



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

CONSIDERACIONES METODOLÓGICAS PARA EL ANÁLISIS DE
LA DENSIDAD DE LA MADERA EN ESTUDIOS ECOLÓGICOS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

LUIS OCTAVIO ZAVALA LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO



CIUDAD UNIVERSITARIA, CIUDAD DE MÉXICO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

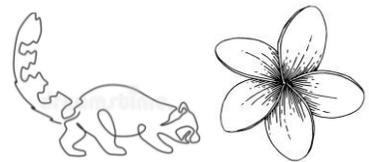
AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el apoyo recibido mediante el Proyecto PAPIIT IN217620.

A la UNAM y la Facultad de Ciencias, por brindarme los recursos para mi formación profesional.

A los miembros del jurado: Silvia Castillo, Irene Sánchez, Teresa Terrazas y Teodoro Carlón. Su atenta revisión contribuyó enormemente a la culminación del presente trabajo.

A cada uno de los profesores que contribuyeron a mi formación profesional durante la carrera de Biología. Particularmente a Alicia Callejas, por introducirme a la ecología, y a los profesores del taller de Investigación Ecológica en Poblaciones y Comunidades: Carlos Martorell, Jaime Zúñiga, Edgar González, Teresa Valverde, Consuelo Bonfil y Eduardo Pérez.



AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mis padres, Marisa y Luis, por su amor, sostén, guía y sacrificio. Todo lo que soy es gracias a ustedes. A mis abuelos, Eugenio, Graciela, Alicia y Jaime, por ser soporte, inspiración y refugio. A mis hermanos, César, Diana y Paulina, por su apoyo.

Al Dr. Jorge Meave, por su gran influencia en mi formación como biólogo, la confianza depositada en mí al incluirme en el Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal, su dirección en la elaboración del presente trabajo, y su amistad.

A Eunice Romero. Los obstáculos que enfrentó previamente en sus investigaciones y su amable respuesta a una solicitud de ayuda inspiraron la elaboración de esta tesis. A Edgar González, por sus enseñanzas sobre búsquedas sistemáticas de literatura.

A Sharon, Alexander, Mafer y Aline, los amigos con los que empecé la carrera y que desde entonces se quedaron en mi vida. A Lau, Beto, Sebas, y a todos mis amigos que me inspiran y hacen los días más bonitos. A todas las personas que en algún momento fueron importantes y dejaron su marca, aunque nuestros caminos terminaron divergiendo.

A Lizeth, por tu apoyo y amor.

Verdaderamente y mucho.



ÍNDICE

RESUMEN.....	6
1. INTRODUCCIÓN.....	8
1.1. INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA FUNCIONAL Y RASGOS FUNCIONALES	8
1.2. LA DENSIDAD DE LA MADERA COMO UN RASGO FUNCIONAL	10
1.3. OBSTÁCULOS METODOLÓGICOS EN LA MEDICIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	12
1.4. OBJETIVO	14
2. REVISIÓN DE LITERATURA	15
3. CONCEPTOS BÁSICOS PARA EL ESTUDIO DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	23
3.1. DENSIDAD Y GRAVEDAD ESPECÍFICA DE LA MADERA	23
3.1.1. Relaciones entre el contenido de humedad y el volumen y masa de la madera	24
3.1.2. Definiciones de densidad y gravedad específica de la madera con base en el contenido de humedad	27
3.2. FACTORES ANATÓMICOS QUE DETERMINAN LA DENSIDAD DE LA MADERA	30
3.2.1. Características y arreglo celulares	30
3.2.2. Influencia de los compuestos extraíbles no estructurales	31
3.3. VARIACIÓN GLOBAL DE LOS VALORES DE DENSIDAD DE LA MADERA	32
3.4. VARIACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA A NIVEL DE ÓRGANOS	33
3.4.1. Variación de la densidad de la madera en el eje radial	33
3.4.1.1. Anillos de crecimiento	34
3.4.1.2. Crecimiento concéntrico y excéntrico: madera de reacción.....	39
3.4.1.3. Densidad de la madera y clasificaciones de la madera por edad, posición y función.....	43
3.4.1.3.1. Madera juvenil y madera madura.....	43
3.4.1.3.2. Albura y duramen	46
3.4.1.4. Patrones de la variación radial de la densidad de la madera.....	47
3.4.2. Variación de la densidad de la madera en el eje longitudinal.....	48
3.4.3. Particularidades de la variación de la densidad de la madera en ramas y raíces	50
3.5. IMPLICACIONES DE LA VARIACIÓN EN LOS VALORES DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	55
4. MUESTREO PARA LA DETERMINACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	57
4.1. MÉTODOS PARA EL MUESTREO DE LA DENSIDAD DE LA MADERA.....	58
4.1.1. Métodos destructivos de extracción de muestras	59
4.1.2. Métodos no destructivos de extracción de muestras	60
4.1.2.1. Taladros de incremento.....	60
4.1.2.2. Accesorios y alternativas a los taladros de incremento.....	65
4.1.2.3. Métodos indirectos y no destructivos.....	65
4.1.2.3.1. Pilodyn	66
4.1.2.3.2. Resistógrafo	67
4.1.2.3.3. Torsiómetro	68
4.2. MUESTREO PARA LA MEDICIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA DE PLANTAS INDIVIDUALES	69
4.2.1. Muestreo en árboles	70
4.2.1.1. Variación radial	70
4.2.1.2. Variación longitudinal.....	74
4.2.2. Muestreo en arbustos	77
4.2.3. Muestreo en lianas.....	79
4.2.4. Muestreo en cactáceas	80
4.3. MUESTREO PARA LA MEDICIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA EN POBLACIONES Y COMUNIDADES.....	81
4.3.1. Tamaño de muestra en poblaciones	81
4.3.2. Valores promedio de la comunidad sin considerar la identidad específica	83
4.4. CONSIDERACIONES PARA EL TRANSPORTE Y ALMACENAMIENTO DE MUESTRAS	84

5. MEDICIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA EN LABORATORIO	86
5.1. MÉTODOS DIRECTOS PARA LA MEDICIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	86
5.1.1. Medición del volumen saturado.....	86
5.1.1.1. Saturación de las muestras.....	87
5.1.1.2. Métodos volumétricos.....	88
5.1.1.2.1. Desplazamiento de líquido.....	88
5.1.1.2.2. Método geométrico.....	89
5.1.2. Medición de la masa anhidra	90
5.2. SEGMENTACIÓN Y PONDERACIÓN DE LAS MUESTRAS DE MADERA	92
5.2.1. Remoción de la corteza y la médula.....	92
5.2.2. Segmentación de las muestras de madera.....	94
5.2.3. Ponderación de los valores de densidad de la madera	95
5.2.3.1. Ponderación por área transversal.....	95
5.2.3.2. Ponderación por volumen.....	98
5.3. MÉTODOS INDIRECTOS PARA LA DETERMINACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	99
5.3.1. Método de máximo contenido de humedad	100
5.3.2. Métodos indirectos de alta resolución	101
5.3.2.1. Densimetría de Rayos-X.....	101
5.3.2.2. Espectroscopía infrarroja.....	103
5.4. EFECTO DE LOS COMPUESTOS EXTRAÍBLES NO ESTRUCTURALES EN LA ESTIMACIÓN Y DETERMINACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	104
6. REFLEXIONES FINALES	109
6.1. ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LA DENSIDAD DE LA MADERA	109
6.2. RECOMENDACIONES GENERALES	111
6.2.1. Sugerencias metodológicas.....	111
6.2.2. Reporte de elementos básicos sobre la metodología empleada	113
6.3. LIMITACIONES DEL ESTUDIO: ¿CUÁNTA PRECISIÓN ES SUFICIENTE?	115
REFERENCIAS	118

RESUMEN

La densidad de la madera (masa anhidra contenida en un volumen saturado de madera) es un rasgo fundamental en estudios ecológicos porque su medición es barata, sus valores son una buena aproximación a las estrategias de las plantas y funciones de la madera, y es un elemento básico en las ecuaciones alométricas para estimar la biomasa. Sin embargo, es notable la ausencia de valores de densidad de la madera a nivel intra- e interespecífico y los existentes requieren ser examinados cuidadosamente debido a la falta de estandarización en su muestreo y cuantificación. En este trabajo se realizó una revisión de 327 artículos publicados en diversos campos de conocimiento y extraídos sistemáticamente de los buscadores científicos Scopus y Web of Science con el fin de identificar cómo se mide correctamente la densidad de la madera en plantas, incluyendo aquellas que no crecen como árboles, y relacionar los aspectos metodológicos principales de esta correcta medición al estudio de la densidad de la madera en ecología en un trabajo de referencia. Los aspectos metodológicos considerados en la revisión fueron el muestreo óptimo en órganos leñosos, individuos, poblaciones y comunidades, el procesamiento de muestras en laboratorio, y las ventajas y desventajas de los métodos alternativos al volumétrico-gravimétrico (Pilodyn, resistógrafo, torsiómetro, densimetría de Rayos-X y espectroscopía infrarroja), dependiendo del objetivo y de la escala de investigación. Los resultados revelaron divergencias importantes en los procedimientos para determinar la densidad de la madera; en especial, destacaron las discrepancias que existen respecto a la remoción de los extraíbles, la distinción de madera de reacción de madera que no lo es, el punto en el órgano que optimiza la captura de la variación longitudinal de este rasgo, la ponderación radial y por volumen de los valores de densidad de la madera, y el uso de valores de densidad de la madera entre distintos órganos leñosos como equivalentes sin conocer la relación entre ellos. Asimismo, manifestaron la ausencia de metodologías concretas para especies no

arbóreas y órganos leñosos que no son tallos, lo cual es alarmante porque en estos casos la densidad de la madera puede variar de forma particular. A partir de estos hallazgos, se hacen recomendaciones en el método que consideran los objetivos del estudio y el balance costo/precisión, a fin de homogeneizar la medición de este rasgo y reducir el error metodológico. Para permitir la identificación de los errores metodológicos como parte de la integración de información de la densidad de la madera en bases de datos, así como para lograr identificar si la variación observada en los valores de densidad de la madera o si las relaciones establecidas con las funciones y las estrategias ecológicas se deben a diferencias metodológicas, es necesario reportar más extensamente la información correspondiente al método utilizado para determinar la densidad de la madera. Finalmente, se considera necesario realizar investigaciones adicionales que identifiquen de forma cuantitativa el error provocado por los distintos errores metodológicos para justificar el esfuerzo inherente a su corrección en la medición.

Palabras clave: Densidad de la madera; gravedad específica de la madera; método; ecología; biomasa; alometría; medición

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Introducción a la ecología funcional y rasgos funcionales

La ecología funcional es una subdisciplina de la ecología que se consolida a finales de la década de 1980 a partir de tres ideas centrales: (1) los diferentes niveles de organización que abarca la ecología (individuos, poblaciones, comunidades, ecosistemas) cumplen funciones (*i.e.*, actividades específicas) dentro del siguiente nivel de mayor jerarquía y, por consiguiente, el funcionamiento de cada uno se puede explicar de forma mecanística (Calow, 1987; Garnier *et al.*, 2016); (2) el éxito de un organismo en un determinado hábitat se puede explicar a través de la relación entre sus rasgos y su adecuación (Calow, 1987; Meiners *et al.*, 2015); y (3) existen rasgos en cada organismo que están relacionados con una función o que representan una función en sí mismos (Garnier *et al.*, 2016).

Derivado del estudio de la relación entre los rasgos de los organismos y su adecuación surgió el concepto de rasgos funcionales. Una de las definiciones más aceptadas de este concepto en la comunidad científica es la de Violle *et al.* (2007), la cual establece que los rasgos funcionales son las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que influyen en los rasgos del desempeño (en plantas, estos son la biomasa vegetativa, producción reproductiva y la supervivencia) de los organismos y, por lo tanto, indirectamente en su adecuación. Los valores de los rasgos funcionales presentan variación intraespecífica (debido a la variabilidad genética y la plasticidad fenotípica de los organismos) e interespecífica, de modo que los atributos funcionales que se analizan en ecología siempre son los valores o estados medidos de un rasgo funcional en un momento y espacio determinado (Violle *et al.*, 2007).

El enfoque de la ecología funcional en el estudio de los rasgos de los organismos está conformado por tres elementos básicos (Keddy, 1992). El primero es la construcción de bases de datos de

rasgos, lo cual se logra midiendo los atributos funcionales para un gran número de especies utilizando protocolos estandarizados, lo que permite la comparación eficiente de los rasgos entre especies y ambientes. En el caso de las plantas vasculares, se han hecho esfuerzos para lograr esta estandarización, de los cuales dos de los ejemplos más conocidos son los trabajos de Cornelissen *et al.* (2003) y de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), quienes han inspirado el desarrollo de protocolos para la medición de los atributos funcionales de otros tipos de organismos (*e.g.*, Mallen-Cooper & Eldridge, 2016; Moretti *et al.*, 2017; Dawson *et al.*, 2019). El segundo elemento del enfoque del estudio de los rasgos funcionales consiste en la identificación de las relaciones entre los rasgos, lo cual hace posible, en caso de que la correlación entre ellos sea significativa, (1) estimar los valores de los rasgos a partir de otros (que pueden ser más simples y fáciles de medir); y (2) el reconocimiento de conjuntos (*suites*) de rasgos coordinados. El tercer elemento consiste en la determinación de la relación entre rasgos y el ambiente, a fin de identificar cómo la combinación de los atributos de estos rasgos determina la adecuación de un organismo en un contexto ambiental específico y los efectos de estos rasgos en las funciones ecosistémicas (Keddy, 1992; Meiners *et al.*, 2015; Bruelheide *et al.*, 2018).

Existe un gran abanico de rasgos funcionales. Algunos de ellos se basan en las características de las hojas para aproximarse a las funciones de estas, como es el tamaño foliar, que permite aproximarse a la función de adquisición de recursos, o la concentración foliar de nutrientes, que está relacionado con las tasas de descomposición de las hojas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Garnier *et al.*, 2016). Otros rasgos funcionales están basados en las características de las raíces y se relacionan con las funciones radiculares, como lo es el área radicular específica, relacionada con la competencia debajo del suelo (Garnier *et al.*, 2016), o el tiempo de vida de las raíces finas, relacionado con el flujo de carbono de las plantas hacia los suelos y la absorción de agua y

nutrientes de las raíces (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). El xilema secundario o madera también cuenta con una amplia variedad de rasgos funcionales, siendo uno de los más importantes la densidad de la madera (Chave *et al.*, 2009).

