las comunidades de vegetación (Rosell et al. 2014). Esta diversidad de rasgos en una misma comunidad refleja que existe una mezcla de estrategias ecológicas de los diferentes linajes que conforman una comunidad determinada (Falster & Westoby 2003), incluso cuando están sujetas a condiciones macroambientales similares (Wright et al. 2004). Por ello, estudiar cómo cambia la variación en los rasgos a través de diferentes escalas ecológicas, ha permitido un cambio de enfoque en la ecología basada en los rasgos de las especies, ya que se evidencian los supuestos que subyacen a las múltiples teorías que existen, al reconocer a qué escala se presenta una mayor concentración de la variación (Messier et al. 2010).

La aplicación de modelos jerárquicos (Messier et al. 2010), ha permitido identificar que a nivel interlocalidad prevalece el paradigma del filtrado ambiental, que supone que las condiciones ambientales en un sitio conducen a los valores óptimos de los rasgos (Keddy 1992, Diaz et al. 1998). Sin embargo, este paradigma recientemente se ha puesto en duda al considerar que el concepto de filtrado ambiental es una abstracción de procesos ecológicos que ignora la realidad de los procesos que presentan interacciones complejas (Kraft et al. 2015). No obstante, es claro que los patrones de coexistencia de las especies en el

ensamblaje de una comunidad están determinados, en gran medida, por factores bióticos y abióticos simultáneamente (Cadotte & Tucker 2017). En este trabajo, por ejemplo, la mayoría de los rasgos estructurales presentaron muy poca variación a nivel interlocalidad (0 al 18%), a pesar de las condiciones ambientales sumamente contrastantes que se consideraron. El único rasgo que presentó mayor variación a nivel interlocalidad (39%) fue el grosor relativo de la corteza externa. Esta limitada variación a nivel interlocalidad enfatiza el hecho de que, aunque en las plantas existen estrategias ecológicas que son más comunes que otras bajo ciertas condiciones ambientales, en general hay una alta diversidad en los sitios. Por ejemplo, las especies que habitan en tipos de vegetación con mayor frecuencia de fuego (sabana, bosque templado y matorral xerófilo) presentan mayor grosor de corteza externa. Sin embargo, en dichos ecosistemas sigue habiendo especies con corteza delgada. Si bien los filtros ambientales pueden aumentar la similitud de rasgos de las especies a través de restricciones abióticas, el filtrado ambiental no es el único mecanismo que influye en los patrones de diversidad en una comunidad vegetal (Cadotte & Tucker 2017). Otros mecanismos de coexistencia son las interacciones bióticas y la disponibilidad de recursos (Adler et al. 2013), así como la diversidad filogenética (Batalha et al. 2011; Johnson & Stinchcombe 2007) que funcionan simultáneamente en el ensamblaje de las comunidades vegetales.

Otro factor importante que considerar en la discusión del ensamblaje de comunidades es el parecido en la variación relacionado con el grado de parentesco entre las especies. La relación filogenética entre los miembros de una comunidad debe considerarse parte fundamental para explicar patrones de variación de los rasgos, basados en la suposición de que las especies estrechamente relacionadas tienden a ser ecológicamente similares (Pfautsch et al. 2016; Sterck et al. 2011; Losos 2008). Los rasgos de las cortezas se consideran sumamente conservados en ciertos linajes, por ejemplo, especies de la familia Burseraceae presentaron características muy similares, aunque formaron parte de comunidades diferentes en este estudio. Por el contrario, especies de la familia Fabaceae presentaron rasgos muy diferentes. Por lo tanto, en los rasgos de la corteza, no siempre podemos suponer que las especies cercanas filogenéticamente sean similares en sus características (Cianciaruso et al. 2012) y tampoco que especies del mismo grupo difieran

significativamente al habitar ambientes distintos. Estudios futuros deberán examinar con detalle el grado de labilidad evolutiva de los rasgos de la corteza.

Además del filtrado ambiental, también se sugiere que existe un potencial de interacciones bióticas que impide la coexistencia de especies demasiado similares en una comunidad (Hulshof 2013). Se ha señalado, por ejemplo, que una amplia gama de estrategias ecológicas de las plantas coexisten a nivel comunitario (Muscarella & Uriarte 2016; Adler et al. 2013). De acuerdo con este señalamiento, en este trabajo la variación en la mayoría de los rasgos estructurales de la corteza se concentró a nivel interespecífico. Este patrón coincide con reportes de estudios enfocados en rasgos funcionales de las hojas (Messier et al. 2016; Auger & Shipley 2013; Albert et al. 2010; Messier et al. 2010) y la corteza (Rosell et al. 2014). Debemos considerar que la coexistencia de especies implica compromisos entre muchos ejes de variación de rasgos o limitación de recursos (Kraft et al. 2015), además de interacciones complejas entre el desempeño de los individuos y el ambiente (Clark 2016).

Si bien se detectó mayor variación a nivel interespecífico en la mayoría de los rasgos estructurales, cada vez hay más evidencia de que la variación intraespecífica es muy importante debido a que puede proporcionar una ruta poco explorada en el estudio de la diversidad (Hart et al. 2016; Siefert et al. 2014; Bolnick et al. 2011). La variación a nivel intraespecífico puede jugar un papel fundamental en las respuestas de la comunidad vegetal al ensamblaje de las comunidades (Siefert et al. 2015; Hulshof et al. 2013; Kichenin et al. 2013). Además, esta variación puede tener efectos importantes a nivel ecosistémico (Moran et al. 2016), ya que la variación intraespecífica heredable permite la evolución adaptativa en respuesta a las interacciones ecológicas (Bolnick et al. 2011). En este estudio, la variación a nivel intraespecífico cubrió del 11 al 50% de los diferentes rasgos estructurales, siendo el grosor relativo de la corteza interna el que presentó la mayor variación a este nivel (50%). Aunque en todos los casos se realizó un esfuerzo por coleccionar individuos de talla similar en las especies, hubo cierto margen de variación en el diámetro del tallo, lo que se refleja en la variación intraespecífica detectada. Otro punto a destacar es que, en el estudio de los rasgos a nivel intraespecífico, es común ponderar los valores de dichos rasgos con la abundancia de las especies (Muscarella & Uriarte 2016; Siefert et al. 2014; Auger &

Shiple 2013; Kichenin et al. 2013). Así, las tendencias entre localidades pueden emerger tomando en cuenta la abundancia de las distintas estrategias ecológicas de cada comunidad (Clark 2016). El muestreo de este estudio tuvo como objetivo principal maximizar la diversidad estructural, morfológica y filogenética de los sitios de muestreo, más que calcular medias por ambiente, por lo que no se colectó información de la abundancia de especies y no se hizo esta ponderación.