1.2. La densidad de la madera como un rasgo funcional

En un contexto ecológico, la densidad de la madera se suele definir como la proporción de masa anhidra (es decir, carente de agua) presente en una unidad de volumen saturado de madera (esto es, cuando las paredes celulares están saturadas con agua), y usualmente se expresa en g cm^{-3} o kg m^{-3} (Fournier *et al.*, 2013; Glass & Zelinka, 2021). Históricamente, el interés por cuantificar este rasgo surge en la industria maderera, ya que los profesionales de esta actividad lo identificaron como un indicador importante de la calidad y el uso potencial de la madera debido a su relación con otras propiedades físicas (Saranpaa, 2003). Aunque la densidad de la madera ya era una propiedad estudiada por los tecnólogos de la madera desde la primera mitad del siglo XX (*e.g.*, MacLean, 1932; Stamm, 1938; Paul, 1939; Turnbull, 1948), no es sino hasta la década de 1980 cuando comienza a incorporarse en estudios de ecología (*e.g.*, Lawton, 1984). Desde entonces, la densidad de la madera ha sido utilizada con mayor frecuencia como uno de los rasgos funcionales más comunes para aproximarse al desempeño de las plantas leñosas en distintos gradientes ambientales, las estrategias de historias de vida y ecológicas de las especies, y las funciones y servicios ecosistémicos (Chave *et al.*, 2009). Esto se debe a que la densidad de la madera ha sido relacionada con las tasas de crecimiento (King *et al.*, 2006; Osunkoya *et al.*, 2007; Visser *et al.*, 2016; Eller *et al.*, 2018) y de mortalidad de los árboles (Visser *et al.*, 2016; Greenwood *et al.*, 2017; Hietz *et al.*, 2017; Osazuwa-Peters *et al.*, 2017), los costos de construcción y mantenimiento del tallo, así como el soporte mecánico que este ofrece (Anten & Schieving, 2010; Larjavaara & Muller-Landau, 2010; Niklas & Spatz, 2010; Fournier *et al.*, 2013; Ziemińska *et al.*, 2013), la

arquitectura de los árboles (Aiba & Nakashizuka, 2009; Banin *et al.*, 2012; Iida *et al.*, 2012; Fajardo, 2022), la economía del agua (Chave *et al.*, 2009; Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Poorter *et al.*, 2010; Zanne *et al.*, 2010; Worbes *et al.*, 2013; Jiang *et al.*, 2020; Ziemińska *et al.*, 2020) y, por ende, con la fenología de especies leñosas (Galvão *et al.*, 2021; Luna-Nieves *et al.*, 2022); y, finalmente, con la resistencia de las plantas a la cavitación del xilema y la capacitancia de la albura, lo que a su vez ha sido relacionado también con la tolerancia de las plantas a la sequía (Hacke *et al.*, 2001; Markesteijn *et al.*, 2011; Janssen *et al.*, 2020; Rosner *et al.*, 2021; Liang *et al.*, 2021).

La existencia de estas relaciones se debe a que la densidad de la madera es una propiedad que surge de la diferenciación arquitectural del tallo. La densidad de la madera está principalmente determinada por el grosor de las paredes celulares y la composición de los distintos tipos celulares, siendo en las angiospermas el grosor de las paredes de las fibras, y en las gimnospermas el grosor de las paredes de las traqueidas los factores más determinantes de esta propiedad (Ziemińska *et al.*, 2013; De Mil *et al.*, 2018; Janssen *et al.*, 2020).

Además de las relaciones que guarda con el desempeño de las plantas, la densidad de la madera es una variable fundamental para lograr estimaciones precisas de la biomasa de plantas leñosas en comunidades y ecosistemas. Por ejemplo, los valores de densidad de la madera son imprescindibles para calibrar la tecnología LiDAR (*Light Detection and Ranging* o *Laser Imaging Detection and Ranging*), la cual tiene un gran potencial para lograr estimaciones más precisas de la biomasa (Henry *et al.*, 2010; Flores & Coomes, 2011; Chave *et al.*, 2014; Francis *et al.*, 2017; González Cásares *et al.*, 2017; Vieilledent *et al.*, 2018; Phillips *et al.*, 2019).

1.3. Obstáculos metodológicos en la medición de la densidad de la madera

Aunque las implicaciones funcionales de la densidad de la madera son relevantes para los estudios ecológicos, es necesario señalar que la medición de la densidad de la madera como parte de la investigación ecológica ha estado históricamente marcada por imprecisiones y errores metodológicos, lo cual se deriva de una falta de estandarización clara. Una de las críticas más importantes en este sentido está representada por el trabajo de Williamson y Wiemann (2010), quienes señalaron varios errores en la medición de la densidad de la madera en el campo de la ecología, haciendo referencia a las diferencias en los conceptos de densidad de la madera que se utilizan, el secado de la muestras bajo temperaturas y tiempos insuficientes para eliminar por completo su contenido de agua, la ausencia de muestras representativas que capturen la variación radial de la densidad de la madera en el tallo, el escaso número de individuos muestreados por especie, el uso de ramas para estimar la densidad de la madera del tallo sin conocer la relación existente entre la madera de uno y otro, y la inclusión de la corteza y/o la médula en la medición de esta variable. Estos errores han ocurrido a pesar de que los tecnólogos de la madera llevan décadas de ventaja con respecto a la medición de la densidad de la madera, y ellos ya han obtenido información y desarrollado estandarizaciones que pueden servir de base para la estandarización del método en ecología (Williamson & Wiemann, 2010; Romero *et al.*, 2020).

Retomando la mayoría de las críticas hechas por Williamson y Wiemann (2010), Pérez-Harguindeguy *et al.*, (2013) presentaron en su protocolo para la medición estandarizada de rasgos funcionales en plantas la sección *Stem-specific density*, en la que se describen métodos para la correcta medición de la densidad de la madera. Sin embargo, el trabajo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) no cubre otras cuestiones importantes que se tienen que considerar en ecología, que son la influencia que tienen los compuestos extraíbles no estructurales, conocidos como *extractives* en

inglés y los cuales van desde simples carbohidratos hasta resinas o ceras, en la medición de la densidad de la madera (Rowe, 1989), debido a que pueden provocar diferencias significativas en los valores de densidad de la madera dependiendo de si estos son extraídos previamente o no (Taylor *et al.*, 2002; Romero *et al.*, 2020); cómo capturar la variación de la densidad de la madera en el eje longitudinal de los órganos, en órganos que no son tallos (ramas y raíces) y en plantas que no crecen como árboles (lianas, arbustos, cactáceas); cómo saturar correctamente las muestras de madera; y la presencia de madera de reacción y cómo evitarla.

Aunque en las últimas décadas ha aumentado considerablemente el conocimiento de la densidad de la madera, y este aumento ha sido acompañado por la creación de bases de datos que resguardan los números crecientes de valores de densidad de la madera a nivel de especie, tales como la del Centro Internacional de Investigación Forestal (ICRAF) o la GlobAllomeTree (Henry *et al.*, 2013), aún existe una ausencia considerable de valores de densidad de la madera para la mayoría de las especies de plantas leñosas (Padilha & De Marco Júnior, 2018). Un ejemplo para entender la magnitud de este desconocimiento es el hecho de que TRY, una de las bases de datos con valores de densidad de la madera más grandes, ha recopilado la densidad de la madera para alrededor de 12800 especies (Kattge *et al.*, 2020), pero se calcula que existen alrededor de 73000 especies tan solo de árboles a nivel global (Cazzolla *et al.*, 2022). Al mismo tiempo, la información sobre la variación intraespecífica e intraindividual de la densidad de la madera es todavía más reducida, información que podría ayudar a mejorar las estimaciones de biomasa y a discernir las relaciones que tiene la densidad de la madera con otras variables (Swenson & Zambrano, 2017).

Debido a las razones expuestas arriba, obtener valores precisos de la densidad de la madera sigue siendo fundamental. Por ello, antes de formular un protocolo estandarizado, es necesario integrar la información de distintos campos de investigación para definir con la mayor precisión posible

tanto la toma de muestras en campo como la medición en laboratorio de las magnitudes que componen a la densidad de la madera, así como las cuestiones ya mencionadas que deben tomarse en cuenta para diferentes estudios en ecología. Además, debido a que gran parte del conocimiento actual sobre la densidad de la madera se ha construido a partir de métodos que difieren entre sí (Baker *et al.*, 2004), un trabajo de referencia que aborde el método adecuado para medir la densidad de la madera en ecología contribuiría como guía para valorar el método utilizado para medir los distintos valores específicos de densidad de la madera contenidos en las grandes bases de datos que son utilizadas en estudios ecológicos, con la finalidad de hacer las correcciones pertinentes o discernir qué valores son mejores que otros por haber usado un mejor método (Wiemann & Williamson, 2012a).

1.4. Objetivo

A partir de estos antecedentes, el objetivo del presente trabajo es integrar información proveniente de diversas fuentes y campos de investigación sobre el estudio de la densidad de la madera para identificar los principales aspectos metodológicos y proponer la correcta medición de este rasgo funcional en ecología, en un trabajo de referencia claro y conciso.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

Con el fin de recabar la mayor cantidad de información sobre los métodos para el muestreo y la medición de la densidad de la madera proveniente de tantos campos de investigación como fuera posible, el 20 de abril de 2021 se hizo una primera búsqueda de literatura en los servicios de información científica Web of Science (WoS, incluyendo las bases de datos Colección Principal de la WoS, Biological Abstracts, Current Contents Connect, Derwent Innovations Index, KCI - Korean Journal Database, Russian Science, Citation Index, SciELO Citation Index y Zoological Record) y de Scopus, con actualizaciones mensuales subsecuentes hasta el 20 de mayo de 2022, utilizando la siguiente cadena de búsqueda con operadores booleanos:

1. (Wood AND ((specific AND gravity) OR density) AND (procedure* OR method* OR technique* OR protocol* OR measur* OR consider* OR sampl* OR determin* OR guid*))

La cadena de búsqueda se aplicó para palabras clave o título de registros (se evitó incluir el resumen de estos, debido a la enorme cantidad de registros —más de 20 mil— de la búsqueda si se incluye este parámetro). Se aplicaron dos criterios de inclusión para los registros obtenidos: (1) que el trabajo estuviera disponible en versión digital, y (2) que el registro incluyera información relevante sobre el método para el muestreo y/o la medición de la densidad de la madera; en este aspecto, se dio preferencia a los registros que hubieran utilizado la definición de densidad de la madera como la masa anhidra entre el volumen saturado, de muestras de individuos en pie o leñados y cuya madera no hubiese sido procesada de manera industrial, lo cual excluye a los materiales de construcción, compuestos de materiales distintos a la madera, o madera tratada químicamente o térmicamente, por ejemplo. Esta decisión de selección se tomó para evitar la saturación de información redundante en estudios con condiciones, objetivos y variables distintas a los que normalmente se incluyen en estudios ecológicos.

Para cada trabajo analizado se examinaron los siguientes aspectos metodológicos: (1) el diseño de muestreo en comunidades o poblaciones; (2) las posiciones de muestreo en los distintos órganos leñosos; (3) la información de la variación y las fuentes de la densidad de la madera en los órganos leñosos; (4) los métodos de obtención de muestras y de recopilación de los datos necesarios en campo para estimar la densidad de la madera; (5) el método de saturación de las muestras de madera; (6) el método de medición volumen saturado (y la precisión reportada); (7) las consideraciones con respecto al secado de las muestras de madera; (8) el método de remoción de los compuestos extraíbles no estructurales; (9) la influencia de la presencia o remoción de los compuestos extraíbles no estructurales en la densidad de la madera; y (10) las consideraciones sobre el almacenamiento de las muestras. Si el trabajo revisado se limitaba a citar para su método trabajos previos sin hacer comentarios adicionales en los aspectos arriba mencionados, se excluyeron de la revisión.

A pesar de que esta primera búsqueda arrojó información de gran valor, durante su procesamiento surgieron numerosos obstáculos que no pudieron ser resueltos, particularmente en el caso del muestreo para formas de crecimiento diferentes de la arbórea (es decir, para arbustos, lianas y cactus), por lo que se procedió a hacer nuevas búsquedas más específicas para tratar de subsanar las deficiencias detectadas en la primera ocasión. Se realizaron tres nuevas búsquedas utilizando las siguientes cadenas con operadores booleanos en los campos de título, resumen y palabras clave:

2. cactaceae OR cact* AND (wood AND (density OR (specific gravity)))
3. liana* AND (wood AND (density OR (specific AND gravity)))
4. shrub* AND (Wood AND (density OR (specific AND gravity)))

A la lista de registros obtenidos se le aplicaron los dos mismos criterios de selección que a los recuperados con la búsqueda general, con la diferencia de que solo se consideraron si la densidad de la madera fue determinada en individuos o especies con la forma de crecimiento correspondiente a la cadena de búsqueda. Siguiendo los mismos criterios de la búsqueda principal, los registros fueron excluidos cuando el método que utilizaron lo referían a otros trabajos sin agregar comentarios o detalles, o sin hacer modificaciones. En el caso de la búsqueda correspondiente a cactáceas (2), se recuperaron 21 registros no repetidos, de los cuáles solo cuatro se ajustaron a nuestros criterios. La búsqueda enfocada en lianas (3) arrojó un total de 102 registros no repetidos que incluían estos términos en el título, el resumen o las palabras clave; de este total, 21 registros fueron considerados. Finalmente, la búsqueda referente a arbustos (4) detectó 633 registros no repetidos, de los cuales 38 cumplieron los criterios establecidos. Los registros repetidos entre cadenas de búsqueda fueron eliminados, lo que al final resultó en un total de 327 registros no repetidos (Figura 1). Únicamente cinco registros revisados se repitieron entre dos o más cadenas de búsqueda.

Para identificar el campo de procedencia de la información analizada, los registros obtenidos en cada búsqueda se dividieron utilizando dos criterios principales: (1) el enfoque del estudio, y (2) el método utilizado para la medición del volumen o para la medición o estimación de la densidad de la madera. De acuerdo con el enfoque del estudio, se dividió a los registros en cinco categorías: forestal, ecología, ciencia de materiales, dendrocronología y anatomía de la madera (Cuadro 1). De estas categorías, la mayor parte de los registros tuvo un enfoque forestal (146; Figura 2). La mayor parte de los registros revisados (154) se publicó del año 2010 al 2019 (Figura 3).

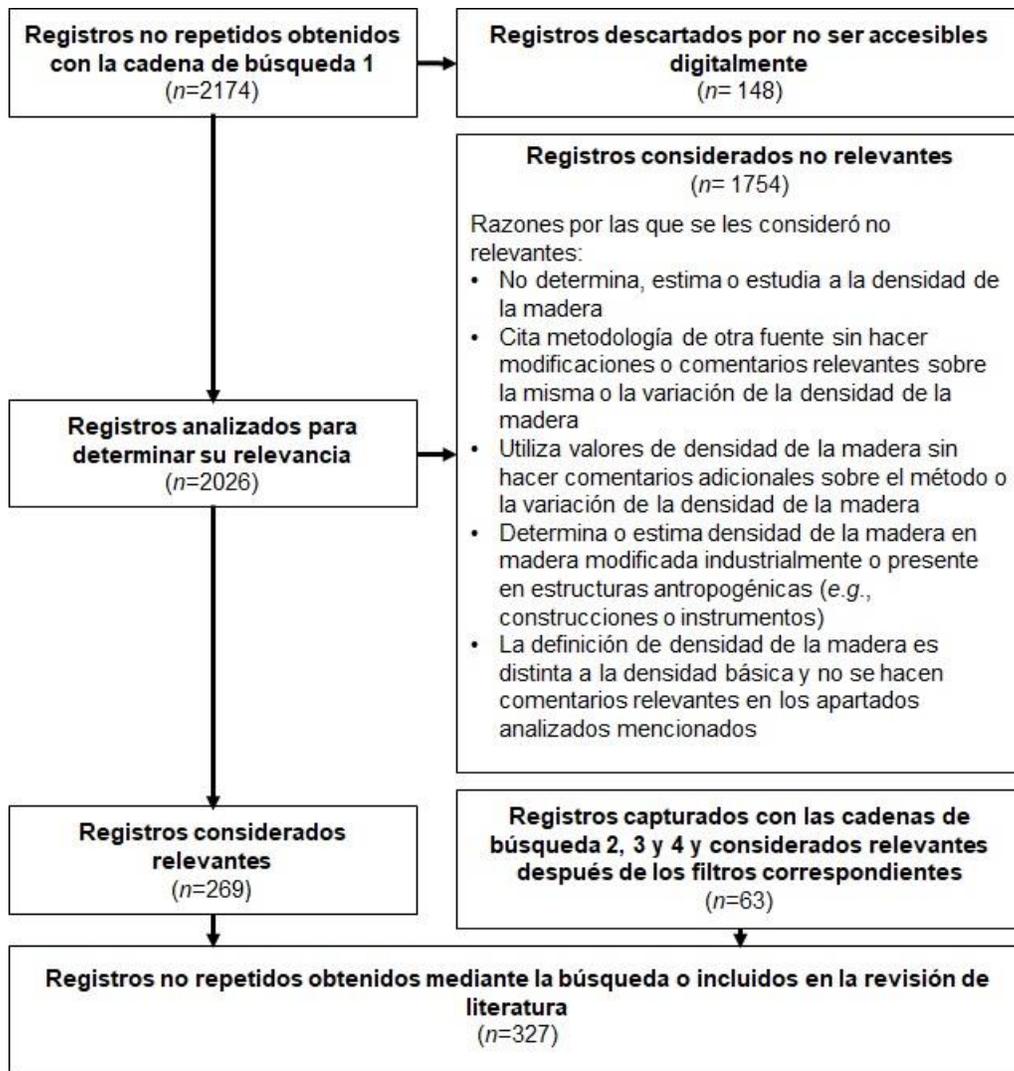


Figura 1. Diagrama de flujo del proceso de selección de registros (artículos, reportes, capítulos de enciclopedia o de libro) obtenidos mediante las cuatro cadenas de búsqueda.