Algunos autores señalan que la variabilidad funcional intraespecífica debe considerarse en las investigaciones basadas en rasgos a nivel comunitario, ya que es esencial en los procesos de selección natural y especiación (Wright et al. 2007; McGill et al. 2006). Sin embargo, se debe tener en mente los objetivos de la investigación antes de optar automáticamente por este enfoque. En este trabajo, el interés se centró mucho más en entender los patrones interlocalidad e interespecíficos, por lo que la variación observada en los individuos no se discute a profundidad.

### ***La variación en el grosor de la corteza también está influida por la coordinación y las disyuntivas funcionales en la corteza, la madera y las hojas***

Las relaciones entre las múltiples funciones de la corteza, la madera y las hojas también parecen ser importantes en la ecología y la evolución de la corteza (Rosell et al. 2014; Méndez-Alonzo et al. 2012). Se ha señalado la necesidad de examinar la coordinación y las disyuntivas entre las funciones como un elemento indispensable para mejorar la comprensión de la variación de la corteza y de sus interacciones con el funcionamiento de toda la planta (Rosell et al. 2014).

Como ya se señaló, el factor principal que determina la variación del grosor de la corteza a nivel mundial es el diámetro del tallo (Rosell 2016). En este trabajo se encontró que, efectivamente, el grosor absoluto de la corteza, así como el grosor de las regiones de la corteza interna, constituidas principalmente de tejido vivo, escalan de manera positiva con el diámetro basal. Estas regiones anatómicas de la corteza también estuvieron asociadas positivamente con la altura de las plantas. Como se discutió previamente, esta relación podría estar determinada principalmente por cuestiones metabólicas y no como una simple consecuencia de la acumulación pasiva de tejidos (Rosell et al. 2017). Esto implica que las



presiones selectivas que actúan sobre el tamaño de la planta conducirán a cambios en el grosor de la corteza (Moles et al. 2009). Sin embargo, la relación alométrica entre el grosor de la corteza y el diámetro del tallo es un fenómeno que requiere una explicación más profunda, que debería considerar las proporcionalidades metabólicas como la que existe entre el volumen de floema y el área foliar (Rosell et al. 2017; Ryan & Asao 2014). La única región de la corteza que no se asoció con el diámetro ni con la altura de la planta fue la región externa. Se ha señalado que esta región no escala con el tamaño de la planta ya que está expuesta a procesos de exfoliación e intemperismo (Williams et al. 2007). Aunque el grosor absoluto de corteza externa no se asoció con el diámetro del tallo, sí contribuye de manera significativa a las diferencias en la densidad de la corteza, ya que la corteza externa fue un factor determinante en la densidad de la corteza total. Las especies con mayor grosor de la región externa presentaron una mayor densidad. Esto podría atribuirse a que el tejido de esta región presenta las paredes celulares esclerificadas o lignificadas y estas características contribuyen de manera significativa a niveles altos de densidad (Ziemińska et al. 2013). Esta correlación debe ser positiva cuando las especies presentan cortezas externas constituidas de ritidoma, pues al tratarse de felema las células presentan muy baja densidad (p.e., el corcho). Además de la corteza externa, se ha documentado que la densidad de la corteza se asocia con el grosor absoluto.

El grosor absoluto de la corteza se ha relacionado negativamente con la densidad, asociación que ha sido interpretada como una disyuntiva entre la calidad de tejido y su abundancia (Rosell et al. 2014). Esta disyuntiva se ha atribuido básicamente a que una mayor inversión en masa por volumen debería de ralentizar el crecimiento (Enquist et al. 1999). En este trabajo, de manera contraria a lo esperado, no se detectó la disyuntiva entre el grosor absoluto y la densidad de la corteza ( $r=0.08$ ,  $P>0.05$ ), resultado que difiere de lo encontrado por Rosell et al. (2014), quienes documentaron una correlación negativa entre el grosor de la corteza y la densidad. Este último trabajo fue realizado a nivel de las ramas, mientras que los datos en la presente investigación provienen de tallos principales. Es posible que esta disyuntiva presente en las ramas se oscurezca más tardíamente en la ontogenia, cuando hay una mayor producción de corteza externa. Este oscurecimiento podría explicar la falta de correlación detectada en esta investigación.

La densidad de un tejido es una propiedad emergente influenciada por características anatómicas (Ziemińska et al. 2013). Por ejemplo, se ha demostrado que la densidad de la madera está generalmente bien correlacionada con las propiedades de las fibras, especialmente con la fracción de la pared (Martínez-Cabrera et al. 2009). Este trabajo examina por primera vez la relación entre la densidad de la corteza y su estructura anatómica. Así, se detectó que la proporción de esclerénquima (fibras, esclereidas y fibroesclereidas) en la corteza se asoció de manera positiva con su densidad, tal como se predijo. También destacó la relación entre la densidad y el módulo de elasticidad de la corteza. Se sabe que tanto la densidad como la proporción de esclerénquima son propiedades que repercuten en las estrategias mecánicas de las plantas (Chave et al., 2009). Si la densidad de la madera y la corteza están correlacionadas, y si ambas se relacionan con la proporción de tejido con paredes gruesas, entonces las plantas tendrán mayor rigidez mecánica cuando el tejido esclerenquimático aumente en la corteza.

Además de la relación entre la densidad y la rigidez de la corteza, la densidad está asociada con otras funciones como el almacenamiento de agua, la protección y la fotosíntesis (Richardson et al. 2015; Rosell & Olson 2014; Lawes et al. 2011; Aschan & Pfanz 2003). Se ha reportado, por ejemplo, una disyuntiva funcional entre la densidad y el contenido de agua en la madera y la corteza (Rosell et al, 2014). En coincidencia con lo publicado, se detectó una disyuntiva entre la densidad y el contenido de agua tanto en la corteza como en la corteza interna y la madera de las especies estudiadas. Esta disyuntiva se atribuye, principalmente, a que el desempeño de varias funciones en la corteza puede conducir a disyuntivas en la asignación de recursos (Niklas 2013). Así, el almacenamiento se ve favorecido por células con lumen amplio, mientras que el un mayor soporte mecánico se logra con el engrosamiento de las paredes celulares (Rosell et al. 2014; Ziemińska et al. 2013; Niklas 1999). Por lo que resulta imposible maximizar tanto el almacenamiento y el soporte mecánico, ya que se genera un dilema entre la asignación de espacio de paredes rígidas vs la apertura de lumenes de las células (Castorena 2016, Rosell et al. 2012).