Cuadro 1. Descripción de las categorías en las que se clasificaron los registros revisados de acuerdo a su enfoque.

Categoría	Descripción
Forestal	Incluye registros cuyo objetivo y método está dirigido al aprovechamiento económico de la madera, por lo que se considera a la densidad de la madera como un parámetro en el uso y calidad de la madera, considerando el efecto del contexto ambiental en el que los individuos se encuentran
Ecología	Incluye registros que tratan sobre la ecología del objeto de estudio (<i>e.g.</i> , interacciones entre organismos o relaciones entre organismos y su ambiente), sin relacionarlo con el aprovechamiento económico
Ciencia de materiales	Incluye registros donde la densidad de la madera es un parámetro sobre el uso y calidad de la madera, pero se despoja de su contexto ambiental para priorizar la profundización en los métodos para la medición y o estimación de la densidad de la madera
Dendrocronología	Incluye registros donde el estudio se enfocó principalmente en el análisis de la densidad de la madera en anillos de crecimiento de las plantas
Anatomía de madera	Incluye registros donde la densidad de la madera se analizó como producto de distintos rasgos anatómicos del xilema secundario, pero sin relacionarlos con aspectos ecológicos, fisiológicos o de aprovechamiento económico.

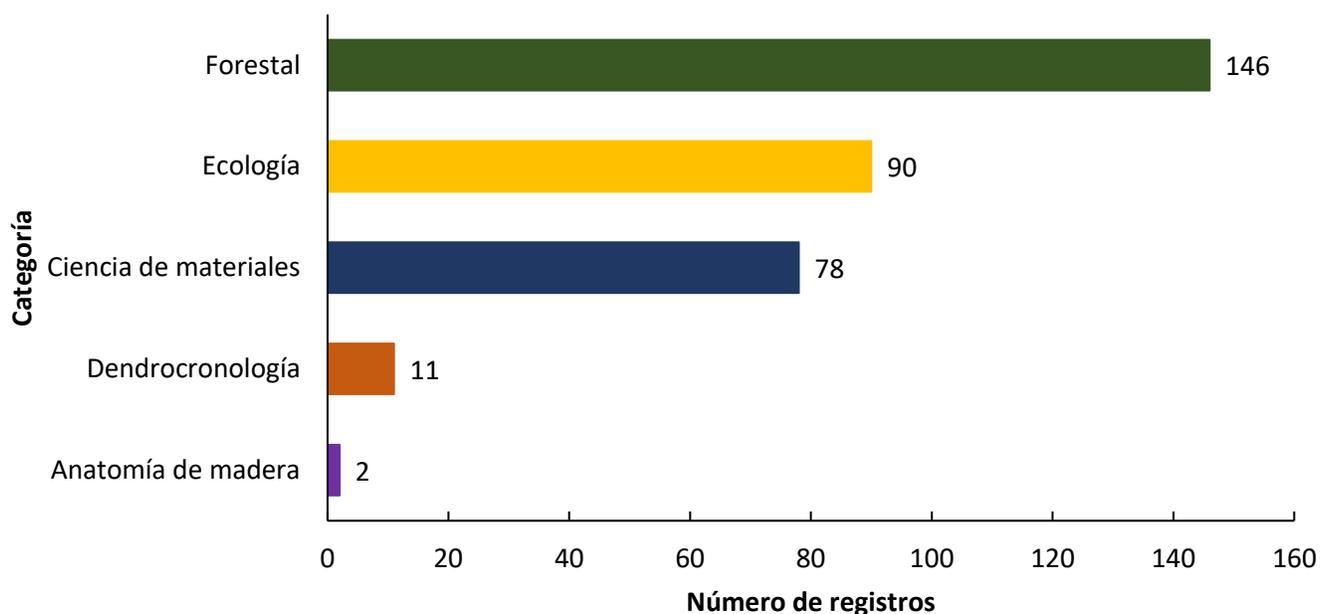


Figura 2. Número de registros correspondientes a cada categoría de clasificación de acuerdo con el enfoque de estos.

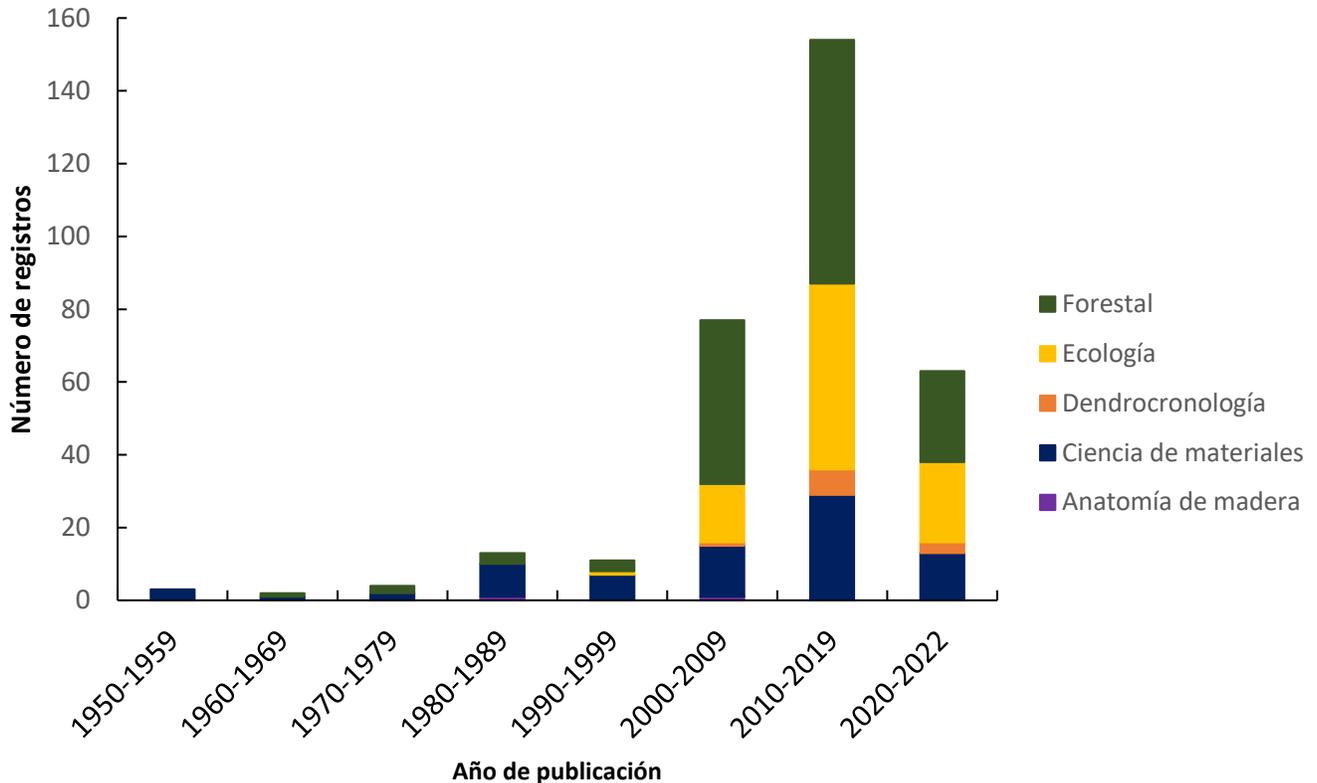


Figura 3. Número de registros por décadas. Los colores de las barras representan los registros correspondientes a las distintas categorías en las que se clasificaron.

Debido a que distintos métodos tienen requisitos y consideraciones específicas para realizarse y precisiones que difieren entre sí, los registros se clasificaron también de acuerdo con el método utilizado para determinar la densidad de la madera. Los métodos para la medición de la densidad de la madera fueron: volumétrico-gravimétrico, densimetría de Rayos-X, espectroscopía infrarroja, Pilodyn, máximo contenido de humedad, resistógrafo, densimetría de Rayos Gamma, emisión acústica, densimetría de alta frecuencia, análisis microscópico linear, termografía infrarroja, formación de imágenes multiespectrales, espectroscopía Terahertz y densimetría de Rayos- β (Figura 3). Debido a que los métodos de resistógrafo, Pilodyn, torsiómetro, la densimetría de Rayos-X y la espectroscopía infrarroja son en su mayoría desconocidos en ecología, pero usados en otros campos de investigación, se profundizó en ellos durante el análisis de información. El

método más utilizado para medir la densidad de la madera de entre los registros fue el método volumétrico-gravimétrico (MVG), que consiste en la medición de los valores de volumen saturado y masa anhidra por separado para posteriormente calcular la densidad. Puesto que los métodos volumétricos también difieren en sus requisitos, consideraciones y precisiones, los registros que utilizaron el MVG fueron clasificados de acuerdo con su tipo de método volumétrico. Los métodos volumétricos identificados en los registros revisados fueron; desplazamiento de líquido, geométrico, picnómetro y volumenómetro Breuil. De los distintos métodos volumétricos, el predominante fue el desplazamiento de líquido (Figura 4). En 22 registros no se determinó el volumen ni se determinó o estimó la densidad de la madera: a pesar de ello, estos registros fueron considerados en la revisión por los comentarios sobre el método de muestreo o de medición o estimación de la densidad de la madera, o los ejes de la variación de la densidad de la madera. En el caso de otros ocho registros, sí se determinó la densidad de la madera, pero no se mencionó explícitamente qué método fue utilizado o se citaron trabajos a los que resultó imposible acceder, sin embargo, estos también se consideraron por incluir comentarios importantes sobre los aspectos de la metodología mencionados previamente. Del total de registros en los que se utilizó un método de medición de volumen o estimación o medición de la densidad, 252 utilizaron un único método, 36 utilizaron dos métodos y 5 registros reportaron haber usado tres métodos.

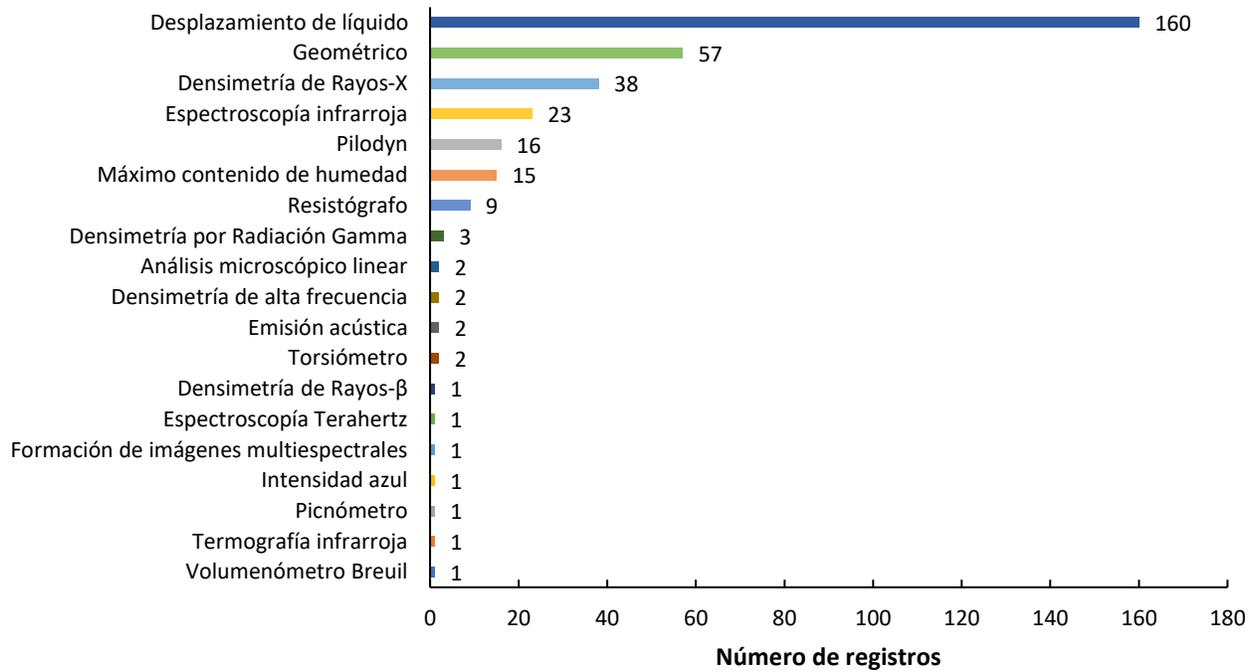


Figura 4. Número de registros clasificados de acuerdo con el tipo de método utilizado para medir el volumen o la densidad de la madera. A la derecha de cada barra se encuentra el número de registros que utilizaron uno u otro método.

3. CONCEPTOS BÁSICOS PARA EL ESTUDIO DE LA DENSIDAD DE LA MADERA

Para poder entender la importancia de los distintos aspectos metodológicos que se abordan en este trabajo en relación con la densidad de la madera, es esencial primero comprender los factores que responsables la variación de la densidad de la madera, así como las implicaciones funcionales de la variación de este rasgo. Estos fundamentos teóricos serán expuestos en el presente apartado. Primero, se revisan las definiciones de densidad de la madera de acuerdo con el contenido de humedad. Después, se discute brevemente cómo los factores anatómicos y químicos determinan e influyen en la estimación de densidad de la madera. Posteriormente, se aborda el tema de la variación de los valores de densidad de la madera en todo el planeta y a nivel de órgano leñoso. Finalmente, con toda esta información se discuten las implicaciones de la variación de la densidad de la madera.

3.1. Densidad y gravedad específica de la madera

Si bien por densidad de la madera *sensu lato* nos referimos a la masa presente en un volumen determinado de madera, en la industria maderera se desarrollaron definiciones particulares de acuerdo con el contenido de humedad (CH), *i.e.*, el agua contenida en la madera de forma líquida o gaseosa en el lumen y los espacios intercelulares (agua libre) y la que está presente en las paredes de las células (agua ligada) al momento de la medición de su masa y volumen (Reeb, 1995; Zobel & Jett, 1995). La importancia de esta clasificación radica en que se establece de acuerdo con los cambios en el volumen y la masa de la madera que suceden conforme al CH que contenga la muestra, cambios que se deben a la naturaleza higroscópica de este tejido (Reeb, 1995).