Además del almacenamiento de agua, la corteza parece desempeñar un papel muy importante en el almacenamiento de carbohidratos solubles y almidón (Jiménez-Vera 2017). La gran cantidad de tejido vivo de la corteza podría estar determinando la abundante

presencia de carbohidratos que usualmente se aprecia en un corte anatómico por la presencia de gránulos de almidón. No obstante, no se detectaron asociaciones significativas entre las proporciones de parénquima radial ni de células axiales de paredes delgadas con el contenido de almidón. Solamente la proporción de floema presentó una ligera tendencia positiva con el contenido de almidón. Es importante señalar que, aunque la corteza sea un tejido muy importante en el almacenamiento de fuentes de energía, los carbohidratos solubles y el almidón difieren mucho en su estructura y función (Jiménez-Vera 2017). Por una parte, se reconoce que los carbohidratos solubles se constituyen de moléculas móviles que desempeñan funciones fisiológicas más activas (Plavcová & Jansen 2015). En contraste, el almidón es considerado la principal reserva de energía a largo plazo (Plavcová & Jansen 2015). Además, los eventos fenológicos, la cercanía con los sumideros de carbono y el proceso fotosintético que desempeñan algunas cortezas contribuyen de manera significativa al aumento de carbohidratos solubles (Jiménez-Vera, 2017).

Tanto la densidad, el módulo de elasticidad y el contenido de agua covarían fuertemente en la corteza y la madera (Cuadro 11) (Rosell et al. 2014; Poorter et al. 2014). Esta fuerte covariación podría explicarse por varias causas que no se excluyen mutuamente. Una de ellas es que tanto la madera como el floema secundario se producen a partir de las mismas células iniciales cambiales (Schweingruber et al. 2006) y la similitud entre ambos tejidos podría surgir de los vínculos de desarrollo (Olson 2009). Además, la covariación de la madera y la corteza también podría ser el resultado de la coordinación funcional (Olson & Rosell 2006). Lo que podría implicar la inclusión de la corteza en el espectro de variación que ha sido descrito en la madera (Reich 2014; Chave et al. 2009).

Además de las asociaciones funcionales en la corteza y de la coordinación funcional entre rasgos de la corteza con rasgos de la madera, las asociaciones de la corteza con las hojas pueden influir en los patrones de variación en el grosor la corteza (Rosell et al. 2014; Méndez-Alonzo et al. 2012). Si bien en este proyecto no se registraron relaciones significativas entre ambas partes, se detectaron ciertas tendencias que podrían indicar patrones de coordinación. Por ejemplo, el área foliar presentó una tendencia positiva con el grosor absoluto de corteza interna, que como ya se mencionó podría deberse a cuestiones metabólicas del transporte de fotosintatos. También se registró una tendencia negativa pero

no significativa entre la densidad de la madera y la longitud de las hojas. De igual manera, se detectaron algunas tendencias que relacionan rasgos del espectro económico de los tallos con el de las hojas. Estas tendencias se identificaron entre la longitud foliar y la densidad, un rasgo clave del espectro de la economía de la madera (Chave et al. 2009). Sin embargo, la variación en los espectros económicos de la madera y las hojas es particularmente sensible a la temperatura y a las fluctuaciones en la disponibilidad de agua (Chave et al. 2009; Wright et al. 2004)

Resulta evidente que la evaluación de las asociaciones entre los rasgos funcionales y estructurales de la corteza con rasgos de la madera y las hojas mejora la comprensión de cómo interactúa la corteza con el funcionamiento de toda la planta, por lo que se requiere un mejor entendimiento de los principios generales de asignación de recursos entre hojas, madera y corteza, que en conjunto controlan los flujos de agua y todos los compuestos metabólicos, y por lo tanto determinan el crecimiento de las plantas leñosas (Zhang et al. 2016). Aunque las asociaciones entre los rasgos varían en intensidad, en conjunto apuntan a una red de asociaciones que probablemente juega un papel importante en la definición de los patrones de variación en la corteza de las angiospermas leñosas.

## **CONCLUSIONES**

- Es indispensable considerar aspectos estructurales de la corteza para esclarecer los patrones y las causas de la gran variación que observamos en su grosor. Resulta imposible señalar una sola región anatómica que por sí misma determine la gran variación en el grosor de la corteza
- A pesar de que se ha señalado que el diámetro del tallo es el factor principal en determinar el grosor de la corteza, los factores ambientales también parecen influir en los patrones de variación y sus regiones anatómicas. Estos patrones resultaron evidentes cuando se estandarizó el grosor de la corteza por el diámetro del tallo y cuando se realizaron las comparaciones a nivel de regiones anatómicas entre los diferentes tipos de vegetación

- La mayor variación de los rasgos estructurales de la corteza se concentró a nivel interespecífico, lo que indica que existe una mayor variación en las comunidades que entre ellas
- Debido a la compleja estructura anatómica y a la naturaleza multifuncional de la corteza una única dimensión no podría capturar toda la serie de rasgos y disyuntivas asociadas su variación, por ello la coordinación funcional de la corteza con otras partes de la planta como la madera y las hojas es necesaria para esclarecer la red de rasgos funcionales que participan en la economía de los tallos, las hojas y a nivel de toda la planta
- Finalmente, resulta evidente que se debe seguir avanzando en un mayor entendimiento de la fisiología de la corteza y de sus regiones anatómicas, en particular el estudio del floema secundario resulta primordial para seguir comprendiendo más detalles de su funcionamiento que podrán revelar estrategias evolutivas, adaptativas y ecológicas de la corteza.

## REFERENCIAS

- Ackerly, D., 2004. Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), pp.25–44.
- Adler, P.B. et al., 2013. Trait-based tests of coexistence mechanisms. *Ecology Letters*, 16(10), pp.1294–1306.
- Albert, C.H. et al., 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24(6), pp.1192–1201.
- Angyalossy, V. et al., 2016. IAWA List of Microscopic Bark Features. *IAWA Journal*, 37(4), pp.517–615.
- Aschan, G. & Pfanz, H., 2003. Non-foliar photosynthesis a strategy of additional carbon acquisition. *Flora*, 198, pp.81–97.
- Auger, S. & Shipley, B., 2013. Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, pp.419–428.
- Ávila-Lovera, E. et al., 2017. Stem photosynthesis and hydraulics are coordinated in desert plant species. *New Phytologist*, 216(4), pp.1119–1129.
- Bakker, M.A. et al., 2011. Leaf economics traits predict litter decomposition of tropical plants and differ among land use types. *Functional Ecology*, 25(3), pp.473–483.
- Baraloto, C. et al., 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters*, 13, pp.1338–1347.
- Batalha, M.A. et al., 2011. Phylogeny, traits, environment, and space in cerrado plant communities at Emas National Park (Brazil). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(11), pp.949–956.
- de Bello, F. et al., 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodivers Conserv*, 19, pp.2873–2893.
- Beyschlag, W. & Ryel, R.J., 2007. Plant physiological ecology: an essential link for integrating across disciplines and scales in plant ecology. *Flora*, 202, pp.608–623.
- Bolnick, D.I. et al., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(4), pp.183–192.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. 2005. Fire as a global ‘herbivore’: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 20, pp. 387–394.

- Bosio, F. et al., 2016. Periodicity and environmental drivers of apical and lateral growth in a Cerrado woody species. *Trees*, 30, pp. 1495–1505.
- Brando, P.M. et al., 2012. Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: the roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Global Change Biology*, 18, pp.630–641.
- Bucci, S.J. et al., 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology*, 24, pp.891–899.
- Cadotte, M.W. et al., 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 30(9), pp.510–511.
- Cadotte, M.W. & Tucker, C.M., 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6), pp.429–437.
- Carlquist, S., 1982. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. *Stain Technol*, 57, pp.311–317.
- Carlquist, S., 2001. Comparative Wood Anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood, New York: Springer-Verlag.
- Chave, J. et al., 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, pp.351–366.
- Cianciaruso, M. V. et al., 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: Moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(3), pp.205–216.
- Clark, J.S., 2016. Why species tell more about traits than traits about species: predictive analysis. *Ecology*, 97(8), pp.1979–1993.
- Clarke, P.J. et al., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197, pp.19–35.
- Cornelissen, J.H.C. et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant function. *Australian Journal of Botany*, 55, pp.335–380.
- Corner, E., 1949. The Durian theory, or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 13 pp. 368–414.
- Costa, C.G. et al., 1997. Bark anatomy of arborescent leguminosae of cerrado and gallery forest of central Brazil. *IAWA Journal*, 18(4), pp.385–399.
- Crivellaro, A. & Schweingruber, F.H., 2013. Atlas of Wood, Bark and Pith Anatomy of

Eastern Mediterranean Trees and Shrubs: Springer-Verlag. Berlin.

- Dantas, V.D.L. & Pausas, J.G., 2013. The lanky and the corky: fire-escape strategies in savanna woody species. *Journal of Ecology*, 101, pp.1–8.
- Diaz S, et al., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, pp.113–122
- Díaz, S. et al., 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), pp.20684–20689.
- Díaz, S. et al., 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, pp.167–183.
- Díaz, S. & Cabido, M., 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution*, 16(11), pp.646–655.
- Donovan, L.A. et al., 2011. The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology and Evolution*, 26(2), pp.88–95.
- Dwyer, J.M. & Laughlin, D.C., 2017. Constraints on trait combinations explain climatic drivers of biodiversity: the importance of trait covariance in community assembly. *Ecology Letters*, 20(7), pp.872–882.
- Enquist, B.J. et al., 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature*, 401, pp. 907–911.
- Escudero, A. & Valladares, F., 2016. Trait-based plant ecology: moving towards a unifying species coexistence theory. *Oecologia*, 180(4), pp.919–922.
- ESRI. 2006. ArcGIS v. 9.2. Redlands, CA, USA: Environmental Systems Research Institute. Evert.
- Evert, R.F. & Eichhorn, S.E., 2006. Esau's plant anatomy. Meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development, Jhon Wiley & Sons. New Jersey.
- Falster, D.S. & Westoby, M., 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(7), pp.337–343.
- Freschet, G.T. et al., 2010. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98(2), pp.362–373.
- Freschet, G.T. et al., 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26(1), pp.56–65.



- Furuno, T., 1990. "Bark structure of deciduous broad-leaved trees grown in the San'in Region, Japan". *IAWA Bulletin*, 11(3): pp. 239-254
- Gartner, B.L., 2002. Sapwood and inner bark quantities in relations to leaf area and wood density in Douglas-fir. *IAWA Journal*, 23(3), pp.267–285.
- Gärtner, H., Lucchinetti, S. & Schweingruber, F.H., 2014. New perspectives for wood anatomical analysis in dendrosciences: The GSL1-microtome. *Dendrochronologia*, 32(1), pp.47–51.
- Gillison, A.N., 2013. Plant functional types and traits at the community, ecosystem and world level. In E. van der Maarel & J. Franklin, eds. *Vegetation Ecology*. Queensland, Australia: John Wiley & Sons, pp. 347–386.
- Graves, S.J. et al., 2014. Outer bark thickness decreases more with height on stems of fire-resistant than fire-sensitive Floridian oaks (*Quercus* spp.; Fagaceae). *American Journal of Botany*, 101(12), pp.1–6.
- Grime, J.P. et al., 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, 79, pp. 259–281.
- Hart, S.P. et al., 2016. How variation between individuals affects species coexistence. *Ecology Letters*, 19(8), pp.825–838.
- Hedge, V. et al., 1998. Variation in bark thickness in a tropical forest community of Western Ghats in India. *Functional Ecology*, 12(2), pp.313–318.
- Hempson, G.P. et al., 2014. Comparing bark thickness: testing methods with bark-stem data from two South African fire-prone biomes. *Journal of Vegetation Science*, 25(5), pp.1247–1256.
- Hijmans R.J. et al., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25, pp.1965–1978.
- Hoffmann, W.A. et al., 2012. Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters*, 15(7), pp.759–768.
- Hoffmann, W.A. et al., 2009. Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, 90(5), pp.1326–1337.
- Hoffmann, W.A. & Solbrig, O.T., 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management*, 180, pp.273–286.
- Hölttä, T. et al., 2013. Scaling of xylem and phloem transport capacity and resource usage with tree size. *Frontiers in Plant Science*, 4, pp.1–19.