3.1.1. Relaciones entre el contenido de humedad y el volumen y masa de la madera

La influencia de los valores de CH en el volumen de una muestra de madera depende de si está por debajo o por encima del punto de saturación de las fibras (PSF), un concepto cuya definición es conflictiva en el campo de la ciencia de la madera (para una discusión general de este tema se recomienda el trabajo de Thybring y colaboradores [2018]), pero para los fines del presente trabajo se utilizará lo que se conoce como la definición operativa: el CH a partir del cual las paredes celulares de la madera comienzan a estar completamente saturadas de agua, independientemente de si los lúmenes celulares o los espacios intercelulares pueden contener más agua (ASTM, 2014; Glass & Zelinka, 2021). Los cambios de CH con respecto al PSF, además del esperado cambio en la masa de la madera, se reflejan a manera de cambios del volumen de la madera y, en consecuencia, de la densidad de la madera de las muestras, dado que la muestra de madera se encogerá mientras menor sea su CH con respecto al PSF, pero se ensanchará mientras aumenta su CH hasta alcanzar el PSF, a partir del cual sus dimensiones se mantendrán constantes (ASTM, 2014).

Estos cambios de volumen debidos al ensanchamiento y encogimiento de la madera suceden en los órganos leñosos de individuos vivos a lo largo del día o de las estaciones del año debido a los procesos fisiológicos y a la interacción del contenido de humedad de los tejidos con la humedad del aire del ambiente (Berry & Roderick, 2005). Cuando la madera se separa del individuo o este muere, entonces el contenido de humedad de la madera pasa a ser función de la temperatura y la humedad del aire del ambiente, esta última denominada humedad relativa (HR) y obtenida con la siguiente fórmula:

$$HR = \left(\frac{\rho_{aire}}{\rho_{max}} \right) \times 100$$

donde ρ_{aire} corresponde a la proporción de vapor de agua en un volumen determinado de aire y ρ_{max} a la proporción máxima de vapor de agua que ese volumen de aire puede contener a una temperatura dada, siendo positiva la relación entre la temperatura del aire y su capacidad de retención de agua (Reeb, 1995). Dependiendo de la HR del ambiente y las propiedades químicas y estructurales de la madera, esta última alcanza un contenido de humedad de equilibrio (CHE), el cual es el contenido de humedad en el que la madera no pierde ni gana humedad, dado un cierto valor de humedad relativa, y este CHE aumenta conforme aumenta la HR (Figura 5) (Glass & Zelinka, 2021).

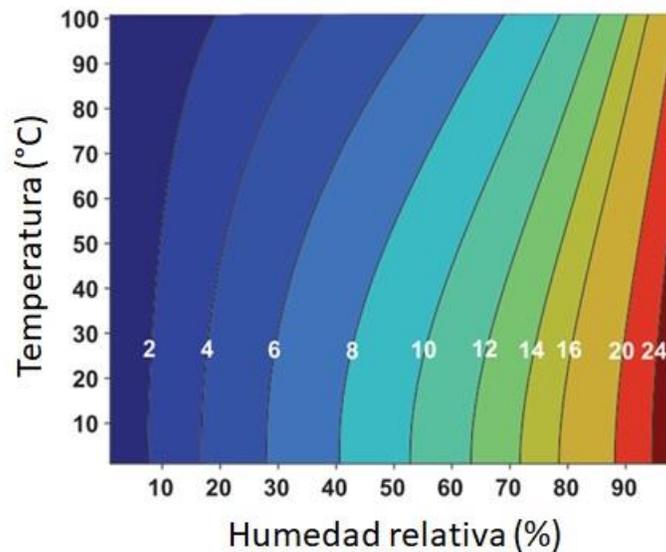


Figura 5. Contenido de humedad de equilibrio de la madera como función de la humedad relativa y la temperatura del aire. Los valores de contenido de humedad de equilibrio se muestran en los contornos. Modificado de Glass & Zelinka (2021).

Utilizando como criterio el CH, en la industria maderera se desarrollaron cinco conceptos diferentes, pero todos ellos referentes a las magnitudes que componen a la densidad de la madera. Estos son: (1) cociente volumen/masa fresca o verde de madera (en inglés *green* o *fresh volume/mass*), que se utiliza para indicar que la magnitud se determinó en una muestra de madera

que no ha perdido el CH que presentaba cuando formaba parte de la planta en un contexto ambiental determinado; (2) volumen saturado, que se utiliza para una muestra cuyo CH está por encima del PSF, y masa saturada, que se refiere a cuando una muestra retiene el máximo CH posible al estar llenos todos lúmenes celulares y espacios intercelulares; (3) cociente volumen/masa secado al aire (en inglés *air-dried volume/mass*), que se usa para indicar que la medición se hizo en una muestra que fue sacada de las condiciones ambientales naturales, por lo que disminuyó su CH; y (5), volumen/masa anhidra (en inglés *oven-dry volume/mass*), que se usa cuando las magnitudes son determinadas en una muestra de madera que ha sido secada a una temperatura suficientemente alta (normalmente entre 100 y 105 °C) y durante un tiempo suficiente como para eliminar todo su CH (Skaar, 1988; Simpson, 1993; Reeb, 1995; Zobel & Jett, 1995; Englund *et al.*, 2013). Es precisamente con la masa anhidra que se obtiene el valor de CH que una muestra tuvo en un momento determinado, usando la fórmula:

$$CH = \left(\frac{m_H - m_0}{m_0} \right)$$

donde m_H representa la masa húmeda y m_0 la masa anhidra de la muestra. Usualmente los valores de CH obtenidos con esta fórmula se multiplican por cien para expresarlos en porcentajes (Simpson, 1993). De acuerdo con esta representación porcentual, el CH de una muestra de madera con volumen o masa anhidra es de 0%, mientras que el CH de una muestra con volumen o masa secada al aire depende de las condiciones ambientales en las que se encuentre la muestra una vez que es removida de un individuo, pero en la industria maderera tiene un valor estandarizado de 12% para la realización de pruebas y la medición de sus propiedades físicas y mecánicas (Echols, 1973). Por su parte, el CH para el punto de saturación de fibras (PSF) varía entre 15 y 40%, dependiendo de la identidad específica de la madera, pero para fines prácticos se le asigna un valor

de 30% en la industria maderera (Berry & Roderick, 2005; ASTM, 2014; Jankowska & Kozakiewicz, 2016; Almeida *et al.*, 2020; Glass & Zelinka, 2021).

3.1.2. Definiciones de densidad y gravedad específica de la madera con base en el contenido de humedad

Entre los distintos conceptos de densidad de la madera que se han propuesto dependiendo del contenido de humedad en las muestras al realizar las mediciones, el más utilizado en ecología y el que más implicaciones funcionales tiene es la densidad básica de la madera (DBM). Esto se debe a que la DBM constituye la mejor representación de los recursos que un individuo asigna a la producción de su madera, al incorporar la masa real de la madera presente en el volumen que la madera ocupa en un individuo (y por ello está relacionada claramente con la biomasa), y además porque está relacionada fuertemente con las propiedades mecánicas, hidráulicas y anatómicas de la madera. El cálculo de la DBM se hace por medio de la fórmula:

$$DBM = \frac{m_0}{V_{max}}$$

donde m_0 representa la masa anhidra y V_{max} el volumen saturado de la madera (Chave *et al.*, 2009; Williamson & Wiemann, 2010). Entre todas las definiciones de densidad de la madera que es posible utilizar, la densidad básica es la que tiene los valores más bajos para una muestra de madera, puesto que es la proporción de la masa mínima que puede tener esta muestra (la masa anhidra) entre el volumen máximo que puede tener la misma (volumen saturado).

Es importante mencionar que con frecuencia los ecólogos e incluso tecnólogos de la madera utilizan los conceptos de volumen verde, volumen fresco y volumen saturado sin hacer ninguna distinción entre ellos (Nogueira *et al.*, 2005). Esta es una práctica que puede ser imprecisa por dos razones; la primera es que es posible que durante la extracción de las muestras de madera estas

hayan perdido una cantidad significativa de agua y por lo tanto su contenido de humedad no rebase el punto de saturación de fibras (Chan *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2019); la segunda es que, aunque el método de extracción no hubiese producido ninguna pérdida de agua de la muestra o esta pérdida no fuese suficiente para dejar a la muestra por debajo del PSF, no es posible asegurar que su volumen verde/fresco sea el volumen saturado (Berry & Roderick, 2005), incluso en horas cercanas al amanecer, cuando la madera usualmente contiene el mayor contenido de humedad en el día (Ziemińska *et al.*, 2020). De estos antecedentes se sugiere usar ‘volumen saturado’ en lugar de ‘volumen verde’ o ‘volumen fresco’ para definir la densidad básica de la madera. Esta definición de densidad básica de la madera es a la que se hará referencia en el presente trabajo, siempre que no se indique lo contrario, al hablar de densidad de la madera.

Un concepto relacionado con el de densidad de la madera que también suele ser utilizado en trabajos ecológicos, aunque con menor frecuencia, es el de ‘gravedad específica de la madera’. La gravedad específica de la madera se define como el cociente que resulta de dividir la densidad de la madera (con sus componentes medidos en cualquier contenido de humedad) entre la densidad del agua (que tiene un valor de alrededor de 1.00 g cm^{-3} dependiendo de la temperatura del ambiente) y por esta razón es una variable sin unidades. Esto último permite realizar una fácil comparación de densidades en fuentes con distinta expresión de unidades, por ejemplo, 0.5 g cm^{-3} , 500 kg m^{-3} o 31.214 lb ft^3 equivalen a una gravedad específica de 0.5. Al cociente de la densidad básica de madera entre la densidad de agua se le denomina ‘gravedad específica de la madera’ (Wiemann & Williamson, 2012a; Glass & Zelinka, 2021).

En ecología, ha sido recurrente que al analizar la densidad de la madera se usen valores bajo distintas definiciones de densidad para buscar relaciones entre variables o hacer comparaciones entre los valores de diferentes órganos, individuos, especies y comunidades (Williamson &

Wiemann, 2010; Beeckman, 2016). Esto es impreciso debido a que, por las razones explicadas anteriormente, la densidad de la madera puede cambiar dramáticamente dependiendo del contenido de humedad, en algunos casos en hasta 0.1 g cm^{-3} o 100 kg cm^{-3} por diez por ciento de contenido de humedad si los valores están por debajo del punto de saturación de las fibras (Simpson, 1993; Glass & Zelinka, 2021). Por ejemplo, al estudiar individuos de especies de *Eucalyptus*, Elaieb y colaboradores (2019) hallaron que el promedio de valores de densidad de la madera para *Eucalyptus camaldulensis* bajo la definición de densidad anhidra (Masa anhidra/ Volumen anhidro), densidad secada al aire (Masa con CH=12%/Volumen con CH=12%) y densidad básica, era de 0.772 g cm^{-3} , 1.001 g cm^{-3} y 0.639 g cm^{-3} , respectivamente. Este ejemplo demuestra que es fundamental que a la hora de recabar valores de densidad de la madera de otras fuentes (artículos o bases de datos) o al definir el método para la obtención de valores de densidad de la madera, el investigador se asegure de que se esté usando la misma definición de densidad de la madera, y en caso de que existan valores de densidad de la madera estimados en otro contenido de humedad, convertirlos a la densidad deseada utilizando factores de conversión, en caso de que estos sean compatibles para los dos estados de contenido de humedad utilizados (Simpson, 1993; Vieilledent *et al.*, 2018). El Cuadro 2 muestra algunos ejemplos de ecuaciones de conversión desarrolladas para densidad de la madera en distintas definiciones.

Cuadro 2. Ejemplos de estudios en los que se han propuesto factores de conversión para transformar los valores de una definición de densidad de la madera (DM) a otra. Todos los factores de conversión aquí recabados son empíricos.

Factor de conversión	Utilidad propuesta	Fuente
$DM_b = 0.0134 + 0.800 DM_{12}$	Convertir valores de árboles de especies neotropicales	Reyes <i>et al.</i> (1992).
$DM_b = 0.872 DM_{12}$	Convertir valores de árboles de especies neotropicales	Chave <i>et al.</i> (2006)
$DM_b = 0.800 DM_{12} + 0.0134$	Convertir valores de plantas leñosas en general	Pérez-Harguindeguy <i>et al.</i> (2013)
$DM_b = 100 / ((112 / DM_{12}) + 0.022)$ $DM_b = 100 / ((100 / DM_0) + 0.033)$	Convertir valores de <i>Eucalyptus grandis</i>	Costa <i>et al.</i> (2014)
$DM_b = 0.828 DM_{12}$	Convertir valores de árboles a nivel global	Vieilledent <i>et al.</i> (2018)

Notas: DM_0 , densidad anhidra; DM_{12} , densidad secada al aire (12% de contenido de humedad); DM_b , densidad básica.

3.2. Factores anatómicos que determinan la densidad de la madera

3.2.1. Características y arreglo celulares

En términos simples, el valor de la densidad de la madera está determinado por la proporción que existe entre las paredes y los lúmenes de las células de la madera: la densidad de la madera aumenta mientras más gruesas sean las paredes y más reducidos sean los lúmenes de sus distintos tipos celulares (Usta, 2003; De Mil *et al.*, 2018; Wiedenhoef & Eberhardt, 2021). Sin embargo, la proporción pared celular/lúmenes de ciertos tipos celulares afecta de forma desproporcionada a los valores de la densidad de la madera. En el caso de las gimnospermas, la proporción de paredes celulares y lúmenes de traqueidas es el principal factor anatómico que determina los valores de esta variable (Barnett & Jeronimidis, 2003). En contraste, en las angiospermas se ha identificado que las características y abundancia de las fibras afecta de forma desproporcionada a la densidad de la

madera, ya que mientras mayor sea el área transversal del tejido correspondiente a las fibras y la proporción entre paredes y lúmenes celulares de este tipo celular, la densidad de la madera es mayor (Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Ziemińska *et al.*, 2013, 2015; De Mil *et al.*, 2018). Por la relación identificada entre la proporción de pared y lumen celular, por un lado, y la densidad de la madera, por el otro, se han atribuido a la densidad de la madera diversas relaciones indirectas con la fisiología del individuo, debido a las proporciones inferidas de los tipos celulares, principalmente en relación con la economía del agua y la resistencia a la cavitación (Hacke *et al.*, 2000; Jupa *et al.*, 2016; Ziemińska *et al.*, 2020). Un ejemplo importante de esta relación es la variación de la densidad de la madera en especies leñosas de los bosques tropicales estacionalmente secos, donde los valores altos de densidad de la madera ($> 0.6 \text{ g cm}^{-3}$) están claramente relacionados con una mayor resistencia a la cavitación de vasos, ya que dichos valores sugieren que en el madera las fibras ocupan una mayor proporción entre los distintos tipos celulares, además de que las fibras, a su vez, cuentan con una proporción alta de paredes y lúmenes celulares (Janssen *et al.*, 2020).