- Hölttä, T. et al., 2014. Ecophysiological aspects of phloem transport in trees. In M. Tausz & N. Grulke, eds. *Trees in a changing environment. Ecophysiology, adaptation and future survival*.
- Hooper, D.U. et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), pp.3–35.
- Hulshof, C.M. et al., 2013. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), pp.921–931.
- Jardel, E.J. et al., 2009. Regímenes de fuego en ecosistemas forestales de México. In "Impacto ambiental de incendios forestales", pp. 73-100. Mundiprensa, INIFAP. México
- Jensen, K.H. et al., 2012. Universality of phloem transport in seed plants. *Plant, Cell and Environment*, 35(6), pp.1065–1076.
- Johnson, M.T.J. & Stinchcombe, J.R., 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(5), pp.250–257.
- Junikka, L., 1994. Survey of english macroscopic bark terminology. *IAWA Journal*, 15(1), pp.3–45.
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules – 2 goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, pp.157–164.
- Keeley, J.E. et al., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), pp.406–411.
- Keeley J.E. et al., 2012. Fire in Mediterranean ecosystems: ecology, evolution and management. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Kichenin, E. et al., 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 27(5), pp.1254–1261.
- Kolokotronis, T. et al., 2010. Curvature in metabolic scaling. *Nature*, 464(7289), pp.753–756.
- Kozlowski, T.T., 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology*, 1(1), pp.1–29.
- Kraft, N.J.B. et al., 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(3), pp.797–802.

- Kramer-Walter, K.R. et al., 2016. Root traits are multidimensional: specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*, 104(5), pp.1299–1310.
- Lawes, M.J., et al., 2011. Bark thickness determines fire resistance of selected tree species from fire-prone tropical savanna in north Australia. *Plant Ecology*, 212(12), pp.2057–2069.
- Lawes, M.J., et al., 2011. How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, 2(4), pp.1–13.
- Lawes, M.J., 2013. Costs and benefits of relative bark thickness in relation to fire damage: a savanna/forest contrast. *Journal of Ecology*, 101(2), pp.517–524.
- Levine, J.M., 2016. A trail map for trait-based studies. *Nature*, 529, pp.163–164.
- Losos, J.B., 2008. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, pp.995–1007.
- Lucas, W.J. et al., 2013. The plant vascular system: evolution, development and functions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 55(4), pp.294–388.
- Martínez-Cabrera, H.I. et al., 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, 96(8), pp.1388–1398.
- Martínez-Garza, C., et al., 2013. Drought mortality of tree seedlings in an eroded tropical pasture. *Land degradation & Development*, 24(3), pp.287-295.
- McGill, B.J. et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), pp.178–185.
- Méndez-Alonzo, R. et al., 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), pp.2397–406.
- Messier, J. et al., 2016. Trait variation and integration across scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, 39, pp.1–13.
- Messier, J. et al., 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13(7), pp.838–848.
- Miller, P. M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 15, pp.179–188.
- Moles, A.T. et al., 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97(5), pp.923–

- Mommer, L. & Weemstra, M., 2012. The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytologist*, 195, pp.725–727.
- Moran, E.V., et al., 2016. Intraspecific trait variation across scales: implications for understanding global change responses. *Global Change Biology*, 22(1), pp.137–150.
- Moritz M.A., et al., 2005. Wildfires, complexity, and highly optimized tolerance. *PNAS*, 102, pp.17912–917.
- Murphy B.P., et al., 2013. Fire regimes of Australia: a pyrogeographic model system. *Journal of Biogeography* 40: 1048–1058
- Muscarella, R. & Uriarte, M., 2016. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proc. R. Soc. B*, 283, pp.20152434.
- Niklas, K.J., 2013. Biophysical and size-dependent perspectives on plant evolution. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), pp.4817–4827.
- Niklas, K.J., 1999. The mechanical role of bark. *American Journal of Botany*, 86(4), pp.465–469.
- Olson, M. E. & Rosell J. A., 2006. Using heterochrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family Moringaceae. *Evolution*, 60, pp 724–734.
- Olson, M. et al., 2009. Universal foliage–stem scaling across environments and species in dicot trees: plasticity, biomechanics and Corner’s Rules. *Ecology Letters*, 12, pp. 210–219.
- Osnas, J.L.D. et al., 2013. Global leaf trait relationships: mass, area, and the leaf economics spectrum. *Science*, 340, pp.741–744.
- Paine, C.E.T. et al., 2010. Functional explanations for variation in bark thickness in tropical rain forest trees. *Functional Ecology*, 24(6), pp.1202–1210.
- Pausas, J.G., 2015. Bark thickness and fire regime. *Functional Ecology*, 29(3), pp.315–327.
- Pausas, J.G., 2017. Letters Bark thickness and fire regime : another twist. *New Phytologist*, 213, pp.13–15.
- Pérez-Ramos, I.M. et al., 2012. Evidence for a “plant community economics spectrum” driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 100(6), pp.1315–1327.