3.2.2. Influencia de los compuestos extraíbles no estructurales

La densidad de la madera también se puede ver afectada, aunque en menor medida, por el contenido y la naturaleza de los compuestos extraíbles no estructurales de la madera (comúnmente conocidos en inglés como *extractives*) de una amplia variedad, incluyendo monosacáridos, ceras y aceites, y que usualmente se encuentran concentrados en mayor proporción hacia la médula de tallos y ramas (Rowe, 1989; Taylor *et al.*, 2002; Terrasse *et al.*, 2021). Estos compuestos pueden provocar una disminución significativa en los valores de la densidad de la madera si su extracción se realiza utilizando solventes (*e.g.*, agua, etanol, benceno) antes de determinar la masa anhidra de las muestras de madera (Keith, 1969; Wilkes, 1984; Chafe, 1987; Singleton *et al.*, 2003; Usta, 2003; Hernández, 2007; Helama *et al.*, 2010; Roffael, 2016), o también por su pérdida durante los

períodos de almacenamiento, saturación y secado de muestras (Dlouhá *et al.*, 2012; Romero *et al.*, 2020). Por estas razones, es relevante considerar cómo las distintas acciones dentro del método de muestreo y el posterior procesamiento en laboratorio afectan a la presencia de compuestos extraíbles no estructurales previo a la medición de la densidad de la madera.

3.3. Variación global de los valores de densidad de la madera

El valor máximo de la densidad de la madera está establecido alrededor de 1.53 g cm^3 , el cual corresponde a la densidad máxima que la lignocelulosa puede presentar en las paredes celulares (Kellogg & Wangaard, 1969). Sin embargo, en la naturaleza el valor máximo registrado de esta variable es de 1.35 g cm^{-3} , determinado para los tallos de algunos individuos de *Krugiodendron ferreum* (Little & Wadsworth, 1964), mientras que el valor mínimo registrado es de alrededor de 0.1 g cm^{-3} , presente en numerosas especies (Wiemann & Williamson, 2002; Zanne *et al.*, 2009; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Fajardo, 2022). La densidad básica de la madera presenta una distribución de frecuencias en especies de plantas leñosas y a nivel mundial cercana a la distribución normal (Beeckman, 2016), con la media oscilando alrededor de 0.6 g cm^{-3} (Swenson & Enquist, 2007; Zanne *et al.*, 2009; Vieilledent *et al.*, 2018). La variación en los valores de la densidad de la madera es más notable a nivel interespecífico y aunque se ha identificado un alto grado de conservadurismo filogenético para varios grupos taxonómicos (Swenson & Enquist, 2007), al grado de considerarse fiable la estimación de valores específicos a partir de promedios a nivel de género (Baker *et al.*, 2004; Slik, 2006; Flores & Coomes, 2011), no se puede descartar la existencia de una variación importante en algunos grupos taxonómicos (Kutchartt *et al.*, 2022), entre individuos de una misma especie en ambientes distintos (Clough *et al.*, 2017; Suansa & Al-Mefarrej, 2020), o incluso en el mismo ambiente (Ogle *et al.*, 2014). Además, a nivel individual, la densidad de la madera puede variar entre los órganos, *i.e.*, tallos, ramas y raíces (Schuldt *et al.*,

2013; Kiaei & Moya, 2015; Zhao *et al.*, 2018), y en un mismo órgano a lo largo de sus ejes longitudinal y radial (Knapic *et al.*, 2011; Wiemann & Williamson, 2013; Longuetaud *et al.*, 2017; Billard *et al.*, 2020) —siendo el tallo de los árboles el órgano en el que se ha estudiado más la variación de la densidad de la madera debido a su importancia económica.

3.4. Variación de la densidad de la madera a nivel de órganos

Los valores de densidad de la madera varían en los diferentes órganos leñosos a nivel micro- y macroscópico en dos ejes principales que corresponden a las direcciones en la que crecen estos órganos: radial y longitudinal. Distintos factores determinan esta variación y ella sigue patrones distintos dependiendo de la especie, las condiciones ambientales a las que está expuesto el individuo y el tipo de órgano. En esta sección se explora la variación de la densidad de la madera en estos órganos y sus ejes, así como las causas que subyacen tal variación. Principalmente se abordará la variación de los tallos debido a que la información encontrada mediante las búsquedas sistemáticas de este trabajo está enfocada hacia este órgano en particular.

3.4.1. Variación de la densidad de la madera en el eje radial

La densidad de la madera a lo largo del eje radial (o transversal) varía de acuerdo con los cambios en las características y proporciones celulares provocados por la actividad diferencial del cámbium vascular a lo largo de la vida del individuo. Estas diferencias en la actividad del cámbium están producidas por factores intrínsecos y extrínsecos. La variación radial en la densidad de la madera puede o no seguir patrones (Lachenbruch *et al.*, 2011; Wiemann & Williamson, 2013; Longuetaud *et al.*, 2017), y su estudio ha sido posible a escalas tan pequeñas como áreas de μm^2 en los llamados anillos de crecimiento (Björklund *et al.*, 2021).

3.4.1.1. Anillos de crecimiento

El cámbium vascular produce madera a partir de procesos de división y alargamiento celular, así como de formación, engrosamiento y lignificación de la pared celular secundaria de forma gradual hacia el interior, en dirección a la médula (una sección central de tejido parenquimatoso remanente del crecimiento primario), y corteza hacia el exterior (Wang *et al.*, 2021). Estos procesos producen aumentos progresivos en el grosor en los órganos leñosos (Wang *et al.*, 2021; Wiedenhoef & Eberhardt, 2021). La actividad del cámbium vascular es sensible a las condiciones ambientales, incluyendo la disponibilidad de agua y nutrientes, la temperatura y el fotoperíodo (Ivković & Rozenberg, 2004; Eckert *et al.*, 2019), y a factores intrínsecos como la disponibilidad y movilidad de recursos con la que cuenta el cámbium vascular, la expresión génica y la edad del cámbium (De Micco *et al.*, 2019). Debido a la sensibilidad del cámbium, la dinámica de crecimiento de la madera está determinada por los cambios en las condiciones ambientales producidos por la temporalidad: de hecho, la madera crece exclusivamente durante las temporadas favorables, llamadas temporadas de crecimiento, y estas normalmente se presentan intercaladas con períodos de inactividad del cámbium vascular durante las temporadas desfavorables al crecimiento, en las que usualmente hay un déficit hídrico, estrés por temperaturas muy altas o muy bajas o una reducción en las horas de luz diarias (Plomion *et al.*, 2001; Saka & Bae, 2016). Dependiendo del clima y la ubicación geográfica, la temporada de crecimiento corresponde a distintos intervalos de tiempo; en zonas templadas, la temporada favorable al crecimiento para la producción de madera inicia en primavera y acaba termina a finales de verano o principios de otoño como respuesta a cambios en el fotoperíodo y la temperatura (Plomion *et al.*, 2001), mientras que en ambientes donde el agua es el factor limitante, como aquellos donde predominan los bosques tropicales caducifolios, la temporada de crecimiento abarca los meses donde se concentra la mayor parte de la precipitación anual (Liang *et al.*, 2016).

Debido a los cambios en la actividad del cámbium vascular, la madera producida a lo largo de la temporada de crecimiento varía en sus características a nivel celular (Saka & Bae, 2016). Si en la variación a lo largo de una temporada de crecimiento hay una tendencia de cambios notables en las dimensiones de las células y el grosor de las paredes de estas, se pueden distinguir las capas correspondientes a una y otra temporada de crecimiento, ya que la madera temprana (*earlywood* en inglés; nombre con el que se denomina a la madera producida al principio de la temporada de crecimiento) tiene paredes celulares más delgadas, lúmenes celulares más amplios, dimensiones celulares más grandes, y un color más claro que la madera tardía (*latewood* en inglés; nombre dado a la madera producida hacia el final de la temporada de crecimiento) (Carlón-Allende *et al.*, 2018; Wiedenhoef & Eberhardt, 2021). Aunque se ha hipotetizado que las diferencias en las características celulares de la madera producida durante una misma temporada de crecimiento están determinadas por cambios en la cantidad y el tipo de carbohidratos disponibles para la actividad del cámbium vascular (Rathgeber *et al.*, 2022), hacen falta más estudios que permitan identificar con exactitud las relaciones causales y discernir los mecanismos reguladores de la transición de madera tardía a madera temprana (De Micco *et al.*, 2019).

Los cambios en la composición y la arquitectura de la madera producida a lo largo de las estaciones de crecimiento pueden ser perceptibles a nivel macroscópico cuando hacen que la madera temprana tenga tonalidades distinguibles entre uno y otro tipo (Wiedenhoef & Eberhardt, 2021). Si se hace un corte transversal al tallo de un árbol de una especie cuyo cámbium vascular tiene una actividad intermitente como la mencionada arriba y cuya madera temprana es visualmente más clara que la madera tardía, en el corte se distinguiría una serie de anillos claros de madera temprana intercalados con anillos más oscuros de madera tardía. A cada par de anillos de madera temprana y madera tardía producidos en una misma temporada de crecimiento se le llama anillo total de crecimiento

(Figura 6) y estos anillos de crecimiento son el objeto de estudio central de la dendrocronología (Wiedenhoft & Eberhardt, 2021). Aunque los anillos de crecimiento en la madera han sido predominantemente estudiados en tallos, también son visibles en las ramas (*e.g.*, Reukema, 1959; Mäkinen, 1999; Figura 7-A) y raíces con madera (*e.g.*, Reynolds, 1983; Figura 7-B).

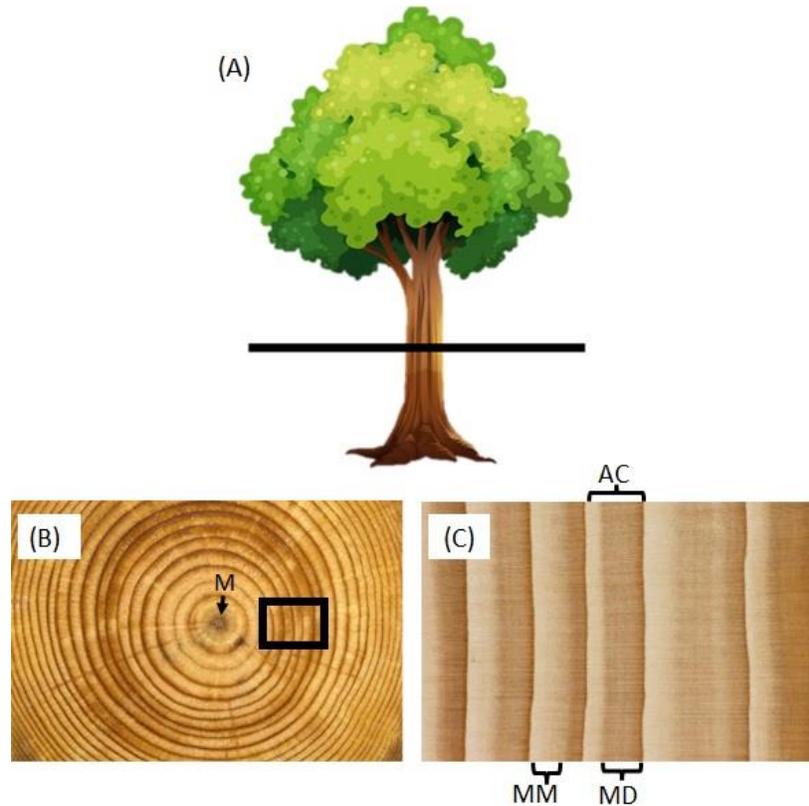


Figura 6. Anillos de crecimiento visibles en el corte transversal del tallo de un árbol hipotético. (A) Posición del corte transversal en el tallo marcado por la línea negra. (B) Sección transversal del tallo vista desde arriba; M, Médula. (C) Acercamiento a seis anillos de crecimiento; MM, Madera temprana; MD, Madera tardía; AC, Anillo de crecimiento, es decir, combinación de madera temprana y madera tardía en una misma temporada de crecimiento.

(A)



(B)



Figura 7. Ejemplos de anillos de crecimiento en órganos que no son tallos. (A) Ramas de *Pinus radiata* y (B) raíces leñosas próximas de *Picea mariana*. Tomado de Li *et al.*, (2014) y Lemay *et al.* (2018).

Es pertinente hacer cuatro precisiones respecto a los anillos de crecimiento. (1) En primer lugar, hay especies de plantas leñosas, principalmente tropicales, en cuya madera no es posible distinguir anillos de crecimiento debido a la ausencia de diferencias notables entre las células de una misma temporada de crecimiento o entre las de distintas temporadas de crecimiento, lo que hace que la madera tenga un aspecto uniforme; esto se debe a que las condiciones ambientales no suelen inducir inactividad en el cámbium (De Micco *et al.*, 2019; Wiedenhoef & Eberhardt, 2021). (2) Además, a veces un estímulo provoca que el crecimiento del cámbium vascular se reduzca o cese por completo durante la temporada de crecimiento, o por el contrario, que se active durante la época desfavorable, (por ejemplo, durante sequías en medio de una temporada de crecimiento o en caso de una fuerte lluvia en temporadas de sequía), lo que resulta en la formación de los llamados ‘falsos anillos de crecimiento’, los cuales no tienen una correspondencia con una temporada de crecimiento (Liang *et al.*, 2016; Micco *et al.*, 2016). (3) Por otra parte, la distinción entre madera temprana y madera tardía puede no ser tan simple en la práctica; en algunas especies la distinción

de las secciones de un anillo de crecimiento que corresponden a la madera temprana, la madera tardía y las zonas de transición entre ellas requiere de análisis microscópicos porque estos cambios en la actividad del cámbium vascular no suceden de forma abrupta, sino gradual (De Micco *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2019). (4) Finalmente, hay una amplia gama de características anatómicas (también llamados marcadores anatómicos) que se analizan para identificar y delimitar los anillos de crecimiento (Silva *et al.*, 2019). Para una discusión más profunda sobre los obstáculos metodológicos para la definición y delimitación de anillos de crecimiento, se recomienda el trabajo de Silva *et al.* (2019).

La densidad de la madera es analizable a la escala de los anillos de crecimiento (Björklund *et al.*, 2019). Es decir, esta variable suele cambiar a lo largo de una temporada de crecimiento y entre temporadas, dependiendo de los cambios ya mencionados en las características de la madera por actividad diferencial del cámbium vascular. Los intervalos de los valores de densidad de la madera estudiados a nivel microscópico en un mismo anillo de crecimiento pueden ser enormes, y de hecho siempre son mucho mayores que los que se pueden hallar a nivel de órgano, a nivel de individuo y entre individuos de una misma especie. Por ejemplo, en un estudio de la variación de la densidad de la madera secada al aire (con un 12% de contenido de humedad) en anillos de crecimiento de tres especies de gimnospermas mediante densimetría de Rayos-X y una escala de 134 a 142.5 μm , Decoux y colaboradores (2004) hallaron que el intervalo de valores de densidad secada al aire (con un 12% de contenido de humedad) en un mismo anillo de crecimiento se encontraba entre 0.3 y 1 g cm^{-3} . Sin embargo, esta microvariación se vuelve imperceptible cuando se utilizan escalas macroscópicas para estudiar la densidad de la madera, particularmente cuando comienza a compararse la densidad de la madera entre distintos anillos de crecimiento (Björklund *et al.*, 2021).