- Pfanz, H. et al., 2002. Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften*, 89(4), pp.147–162.
- Pfautsch, S. et al., 2016. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus* F. Lloret, ed. *Ecology Letters*, 19(3), pp.240–248.
- Pigliucci, M., 2003. Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes. *Ecology Letters*, 6, pp.265–272.
- Poorter, L. et al., 2006. Architecture of 54 moist-for- est tree species: traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology*, 87, pp. 1289–1301
- Poorter, L. et al., 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology*, 28(1), pp.232–242.
- Pyne, S. J. et al., 1996. Introduction to Wildland Fire (Wiley, New York), p. 769.
- Quinn, G.P. & Keough, M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*, New York: Cambridge University Press.
- Quintanar, A. et al., 2004. Anatomía e histoquímica de la corteza de cinco especies de Moraceae. *Polibotánica*, 17, pp.15–38.
- Reich, P.B., 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, pp.1955–1969.
- Reich, P.B., 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), pp.275–301.
- Richardson, S.J. et al., 2015. Functional and environmental determinants of bark thickness in fire-free temperate rain forest communities. *American Journal of Botany*, 102(10), pp.1590–1598.
- Romero, C., 2014. Bark structure and functional ecology. In *Bark: Use, Management, and Commerce in Africa*. pp. 5–25.
- Romero, C. & Bolker, B.M., 2008. Effects of stem anatomical and structural traits on responses to stem damage: an experimental study in the Bolivian Amazon. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(3), pp.611–618.
- Rosell, J. A. et al., 2015. Bark ecology of twigs vs. main stems: functional traits across eighty-five species of angiosperms. *Oecologia*, 178(4), pp.1033–1043.
- Rosell, J. A. et al., 2014. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, 201(2), pp.486–497.

- Rosell, J. A., 2016. Bark thickness across angiosperms: more than just fire. *New Phytologist*, 211(1), pp.90-102
- Rosell, J.A. et al., 2017. Exploring the bark thickness–stem diameter relationship: clues from lianas, successive cambia, monocots and gymnosperms. *New Phytologist*, 215(2), pp.569–581.
- Rosell, J.A. & Olson, M.E., 2014. The evolution of bark mechanics and storage across habitats in a clade of tropical trees. *American Journal of Botany*, 101(5), pp.764–777.
- Roth, I., 1981. Structural patterns of tropical barks, Berlin, Alemania: Gebrüder Borntraeger.
- Roumet, C. et al., 2016. Root structure-function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210(3), pp.815–826.
- Ruzin SE. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford, UK: Oxford University Press
- Ryan, M.G. & Asao, S., 2014. Phloem transport in trees. *Tree Physiology*, 34(1), pp.1–4.
- Saldaña, A., 2013. Relación entre riqueza de especies y diversidad funcional de atributos foliares en dos ensambles de especies siempreverdes de un bosque templado lluvioso. *Gayana Botanica*, 70(2), pp.177–186.
- Salgado Negret, B., 2015. *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*, Bogotá, D.C. Colombia: Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt.
- Savage, J.A. et al., 2016. Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: How does phloem physiology affect plant ecology? *Plant, Cell and Environment*, 39(4), pp.709–725.
- De Schepper, V. et al., 2013. Phloem transport: A review of mechanisms and controls. *Journal of Experimental Botany*, 64(16), pp.4839–4850.
- Schindelin, J. et al., 2012. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis, *Nature methods*, 9(7), pp.676-682.
- Schneider, C.A., et al., 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), pp.671–675.
- Scholz, F.G. et al., 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell and Environment*, 30(2), pp.236–248.

- Schweingruber, et al., 2006. Atlas of woody plant stems. Evolution, structure and environmental modifications, Berlin, Alemania.
- Schwilk, D.W. et al., 2013. Oak bark allometry and fire survival strategies in the Chihuahuan Desert Sky Islands, Texas, USA. *PLoS ONE*, 8(11).
- Siefert, A. et al., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12), pp.1406–1419.
- Siefert, A. et al., 2014. Community functional responses to soil and climate at multiple spatial scales: when does intraspecific variation matter? S. Rutherford, ed. *PLoS ONE*, 9(10).
- Silva, I.A. & Batalha, M.A., 2010. Woody plant species co-occurrence in Brazilian savannas under different fire frequencies. *Acta Oecologica*, 36(1), pp.85–91.
- Song, Y. et al., 2014. Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2), pp.85–91.
- Spicer, R. & Groover, A., 2010. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *New Phytologist*, 186(3), pp.577–592.
- Srivastava, L.M., 1964. Anatomy, chemistry and physiology of bark, London.
- Sterck, F. et al., 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(51), pp.20627–20632.
- Teskey, R.O. et al., 2008. Origin, fate and significance of CO<sub>2</sub> in tree stems. *New Phytologist*, 177,17–32
- Tomlinson, K.W. et al., 2013. Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology*, 101(2), pp.430–440.
- Trockenbrodt, M., 1991. Qualitative structural changes during bark development in *Quercus rubor*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula* y *Betula pendula*. *IAWA Journal*, 12(1), pp.5–22.
- Trockenbrodt, M., 1994. Quantitative changes of some anatomical characters during bark development in *Quercus robur*, *Ulmus glabra*, *Populus tremula* and *Betula pendula*. *IAWA Journal*, 15(4), pp.387–398.
- Trockenbrodt, M., 1990. Survey and discussion of the terminology used in bark anatomy. *IAWA Journal*, 11(2), pp.141–166.
- Turner IM. 2001. The ecology of trees in the tropical rain forest Cambridge: Cambridge

University Press.

- Van Bel, A.J.E., 1999. Evolution , polymorphology and multifunctionality of the phloem system. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(2), pp.163–184.
- Van Bel, A.J.E., 2003. The phloem, a miracle of ingenuity. *Plant, Cell and Environment*, 26(1), pp.125–149.
- Violle, C. et al., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), pp.882–892.
- Violle, C. et al., 2012. The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27(4), pp.244–252.
- Visser, M.D. et al., 2016. Functional traits as predictors of vital rates across the life cycle of tropical trees. *Functional Ecology*, 30, pp.168–180.
- Walker, A.P. et al., 2017. Trait covariance: the functional warp of plant diversity? *New Phytologist*, 216(4), pp.976–980.
- Westoby, M. et al., 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33, pp.125–159.
- Westoby, M. & Wright, I.J., 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), pp.261–268.
- Williams, V.L. et al., 2007. Relationship between bark thickness and diameter at breast height for six tree species used medicinally in South Africa. *South African Journal of Botany*, 73(3), pp.449–465.
- Williamson, B.G. & Wiemann, M.C., 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), pp.519–524.
- Wright, I.J. et al., 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99(5), pp.1003–1015.
- Wright, I.J. et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, pp.821–827.
- Yáñez-Espinosa, L., et al., 2008. The effect of prolonged flooding on the bark of mangrove trees. *Trees - Structure and Function*, 22(1), pp.77–86.
- Yáñez-Espinosa, L., et al., 2001. Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. *Trees - Structure and Function*, 15(2), pp.91–97.
- Zhang, L. et al., 2016. Functional ratios among leaf, xylem and phloem areas in branches change with shade tolerance, but not with local light conditions, across temperate tree

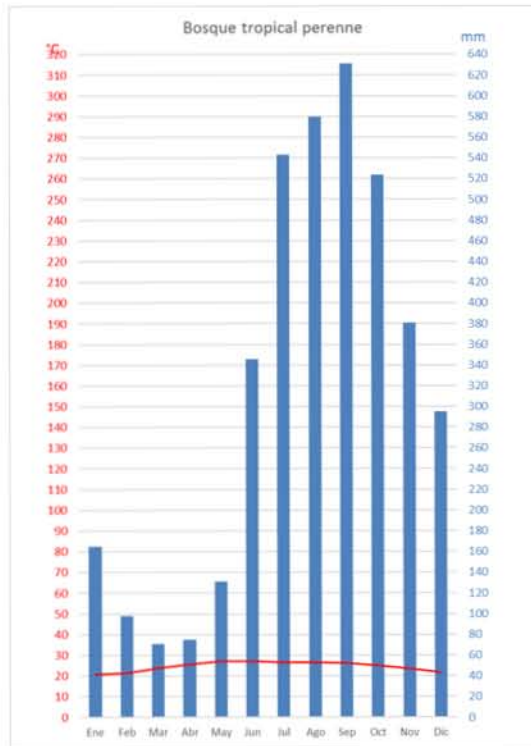
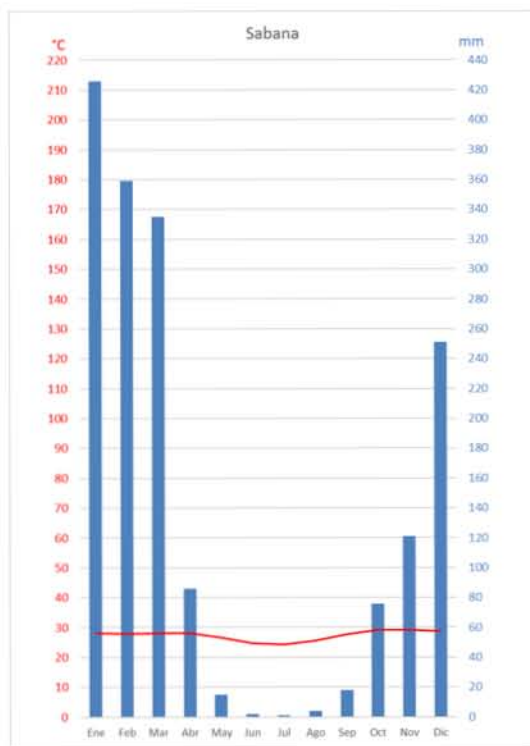
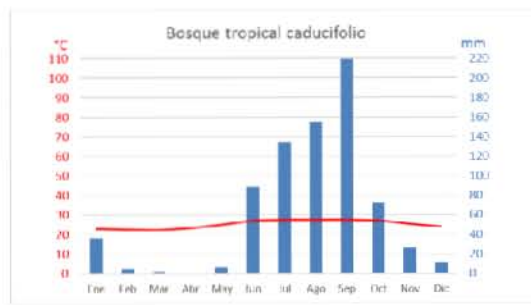
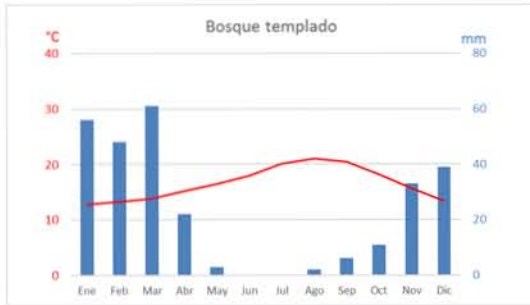


species. *New Phytologist*, 209(4), pp.1566–1575.

Ziemińska, K. et al., 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, 5, pp.1–14.

# ANEXO I

Climogramas de los cinco tipos de vegetación.



## ANEXO II

Información taxonómica y biológica de las especies de estudio.

Especie	Autor	Familia	Orden	Vegetación	Diámetro (cm)	Altura (m)	Forma de crecimiento	Fenología
<i>Acacia latescens</i>	Benth.	Leguminosae	Fabales	Sabana	6.63	10	Arbusto/ Árbol	Perennifolio
<i>Agonandra racemosa</i>	(DC.) Standl.	Opiliaceae	Santalales	B. caducifolio	11.23	5	Árbol	Caducifolio
<i>Alstonia actinophylla</i>	(A. Cunn.) K. Schum.	Apocynaceae	Gentianales	Sabana	16.53	25	Arbusto/ Árbol	Subperennifolio
<i>Amphipterygium adstringens</i>	(Schltdl.) Standl.	Anacardiaceae	Sapindales	B. caducifolio	18.9	10	Árbol	Caducifolio
<i>Astragalus circumdatus</i>	Greene	Leguminosae	Fabales	B. templado	-	-	Arbusto	Perennifolio
<i>Bouvardia ternifolia</i>	(Cav.) Schltdl.	Rubiaceae	Gentianales	Matorral	0.9	1.5	Arbusto	Perennifolio
<i>Brachychiton paradoxus</i>	Schott & Endl.	Malvaceae	Malvales	Sabana	10.67	6	Arbusto	Caducifolio
<i>Buchanania obovata</i>	Engl.	Anacardiaceae	Sapindales	Sabana	12.97	15	Arbusto/ Árbol	Subcaducifolio
<i>Buddleja cordata</i>	Kunth	Scrophulariaceae	Lamiales	Matorral	24.63	6	Arbusto/ Árbol	Caducifolio
<i>Bursera cuneata</i>	(Schltdl.) Engl.	Burseraceae	Sapindales	Matorral	22.8	3	Árbol	Caducifolio
<i>Bursera heteresthes</i>	Bullock	Burseraceae	Sapindales	B. caducifolio	6.8	15	Árbol	Caducifolio
<i>Bursera simaruba</i>	(L.) Sarg.	Burseraceae	Sapindales	B. perenne	46.67	17.57	Árbol	Caducifolio
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Benth.	Leguminosae	Fabales	B. caducifolio	50.6	10	Árbol	Caducifolio
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	(Willd.) Spreng.	Bixaceae	Malvales	B. caducifolio	28.5	8	Árbol	Caducifolio
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	R.E.Fr.	Annonaceae	Magnoliales	B. perenne	23.43	18.27	Árbol	Perennifolio
<i>Dendropanax arboreus</i>	(L.) Decne. & Planch.	Araliaceae	Apiales	B. perenne	22.9	10.67	Árbol	Perennifolio
<i>Dussia mexicana</i>	(Standl.) Harms	Leguminosae	Fabales	B. perenne	133.27	27.53	Árbol	Perennifolio
<i>Erythrina americana</i>	Mill.	Leguminosae	Fabales	Matorral	33.83	5	Árbol	Caducifolio
<i>Eucalyptus tetradonta</i>	F. Muell.	Myrtaceae	Myrtales	Sabana	29.97	18	Árbol	Perennifolio