La variación de la densidad de la madera secada al aire es vital en los estudios dendrocronológicos y además tiene grandes aplicaciones en la ecología (Haartveit & Flæte, 2006; Wassenberg *et al.*, 2015). Cuando se usa esta definición, es más práctico mantener el contenido de humedad durante los análisis, sobre todo cuando se usan métodos de microdensimetría (*e.g.*, densimetría de Rayos-X, intensidad azul, espectroscopía infrarroja o densimetría de alta frecuencia) dentro de los anillos de crecimiento. En estos casos, dicha variación se usa para delimitar a los anillos de crecimiento, distinguiendo entre madera temprana y tardía (Walker & Dodd, 1988; Silva *et al.*, 2019; García-Hidalgo *et al.*, 2021; Quintilhan *et al.*, 2021). De hecho, los valores mínimos, máximos y promedio de densidad de la madera registrados en un anillo de crecimiento han sido relacionados con numerosos factores, por ejemplo, con cambios en las condiciones climáticas (Bouriaud *et al.*, 2005; Camarero *et al.*, 2017), o se han usado como aproximaciones a la disponibilidad de agua para los individuos en distintos momentos (Camarero *et al.*, 2014; Pompa-García *et al.*, 2021).

3.4.1.2. Crecimiento concéntrico y excéntrico: madera de reacción

Independientemente de la presencia o ausencia de anillos de crecimiento, el crecimiento radial en el xilema secundario de los órganos leñosos puede seguir dos patrones: (1) concéntrico, cuando los incrementos radiales en el grosor de los órganos leñosos son uniformes en todas las direcciones y este crecimiento hace que el órgano visto de forma transversal se asemeje a un círculo en el que la médula ocupa el centro (Figura 8-A); y (2) excéntrico, cuando los incrementos son asimétricos con respecto a la médula, de modo que la médula esté desplazada fuera del centro teórico del tallo (Fig. 7-B) y/o el órgano en cuestión tenga un radio más largo que el otro, asemejándose más a una elipse que a un círculo (Figura 8-C) (Biging & Wensel, 1988; Wiemann & Williamson, 2002; Kershaw *et al.*, 2017).

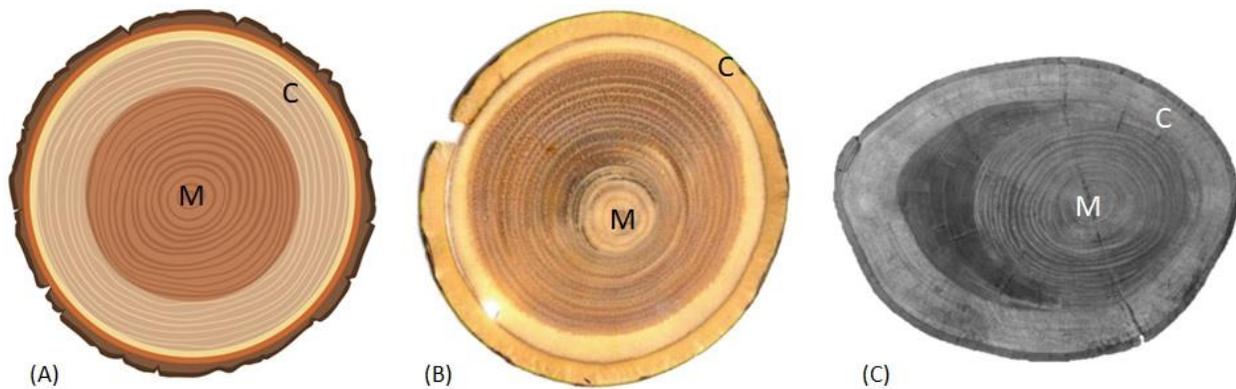


Figura 8. Tipos de crecimiento radial en órganos leñosos. (A) Diagrama de un tallo con un crecimiento concéntrico. (B) Tallo de *Castanea sativa* con crecimiento excéntrico. Aunque la figura del tallo se asemeja mucho a un círculo, la médula está ligeramente desplazada de su centro. (C) Tallo de *Eperua falcata* mostrando un crecimiento excéntrico, donde la figura del tallo se asemeja a una elipse. M, médula; C, corteza. Modificado de Gardiner *et al.* (2014) y Ruelle (2014).

El crecimiento excéntrico en los órganos leñosos está determinado principalmente por la producción de madera de reacción debido a una respuesta geotrópica o tigmotrópica del cámbium vascular, ya que esto hace que el órgano crezca más en el lado del tronco donde se produce tal madera de reacción (Butterfield & Meylan, 1980; Tsai *et al.*, 2012; Badel *et al.*, 2015; Ghislain & Clair, 2017). La función de la madera de reacción es mantener una orientación del tallo o las ramas ante inclinaciones (desde uno o dos grados) provocadas por la gravedad al crecer en un terreno inclinado (gravitropismo), o por el empuje del viento o la carga de lianas (tigmotropismo) (Gardiner *et al.*, 2014; Wiedenhoef & Eberhardt, 2021). La madera de reacción se clasifica *grosso modo* en dos categorías determinadas por la estrategia biomecánica en la que el órgano mantiene su compostura: madera de compresión y madera de tensión. La madera de compresión se produce en las gimnospermas y se forma en la misma dirección en la que el órgano leñoso se desvía de su orientación, generando estrés compresivo en esta zona para corregir la orientación (Ghislain & Clair, 2017). Por otro lado, la madera de tensión es producida por las angiospermas y se forma en la parte opuesta a la dirección en la que el órgano leñoso es desplazado, formando tensión de

tracción para reorientar el órgano (Wimmer & Johansson, 2014; Aiso *et al.*, 2017). La madera de reacción es diferente en sus propiedades y estructura a la madera que no es de reacción (llamada coloquialmente ‘madera normal’) y a la madera opuesta, la cual tiene características intermedias entre la madera normal y la madera de reacción, y se llama así por su posición en el otro lado de la médula en el órgano con respecto a la madera de reacción (Plomion *et al.*, 2001; Du & Yamamoto, 2007; Gardiner *et al.*, 2014). En las gimnospermas, las células de la madera de compresión, particularmente las traqueidas, suelen tener paredes celulares muy gruesas, por lo que la densidad de la madera de compresión es mayor, en algunos casos hasta el doble de densa (Wimmer & Johansson, 2014). En el caso de las angiospermas, es muy común, pero no universal, que las fibras de la madera de tensión contengan la ‘capa G’ en sus paredes celulares secundarias; la capa G es una capa con apariencia gelatinosa conformada únicamente por celulosa (aunque también puede contener trazas de lignina) y que reemplaza a la sección S₃ y en algunas especies también a la sección S₂ de la pared secundaria (Ruelle *et al.*, 2007; Ghislain & Clair, 2017). Otros tipos celulares como los vasos y el parénquima radial y axial también cambian en su frecuencia y sus proporciones pared-lumen (Gardiner *et al.*, 2014). Debido a que los cambios en las características anatómicas de la madera de tensión son variados y están generalmente relacionados con la identidad específica del individuo, la densidad de la madera de tensión puede ser mayor, semejante, o menor que la madera normal (Ruelle *et al.*, 2007; Ruelle, 2014; Ghislain & Clair, 2017). Sin embargo, la madera de tensión suele ser menos densa, sobre todo en especies que presentan paredes celulares más delgadas y que no producen la capa G (Ghislain & Clair, 2017). Cabe mencionar que algunas especies de angiospermas que no cuentan con elementos de vasos sino traqueidas para conducción vertical de agua, forman una madera muy similar a la madera de compresión en la dirección hacia la que el órgano se inclina (Donaldson & Singh, 2016).

Las reacciones geotrópica o tigmotrópica del cámbium vascular determinan de forma preponderante las características de la madera, incluyendo su densidad (Clair & Thibaut, 2014). Por ello, es fundamental distinguir la madera de reacción de la madera opuesta y de la madera normal en la toma de muestras, pues de no hacerlo podrían pasar desapercibidas las posibles relaciones entre la densidad de la madera normal y sus funciones (Fournier *et al.*, 2014). Es importante enfatizar que, si bien la forma excéntrica de los órganos es un buen indicador de la presencia de madera de reacción, órganos aparentemente concéntricos a simple vista pueden contener madera de reacción (Timmell, 1986; Gardiner *et al.*, 2014). Cabe mencionar que la madera de reacción puede identificarse mediante diferencias en la coloración (la madera de compresión suele ser más oscura que la madera normal) o examinación microscópica (Senalik & Farber, 2021).

En la naturaleza es común hallar órganos con distintos grados de excentricidad (Biging & Wensel, 1988). En el caso de las ramas, la mayoría presentan crecimiento excéntrico en mayor o menor medida, ya que su ángulo de inserción con respecto al tallo induce la formación de madera de reacción por estímulos geotrópicos (Tsai *et al.*, 2012). La concentración de madera de reacción en el área transversal de los órganos también varía entre grupos taxonómicos. Los tallos de las gimnospermas suelen tener grandes cantidades de madera de compresión que forman áreas uniformes en las que solo hay este tipo de madera, aunque esta madera también está presente de forma discontinua y en áreas más reducidas (Timmell, 1986). En el caso de las angiospermas, aunque algunas especies concentran su madera de tensión en ciertas áreas, es común que este tipo de madera se mezcle con la madera normal, formando franjas discretas (Timmell, 1986). Gardiner *et al.* (2014) ofrecen información más amplia y detallada sobre la biología de la madera de la reacción.

3.4.1.3. Densidad de la madera y clasificaciones de la madera por edad, posición y función

Además de las clasificaciones de la madera descritas en la sección anterior, es necesario conocer las clasificaciones de madera por posición radial en el órgano, edad del cámbium vascular, y función, ya que, debido a los motivos detallados a continuación, las características de la madera (entre las que se encuentra la densidad) se relacionan con estas clasificaciones. Asimismo, el muestreo en un estudio para determinar la densidad de la madera debe diseñarse de acuerdo con la necesidad de estudiar o no los tipos de madera en estas clasificaciones.

3.4.1.3.1. Madera juvenil y madera madura

Como ya se mencionó, la madera se acumula de forma concéntrica. La actividad del cámbium vascular está fuertemente relacionada con su edad, dado que las características de la madera producida en los primeros años de vida de un individuo son muy variables (Moore & Cown, 2017). Estas características comienzan a hacerse homogéneas o reducir mucho su variación debido a cambios en la actividad del cámbium vascular que ocurren en edades más avanzadas —de ahí que se le llame maduro (Lachenbruch *et al.*, 2011). Si las características anatómicas y las propiedades de la madera, incluyendo su densidad, están determinadas por la edad del cámbium vascular y sus respectivos cambios de actividad durante la producción de madera (*i.e.*, cambios en la cantidad, composición y características celulares de la madera producida), se pueden distinguir zonas a lo largo del radio del órgano leñoso. En la ciencia de la madera se ha una clasificación para delimitar estas zonas, basándose en la posición de la zona con respecto a la médula (Burdon *et al.*, 2004; Lachenbruch *et al.*, 2011; Moore & Cown, 2017).

La clasificación de la madera de acuerdo con su posición con respecto a la médula la divide en tres zonas: (1) madera juvenil (en inglés, *juvenile wood*), (2) madera madura (en inglés, *mature wood*),

y (3) una zona de transición entre ambas (Moore & Cown, 2017). La madera juvenil es la más cercana a la médula y usualmente se caracteriza por variaciones significativas en sus características, muchas veces abruptas (Moore & Cown, 2017; Aloni, 2021). Este tipo de madera también se produce en las secciones del tallo donde se insertan las ramas debido a la alta concentración de auxinas (Shmulsky & Jones, 2019; Aloni, 2021). Con el paso del tiempo, las características de la madera comienzan a estabilizarse, de modo que estas cambian de forma más gradual o se mantienen uniformes (Lachenbruch *et al.*, 2011). Estas diferencias en las características de la madera permiten distinguir zonas diferentes a lo largo del radio del órgano (Figura 9-A, C) (Wiedenhoeft & Eberhardt, 2021), cuya delimitación suele hacerse a partir de anillos de crecimiento o de la distancia radial desde la médula; sin embargo, dicha delimitación puede diferir mucho, incluso entre individuos de una misma especie (Moore & Cown, 2017). La transición de madera juvenil a madera madura puede ocurrir entre los 5 y 38 años (Lachenbruch *et al.*, 2011) y está determinada por diferencias en la actividad hormonal; las concentraciones altas de auxinas y giberelinas constituyen el principal factor que induce la formación de madera juvenil (Aloni, 2021).

Se han propuesto tres hipótesis principales para explicar los cambios radiales en las características de la madera: (1) limitaciones del desarrollo, (2) limitaciones hidráulicas, y (3) limitaciones mecánicas (Lachenbruch *et al.*, 2011). Bajo la hipótesis de limitaciones del desarrollo, los cambios radiales en las características de la madera se explican como el resultado de un proceso de maduración de las células del cámbium vascular, es decir, las características de las células de la madera juvenil están determinadas por las limitaciones de un tamaño reducido de las células jóvenes del cámbium, y al madurar las células del cámbium (y crecer en tamaño), estas comienzan a producir madera "óptima" de acuerdo con las condiciones en las que se encuentra el individuo (Lachenbruch *et al.*, 2011). La hipótesis de limitaciones hidráulicas establece que los cambios en

las características de la madera juvenil a madura se deben al cambio en los riesgos y las necesidades hidráulicas de los individuos a lo largo de su vida (Lachenbruch *et al.*, 2011). Por ejemplo, si un individuo vive en un ambiente en el que el agua es un factor limitante, su madera juvenil tendrá características que le brinden seguridad hidráulica (Mcculloh *et al.*, 2014; Janssen *et al.*, 2020). Con el paso del tiempo, si sus raíces se desarrollan hasta alcanzar una profundidad donde hay un mayor suministro de agua, entonces sería posible la producción de una madera que favorezca más las características de conducción y capacitancia de agua; además, esto permite proveer de agua a un individuo con una talla mayor de forma eficaz y suficiente, ayudando a superar la resistencia al flujo de agua en sus elementos conductivos (Lachenbruch *et al.*, 2011). La hipótesis de limitaciones mecánicas explica los cambios de las características de la madera como resultado de los cambios en las necesidades mecánicas de los órganos conforme crece el individuo (Lachenbruch *et al.*, 2011). Los individuos jóvenes con alturas bajas y tallos de diámetro reducidos requieren tener mayor flexibilidad a factores externos, como el viento (James *et al.*, 2017). Conforme el individuo crece, se requiere madera que proporcione más resistencia y rigidez para soportar adecuadamente el peso del individuo (Hietz *et al.*, 2013). Es importante aclarar que todas estas hipótesis tampoco son mutuamente excluyentes, y puede ser que un mecanismo tenga más influencia que otro en distintas especies, en individuos de una misma especie y en órganos de un mismo individuo debido a factores genéticos o como respuesta al contexto ambiental en el que se halle el individuo. Para una discusión extensa sobre las distintas hipótesis para explicar los cambios en las características de la madera juvenil y madera madura, se recomienda consultar el trabajo de Lachenbruch *et al.* (2011).

3.4.1.3.2. Albura y duramen

Otra clasificación importante de la madera en el eje radial se basa la participación de la madera en funciones fisiológicas y el almacenamiento de compuestos extraíbles no estructurales (Wiedenhoeft & Eberhardt, 2021). Con este criterio, la madera se divide en albura (en inglés, *sapwood*) y duramen (en inglés, *heartwood*) (Wiedenhoeft & Eberhardt, 2021). La albura es el nombre que recibe la zona del órgano leñoso que participa activamente en el proceso de transporte y almacenamiento de agua, así como otras actividades fisiológicas (Butterfield, 2006); a su vez, duramen es el término con el que se conoce la zona del órgano leñoso que no participa en las actividades fisiológicas y que usualmente (pero no siempre) concentra una cantidad importante de compuestos extraíbles no estructurales (Taylor *et al.*, 2002; Rathgeber *et al.*, 2022). Aunque la albura no carece de compuestos extraíbles no estructurales (Grekin & Verkasalo, 2010), la concentración de estos en el duramen suele ser mucho mayor y esto puede producir una coloración distinta que permite delimitar el área del duramen (Taylor *et al.*, 2002).