Especie	Autor	Familia	Orden	Vegetación	Diámetro (cm)	Altura (m)	Forma de crecimiento	Fenología
<i>Eysenhardtia polystachya</i>	(Ortega) Sarg.	Leguminosae	Fabales	Matorral	14.87	6	Arbusto/ Árbol	Perennifolio
<i>Ficus yoponensis</i>	Desv.	Moraceae	Rosales	B. perenne	74.23	24.73	Árbol	Perennifolio
<i>Frangula californica</i>	(Eschsch.) A. Gray	Rhamnaceae	Rosales	B. templado	5.1	2.6	Arbusto	Perennifolio
<i>Grevillea peridifolia</i>	Knight	Proteaceae	Proteales	Sabana	11.77	10	Arbusto/ Árbol	Subperennifolio
<i>Heliocarpus pallidus</i>	Rose	Malvaceae	Malvales	B. caducifolio	13.63	10	Árbol	Caducifolio
<i>Holodiscus dumosus</i>	(Nutt. ex Torr. & A. Gray) A. Heller	Rosaceae	Rosales	B. templado	-	2.4	Arbusto	Caducifolio
<i>Jacaratia mexicana</i>	A.DC.	Caricaceae	Brassicales	B. caducifolio	47.67	15	Árbol	Caducifolio
<i>Jatropha standleyi</i>	Steayerm.	Euphorbiaceae	Malpighiales	B. caducifolio	21.5	12	Árbol	Caducifolio
<i>Lophostemon lactifluus</i>	(F. Muell.) Peter G. Wilson & J. T. Waterh.	Myrtaceae	Myrtales	Sabana	21.6	13	Árbol	Subcaducifolio
<i>Myriocarpa longipes</i>	Liebm.	Urticaceae	Rosales	B. perenne	18.77	4.33	Arbusto	Perennifolio
<i>Omphalea oleifera</i>	Hemsl.	Euphorbiaceae	Malpighiales	B. perenne	54.13	19.33	Árbol	Caducifolio
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	(Engelm. Ex S. Watson) Britton & Rose	Cactaceae	Caryophyllales	B. caducifolio	33.83	15	Árbol	Perennifolio
<i>Penstemon centranthifolius</i>	(Benth.) Benth.	Plantaginaceae	Lamiales	B. templado	-	0.6	Arbusto	Perennifolio
<i>Persoonia falcata</i>	R. Br. nombre no resuelto	Proteaceae	Proteales	Sabana	6.8	9	Arbusto/ Árbol	Subperennifolio
<i>Petalostigma pubescens</i>	Domin	Picrodendraceae	Malpighiales	Sabana	12.67	7	Arbusto/ Árbol	Subcaducifolio
<i>Piper amalago</i>	L.	Piperaceae	Piperales	B. perenne	14.07	7.47	Arbusto/ Árbol	Perennifolio
<i>Planchonia careya</i>	(F. Muell.) R. Knuth	Lecythidaceae	Ericales	Sabana	7.67	15	Arbusto/ Árbol	Caducifolio
<i>Plumeria rubra</i>	L.	Apocynaceae	Gentianales	B. caducifolio	17.37	6.3	Árbol	Caducifolio
<i>Populus tremuloides</i>	Michx.	Salicaceae	Malpighiales	B. templado	40.77	14	Árbol	Caducifolio
<i>Quercus rugosa</i>	Née	Fagaceae	Fagales	Matorral	20.7	4.5	Árbol	Perennifolio
<i>Quercus chrysolepis</i>	Liebm.	Fagaceae	Fagales	B. templado	19.4	5	Árbol	Perennifolio

<b>Especie</b>	<b>Autor</b>	<b>Familia</b>	<b>Orden</b>	<b>Vegetación</b>	<b>Diámetro (cm)</b>	<b>Altura (m)</b>	<b>Forma de crecimiento</b>	<b>Fenología</b>
<i>Rhus ovata</i>	S. Watson	Anacardiaceae	Sapindales	B. templado	36.7	2	Arbusto	Perennifolio
<i>Salix lasiolepis</i>	Benth.	Salicaceae	Malpighiales	B. templado	3.5	6.4	Árbol	Caducifolio
<i>Salvia pachyphylla</i>	Epling ex Munz	Lamiaceae	Lamiales	B. templado	24.7	0.58	Arbusto	Perennifolio
<i>Saurauia yasicae</i>	Loes.	Actinidiaceae	Ericales	B. perenne	1.3	7.4	Arbusto/ Árbol	Perennifolio
<i>Sedum oxypetalum</i>	Kunth	Crassulaceae	Saxifragales	Matorral	29.9	1.5	Arbusto	Caducifolio
<i>Senecio praecox</i>	(Cav.) DC.	Compositae	Asterales	Matorral	6.57	3	Arbusto/ Árbol	Caducifolio
<i>Siparuna thecaphora</i>	(Poepp. & Endl.) A. DC.	Siparunaceae	Lurales	B. perenne	10.6	5.9	Arbusto/ Árbol	Perennifolio
<i>Symphoricarpos rotundifolius</i>	A. Gray	Caprifoliaceae	Dipsacales	B. templado	0.8	0.8	Arbusto	Caducifolio
<i>Tecoma stans</i>	(L.) Juss. ex Kunth	Bignoniaceae	Lamiales	Matorral	8.03	3	Arbusto	Perennifolio
<i>Wigandia urens</i>	(Ruiz & Pav.) Kunth	Boraginaceae	Boraginales	Matorral	12.73	3	Arbusto/ Árbol	Perennifolio