La madera recién producida participa en el transporte de agua y en los primeros años de un individuo es común que la albura ocupe toda el área transversal de sus órganos (Donaldson *et al.*, 2016). Al crecer el individuo, la parte más cercana a la médula (la de mayor edad) atraviesa distintos procesos hasta transformarse en duramen. Estos procesos son: muerte de parénquima, formación de embolismos y el cierre de las punteaduras entre células (lo que imposibilita el transporte de agua), y la producción de compuestos extraíbles no estructurales por la albura, los cuales se almacenan en las células inactivas fisiológicamente (Taylor *et al.*, 2002). Como resultado de esta dinámica, en individuos adultos la albura es la zona más externa del órgano y el duramen se localiza en la cercanía de la médula (Figura 9-B, D; Wiedenhoeft & Eberhardt, 2021). La proporción entre albura y duramen está determinada tanto por parámetros genéticos como por el

ambiente (Kampe & Magel, 2013), y la edad a la que comienza a producirse el duramen es muy variable entre géneros y especies, e incluso entre individuos de una misma especie. En las gimnospermas el duramen comienza a producirse entre los 3 y 70 años (Hillis, 1999), y es esperable que, con el paso del tiempo, el duramen llegue a ocupar la mayor parte del área transversal del órgano (Reyes-García *et al.*, 2012; Araujo & Paes, 2018). Para cuantificar la fracción del área transversal de la madera que corresponde al duramen se pueden hacer pruebas de tinción con una amplia gama de reactivos, usualmente acompañados de análisis macroscópicos, espectrometría, y densimetría de Rayos-X, entre otros (Kutscha & Sachs, 1962; Kampe & Magel, 2013).

3.4.1.4. Patrones de la variación radial de la densidad de la madera

Como se ha mencionado a lo largo esta sección, la actividad del cámbium puede diferir a lo largo del tiempo en un mismo individuo u órgano debido a la influencia de distintos factores endógenos y exógenos; al mismo tiempo, estos cambios se traducen en modificaciones en las características de la madera en el eje radial de los órganos (Lachenbruch *et al.*, 2011; Wimmer & Johansson, 2014; De Micco *et al.*, 2016; Björklund *et al.*, 2021). La densidad de la madera es una de las características que puede variar en el eje radial (Wiemann & Williamson, 2013), y aunque la variación de la densidad de la madera sea medida en función de la distancia a la médula, el principal factor que la determina es la edad, variable que está muy relacionada con la talla de los individuos (Williamson & Wiemann, 2011).

Como resultado del estudio de la variación de la densidad de la madera en el eje radial, se han sugerido los siguientes patrones de la médula a la corteza: (1) el primero y más frecuente consiste en un aumento de la densidad de la madera (Woodcock & Shier, 2002; Nock *et al.*, 2009; Hietz *et al.*, 2013; Osazuwa-Peters *et al.*, 2014; Wassenberg *et al.*, 2015; de Pádua *et al.*, 2019; Lehnebach *et al.*, 2019); (2) una disminución de la densidad de la madera (Woodcock & Shier, 2002; Nock *et*

al., 2009; Hietz *et al.*, 2013; Wassenber *et al.*, 2015); (3) constancia en los valores de densidad de la madera (Wiemann & Williamson, 1989a; Woodcock & Shier, 2002; Wassenberg *et al.*, 2015; Lehnebach *et al.*, 2019; González-Melo *et al.*, 2022); (4) una disminución seguida de un aumento en la densidad de la madera (Osazuwa-Peters *et al.*, 2014); (5) un aumento seguido de una disminución en la densidad de la madera; y (6) variación errática en la densidad de la madera (*i.e.*, aumentos y disminuciones continuos y alternados) (Wiemann & Williamson, 2013; Wiemann & Williamson, 2014). La mayoría de los aumentos y decrementos en la densidad de la madera se explican mejor mediante una relación lineal, aunque dicha relación no sea perfecta (Wassenberg *et al.*, 2015). También se ha observado que la densidad de la madera cambia de forma exponencial, principalmente en los primeros años de vida del individuo (Wiemann & Williamson, 2012b, 2014). La variación radial de los valores de densidad de la madera está determinada principalmente por la identidad específica del individuo; a nivel macroscópico se pueden registrar valores que van desde 0.01 g cm^{-3} hasta casos extremos de más de 0.3 g cm^{-3} (Wiemann & Williamson, 1988; Wiemann & Williamson, 1989b; Nogueira *et al.*, 2005; Fayolle *et al.*, 2013; Osazuwa-Peters *et al.*, 2014; Plourde *et al.*, 2015; Wassenberg *et al.*, 2015).

3.4.2. Variación de la densidad de la madera en el eje longitudinal

Finalmente, la densidad de la madera también varía a lo largo del eje longitudinal de los órganos leñosos (Repola, 2006; Kord *et al.*, 2010; Wiemann & Williamson, 2014; Kimberley *et al.*, 2015; Planck & MacFarlane, 2015). Aunque esta variación ha sido interpretada como resultado de la combinación de las variaciones radiales de la densidad de la madera a lo largo del eje longitudinal, así como de las proporciones de madera juvenil/madera madura y albura/duramen presentes en distintas posiciones longitudinales (Figura 9), se reconoce que también hay un efecto independiente de la distancia longitudinal con respecto a la base de tallo (Alteyrac *et al.*, 2006; Wassenberg *et al.*,

2015; Longuetaud *et al.*, 2017; Billard *et al.*, 2020), el cual puede deberse en parte a que hay una mayor cantidad de madera de reacción en posiciones más altas del individuo, las cuales están más expuestas a la fuerza del viento (Knapic *et al.*, 2011; Viherä-Aarnio & Velling, 2017).

Otro aspecto que es importante considerar son las secciones irregulares de madera que se forman en el tallo a la altura de la copa en árboles. Debido a la reacción del cámbium vascular a las altas concentraciones de auxinas producidas por las yemas axilares durante la formación de ramas, la madera producida en estos puntos tiene características muy similares, si no es que iguales, a las de la madera juvenil (Amarasekara & Denne, 2002; Burdon *et al.*, 2004; Moore & Cown, 2017). Algunos autores se refieren a este tipo como “madera formada en la copa”, en una clasificación distinta a la dicotomía madera juvenil-madura (Burdon *et al.*, 2004).

Así como se han detectado patrones de densidad de la madera a lo largo del eje radial, ha sucedido lo propio a lo largo del eje longitudinal. El cálculo del promedio de la densidad de la madera por secciones radiales ha revelado patrones contrastantes que se observan al moverse desde la base al ápice del tallo: el promedio disminuye; aumenta; disminuye y posteriormente aumenta; disminuye, aumenta y vuelve a disminuir; o se mantiene constante (Repola, 2006; Sette *et al.*, 2012; Wiemann & Williamson, 2014; Longuetaud *et al.*, 2017; Sagang *et al.*, 2018). La diferencia en la densidad de la madera a lo largo del eje longitudinal puede ser superior a 0.1 g cm^{-3} , aunque por lo general es menor que este valor (Wiemann & Williamson, 2014; Longuetaud *et al.*, 2017). Es importante mencionar que, si bien la variación de la densidad de la madera sobre el eje longitudinal ha sido muy estudiada para especies importantes económicamente, esta variación es casi totalmente desconocida para especies tropicales y las que no son comerciales o que no crecen como árboles, y en los órganos que no son tallos (Wiemann & Williamson, 2010; Wiemann & Williamson, 2014).

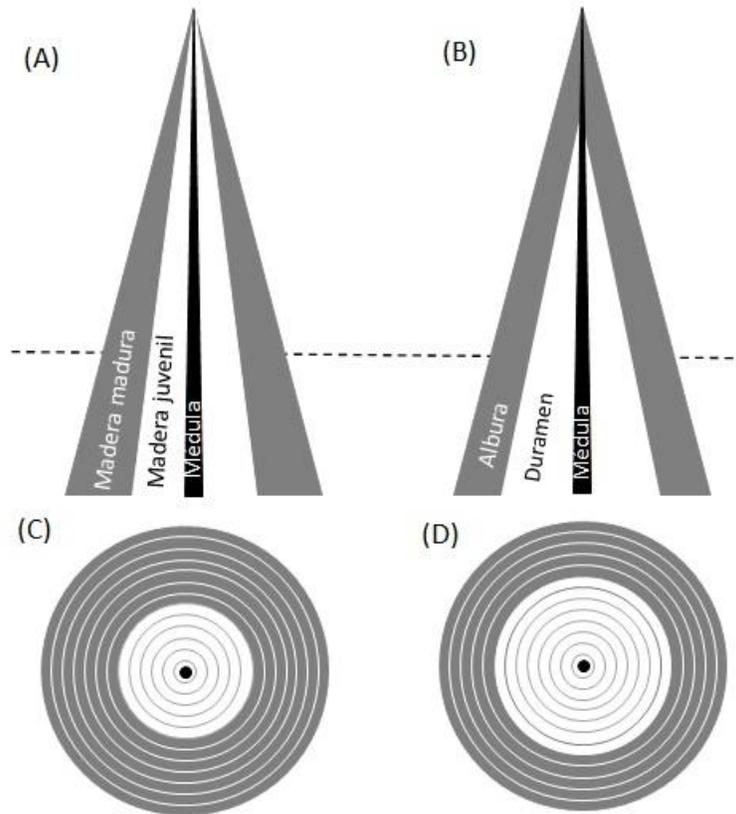


Figura 9. Proporción de las distintas clasificaciones de la madera en el eje longitudinal (A, B) y radial (C, D) del tallo de un árbol adulto. La línea punteada en (A, B) indica el punto donde se hicieron los cortes transversales (C, D). (A) y (C) corresponden a madera juvenil y madura, (B) y (D) a albura y duramen. Nótese cómo las clasificaciones se sobreponen y difieren en ciertas áreas, y cómo la proporción de madera juvenil y de albura es mayor mientras más cerca se está del ápice de los tallos.

3.4.3. Particularidades de la variación de la densidad de la madera en ramas y raíces

La densidad de la madera ha sido estudiada principalmente en tallos, tanto en su eje longitudinal como en el radial. Por el contrario, la densidad de la madera en ramas y raíces con crecimiento secundario ha sido menos estudiada, aunque estas también son órganos muy importantes de las plantas. Este sesgo también se observa en los registros analizados durante la revisión del presente trabajo: de los 305 trabajos revisados en los que se determinó la densidad de la madera o se hicieron comentarios relevantes al respecto, en 43 el análisis se hizo en ramas y solo en cuatro fue para

raíces, en comparación con los 289 registros en los que se estudiaron los tallos. En esta sección se discuten algunas particularidades sobre la densidad de la madera en estos órganos poco estudiados, considerando que la información sobre la variación de la densidad de la madera en ramas y raíces, así como sobre los métodos para su medición, es considerablemente menor que la correspondiente a los tallos.

En ecología, muchas veces se ha supuesto que la densidad de la madera en las ramas es igual a la densidad de la madera de los tallos y viceversa. Esta consideración se basa en el supuesto de que la densidad de la madera está sujeta en todo el individuo a un fuerte control genético, y con este fundamento se aprovecha el hecho de que la toma de muestras de madera en las ramas puede ser mucho más práctica o fácil que en los tallos (Williamson & Wiemann, 2010; Jiang *et al.*, 2015). Sin embargo, este no siempre es el caso, ya que puede haber diferencias significativas entre los valores de densidad de la madera entre los distintos órganos en un mismo individuo. Por lo tanto, para poder estimar adecuadamente la densidad de la madera del tallo a partir de las mediciones en las ramas, primero es necesario averiguar qué relación existe entre los valores de una y otra (Williamson & Wiemann, 2010; Sarmiento *et al.*, 2011; Schuldt *et al.*, 2013; He & Deane, 2016; Dadzie *et al.*, 2018; MacFarlane, 2020).

El crecimiento de la madera en las ramas presenta algunas particularidades. Como se comentó antes, debido a la alta concentración de auxinas en las inserciones, la madera de las ramas es muy similar a la madera juvenil producida en el tallo debido a la forma en que estas hormonas influyen en la actividad del cámbium (Burdon *et al.*, 2004; Moore & Cown, 2017). Por esta razón, si los tallos presentan una variación radial grande, esta podría no ser detectada si se analiza la madera de las ramas, puesto que no estarían examinando las propiedades de la madera madura (Wiemann & Williamson, 2012a). Además, las ramas son mucho más propensas a producir madera de reacción,

la cual por lo general ocupa una fracción mayor en estos órganos debido a que estos suelen estar inclinados (Rosner, 2017), aunque las ramas también pueden presentar una variación radial propia mientras mayor sea su diámetro (Billard *et al.*, 2020).

La ecuación para estimar la densidad de la madera en los tallos a partir de su densidad en las ramas más utilizada en ecología es la propuesta por Swenson y Enquist (2008), la cual fue recomendada por Pérez-Harguindeguy y colaboradores (2013) en su trabajo *New Handbook for Measurement of Plant Traits* (estos últimos autores admiten que la relación entre la densidad de la madera de tallos y ramas puede variar entre especies). Esta ecuación se desarrolló a partir de datos de gravedad específica básica obtenidos en ramas y tallos de árboles y arbustos de un bosque premontano húmedo neotropical, y permite estimar en árboles la densidad de la madera de tallos como función de la densidad de la madera de sus ramas, de la siguiente manera:

$$D_T = 1.411 \times D_R$$

y en arbustos como:

$$D_T = 1.134 \times D_R.$$

En ambas ecuaciones, D_T corresponde a densidad básica del tallo y D_R a la densidad básica de la rama. Desafortunadamente, el método para desarrollar estas ecuaciones estuvo marcado por varios errores metodológicos importantes (Williamson y Wiemann 2010): las muestras tomadas de la madera de tallos no fueron ponderadas adecuadamente por área, en las determinaciones de volumen y peso de las muestras se incluyó a la médula, las muestras fueron secadas a una temperatura menor a la recomendada (60 °C) (ASTM, 2014) y/o el tamaño de muestra fue muy reducido (1 o 2 individuos por especie).

La mayoría de las ecuaciones propuestas para estimar la densidad de la madera en ramas a partir de la densidad de la madera de tallos consideran que la relación entre ambas es de carácter lineal (Cuadro 3). MacFarlane (2020) llevó a cabo un metanálisis con valores de densidad de la madera de ramas y tallos de 78 especies o géneros de angiospermas y gimnospermas arbóreas que crecen en Estados Unidos de América, clasificándolos en distintos tipos funcionales de acuerdo con la longevidad de sus hojas y su posición en el dosel o sotobosque; este análisis le permitió reconocer patrones distintivos. Por ejemplo, en las gimnospermas estudiadas, la densidad de la madera en las ramas era mayor que la densidad de la madera en los tallos cuando esta última era baja, pero al aumentar la densidad de la madera en los tallos la densidad de la madera de las ramas comienza a parecerse a la primera hasta llegar a ser casi igual. En el caso de las angiospermas caducifolias estudiadas encontró tres patrones: (1) la relación era de 1 a 1 (*i.e.*, sin diferencia), (2) la densidad de la madera de ramas era mayor a la de tallos, o (3) la densidad de la madera de ramas era menor que la de los tallos. Un hallazgo importante fue que en los casos en los que la densidad de la madera de ramas era mayor que la de los tallos, la diferencia era menor en las angiospermas que en las gimnospermas. Por otra parte, al relacionar las proporciones de las densidades de la madera en ramas y tallos con la posición que ocupan las especies en el dosel, MacFarlane encontró que las especies más dominantes en el dosel tenían ramas con madera más densa, mientras que para las especies del sotobosque la proporción densidad de la madera de ramas/tallos era menor. Finalmente, sus resultados sugieren que las estimaciones pueden mejorar si se incluyen otras variables, por ejemplo, la filogenia o la clasificación por tipos funcionales.

Cuadro 3. Ejemplos de relaciones encontradas entre la densidad de la madera de tallos (DM_T) y ramas (DM_R)

Relación	Objeto de estudio	Fuente
$DM_T = 1.067 \times (DM_R)^{0.953}$	Árboles y palmeras de un bosque Neotropical húmedo	Duque <i>et al.</i> (2017)
$DM_T = 1.411 \times DM_R$	Árboles en un bosque Neotropical premontano húmedo	Swenson y Enquist (2008)
$DM_T = 1.134 \times DM_R$	Arbustos en un bosque Neotropical premontano húmedo	
$DM_R = 1.1 DM_T$	Individuos de <i>Calycophyllum spruceanum</i> en la Amazonía	Weber <i>et al.</i> (2015)
DM_T 10% mayor que DM_R	565 especies de árboles de bosques húmedos en la Guyana Francesa	Sarmiento <i>et al.</i> (2011)

La densidad de la madera en raíces leñosas ha sido aún menos estudiada que en las ramas; sin embargo, esto no significa que este no sea un rasgo funcional de vital importancia para entender cómo cambian las propiedades hidráulicas en el eje rama-brote (Fortunel *et al.*, 2014; Baer *et al.*, 2021). Cada uno de los tipos de órganos de las plantas está sometido a presiones ambientales particulares que dan lugar a cambios en las características de la madera y haciendo que la densidad de su madera sea diferente. Por ejemplo, Santini *et al.* (2018) reportaron que en seis especies de angiospermas la densidad de la madera difería hasta más de 0.2 g cm^{-3} entre la albura de las raíces y de las ramas, y que la madera de las raíces era menos densa que la madera de ramas en casi todas las especies excepto una. En un estudio realizado con *Populus balsamifera* subsp. *trichocarpa*, Baer *et al.* (2021) encontraron que la densidad de la madera en las raíces era 0.168 g cm^{-3} menor que en los tallos, en coincidencia con otros estudios que también sugieren un patrón general en el que la densidad de la madera en raíces es menor que la de los tallos o las ramas en magnitudes similares (Kiaei & Moya, 2015; Longui *et al.*, 2017; Longui *et al.*, 2018). A pesar de estas generalidades, también hay reportes de que la densidad de la madera en las raíces puede ser muy

similar a la de tallos y ramas (Fortunel *et al.*, 2014; Zhao *et al.*, 2018). Estos reportes señalan la importancia de estudiar la densidad de la madera de raíces por separado, y la necesidad de llevar a cabo nuevas investigaciones sobre las relaciones entre la densidad de la madera entre distintos órganos.

3.5. Implicaciones de la variación en los valores de la densidad de la madera

Como se explicó antes, la densidad de la madera es una propiedad que se deriva de forma compleja del arreglo de los componentes de los tejidos y la arquitectura celular de la madera; por esta razón se han identificado tantas relaciones con distintos aspectos ecológicos y fisiológicos de las plantas leñosas. Sin embargo, es notable el grado en el que los ecólogos han subestimado la variación de la densidad de la madera, lo cual se puede deber a las unidades con las que se presenta normalmente (g cm^{-3}). Al estudiar las propiedades mecánicas de la madera, es necesario darse cuenta de que un aumento tan pequeño de los valores de densidad de la madera como 0.005 g cm^{-3} (lo que equivale a más de la mitad del valor mínimo identificado en tejidos leñosos de plantas) puede traducirse en un aumento significativo y positivo en todas las propiedades mecánicas de la madera (Kasal, 2004), incluyendo el módulo de ruptura, el módulo elástico, la máxima fuerza compresiva y la rigidez y fuerza de la madera (Niklas & Spatz, 2012). Todo esto se ve reflejado a su vez en la biomecánica de los tallos, afectando parámetros importantes como la altura crítica de pandeo, la cual se relaciona con la altura que puede alcanzar un árbol antes de que se presente un fallo mecánico (Fournier *et al.*, 2013), y el tamaño de copa que puede soportar un tallo (Iida *et al.*, 2012; Larjavaara, 2021) y sus ramas, lo cual finalmente influye en la resistencia de estos órganos a fuerzas externas como el viento, la carga de lianas o el impacto de objetos (Anten & Schieving, 2010; van Casteren *et al.*, 2012; Badel *et al.*, 2015).

Otro aspecto de gran importancia se refiere a cómo la precisión de las estimaciones de la biomasa aérea de las plantas leñosas es afectada significativamente por la inclusión de la variación de la densidad de la madera a nivel intraespecífico e intraindividual en las ecuaciones alométricas correspondientes (Mitchard *et al.*, 2014; MacFarlane, 2015; Preece *et al.*, 2015; Mensah *et al.*, 2016; Nam *et al.*, 2016; Bojórquez *et al.*, 2020). Particularmente en el caso de los árboles, las estimaciones de biomasa mejoran considerablemente si se incluye tanto la variación radial como la vertical de la densidad de la madera en los tallos (Wiemann & Williamson, 2012a; Wiemann & Williamson, 2014; Planck & MacFarlane, 2015; Wassenberg *et al.*, 2015; Billard *et al.*, 2020) y si se incluyen por separado los valores de densidad de la madera en tallos y ramas, cuya diferencia puede ser considerable (Planck & MacFarlane, 2015; Billard *et al.*, 2020; Petráš *et al.*, 2021).

En síntesis, una de las razones que explican el uso tan difundido de la densidad de la madera dentro del enfoque de rasgos funcionales es su potencial como un indicador que permite aproximarse a aspectos ecológicos fundamentales, así como a una estimación de otros rasgos de las plantas leñosas cuya medición directa sería tardada y costosa (Chave *et al.*, 2009; Beeckman, 2016). En este contexto, para reevaluar el desempeño de la densidad de la madera como un indicador básico de la funcionalidad vegetal y a fin de determinar cuáles relaciones están más generalizadas y tienen mayor fuerza, es indispensable hacer los mejores esfuerzos con el fin de obtener valores cada vez más precisos en individuos, especies y comunidades. Sin embargo, los antecedentes revisados aquí dejan claro que este intento se seguirá viendo obstaculizado por el uso de métodos diferentes o poco estandarizados para la medición de la densidad de la madera, ya que son precisamente estas diferencias las que pueden estar produciendo la variación (o la falta de variación) registrada en los valores de densidad de la madera que alimentan las bases de datos y los estudios ecológicos (Williamson & Wiemann, 2010; Beeckman, 2016; da Páscoa *et al.*, 2020).

4. MUESTREO PARA LA DETERMINACIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA

La medición de la densidad de la madera puede requerir mucho tiempo, esfuerzo y recursos. Además, se debe señalar que en este proceso se causa daño en mayor o menor medida a los individuos muestreados, dependiendo de la técnica usada para obtener las muestras. Por ende, es urgente no solo reducir las fuentes de error en la medición de la densidad de la madera, sino también planear el muestreo de acuerdo con los objetivos de investigación, con la intención de disminuir tanto como sea posible el número de muestras a nivel de especie y a nivel de individuo, pero al mismo tiempo logrando capturar la mayor parte de la variación existente entre especies, entre individuos de una misma especie y entre los componentes de un mismo individuo, según sea necesario para el estudio en cuestión.

Esto implica la necesidad de hacerse varias preguntas antes de proceder a la toma de muestras de madera. ¿La intención es explorar la relación que existe entre la densidad de la madera y la arquitectura del tallo o la fisiología del individuo? ¿Es necesario capturar la variación radial de la densidad de la madera del componente a analizar? ¿Cuáles son las formas de crecimiento de las especies que se incluirán en el muestreo? ¿Cuál es el estado de la vegetación (por efecto del disturbio) en la que queremos obtener las muestras? ¿Cuál es el intervalo de tiempo de vida en el que se va a estudiar a los individuos? Estas interrogantes y sus respectivas recomendaciones serán abordadas en el presente apartado. Asimismo, se exploran métodos alternativos de estimación de densidad de la madera que son usualmente utilizados en la ciencia forestal y ciencia de materiales, analizando las ventajas y desventajas potenciales que puede tener su uso en estudios ecológicos.

4.1. Métodos para el muestreo de la densidad de la madera

El primer paso para la medición de la densidad de la madera es la extracción de muestras en campo o la estimación *in situ* de la densidad de la madera. Dependiendo de las circunstancias, esta tarea puede ser la que consuma más tiempo y recursos en el estudio de esta propiedad de la madera. Antes de proceder a examinar la forma adecuada de capturar la variación, aquí se describen y discuten brevemente los métodos de obtención de muestras de madera y de estimación de la densidad de la madera *in situ* (métodos indirectos no destructivos). Cabe aclarar que están disponibles otros trabajos sobre los diversos métodos que se revisan en este apartado (Grissino-Mayer, 2003; Williamson & Wiemann, 2010; Gao *et al.*, 2012, 2017; Schimleck *et al.*, 2019), en los cuales se analiza a detalle los contextos teóricos, las limitaciones y recomendaciones técnicas, y se hacen comparaciones de los diferentes usos en el campo de la ciencia forestal. Por esta razón, para cada método se presenta una descripción breve y se incluyen referencias especializadas a estos trabajos para que el interesado pueda consultarlas en caso de que desee profundizar en él.

Existen varios métodos para medir la densidad de la madera y estos pueden dividirse en directos o indirectos (Arnič *et al.*, 2021). En los métodos directos se determinan los valores volumétricos y gravimétricos de la madera para posteriormente calcular su densidad. En los métodos indirectos, se mide otra variable y la densidad de la madera se estima a partir la relación que tenga con esta variable. Algunos métodos indirectos no requieren de la extracción de muestras de los individuos, pero todos los métodos directos sí lo requieren (Arnič *et al.*, 2021). Independientemente de si se trata de métodos directos o indirectos, si estos no requieren la extracción de madera o si la extracción de madera no involucra la muerte del individuo, se clasifican en general como métodos no destructivos de extracción de muestras (Gao *et al.*, 2017). Por el contrario, los métodos de medición de la densidad de la madera que provocan la muerte del individuo durante la extracción

de este tejido se conocen como métodos destructivos (Gough & Barnes, 1984). Esta sección se centra en los métodos de extracción de muestras de madera y los métodos indirectos que no requieren extraer muestras de madera. Los procedimientos de laboratorio para los métodos directos e indirectos que requieren procesamiento de laboratorio serán abordados en el apartado 5. Medición de la densidad de la madera en laboratorio.

4.1.1. Métodos destructivos de extracción de muestras

En general, los métodos destructivos para la medición de la densidad de la madera (y de otras propiedades de este tejido) necesitan la obtención de grandes volúmenes de madera, lo que conduce a la muerte de los individuos de los que se extraen las muestras. En este caso, los órganos suelen segmentarse en discos (Figura 10). La obtención de grandes volúmenes de madera mediante la destrucción del individuo ofrece tres grandes ventajas: (1) se puede determinar de manera efectiva la variación radial y vertical de la densidad de la madera en el tallo; (2) se puede identificar la presencia de madera de reacción y otros detalles de la madera, como cicatrices de inserción de ramas o madera podrida, los cuales pueden pasar desapercibidos al extraerse una cantidad menor (o ninguna) de madera, y (3) estos métodos permiten hacer las estimaciones de biomasa más precisas posibles (Longuetaud *et al.*, 2017; Billard *et al.*, 2020; da Páscoa *et al.*, 2020). A pesar de este último punto, es necesario considerar que estos métodos no son una opción viable ni ética para especies en peligro de extinción o individuos presentes en áreas protegidas (Gao *et al.*, 2017). Un problema adicional que presentan los métodos destructivos son los recursos, el equipo y la logística necesarios para procesar volúmenes grandes de madera, en especial para el secado necesario para la determinación de masa anhidra (Huynh *et al.*, 2021), además de que no permiten hacer varias mediciones en un mismo individuo u órgano a lo largo del tiempo (Kahl *et al.*, 2009; Gao *et al.*, 2017).

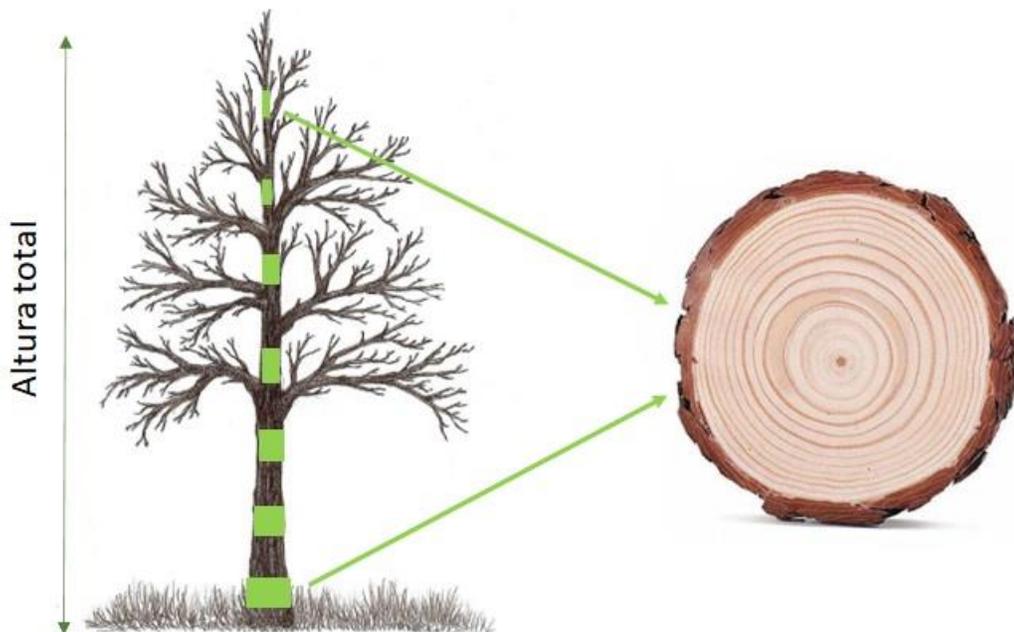


Figura 10. Método destructivo de extracción de muestras para medición de la densidad de la madera. En este caso el árbol fue talado y se tomaron siete discos correspondientes a siete alturas del tallo.

4.1.2. Métodos no destructivos de extracción de muestras

Los métodos no destructivos no requieren la extracción de madera del individuo, o no necesitan extraer un volumen de madera suficientemente grande como para causarle la muerte. Las mayores diferencias entre los métodos de esta categoría están en las características de las muestras obtenidas y los instrumentos con las que se obtienen.

4.1.2.1. Taladros de incremento

Los núcleos de incremento son cilindros de madera obtenidos por medio de un taladro de incremento o taladro de Pressler, instrumento que debe su nombre al apellido de su inventor, Max Pressler (1866). El mecanismo del taladro de incremento es simple: un barreno hueco de cierto diámetro con punta aserrada perfora al órgano leñoso con el empuje de su operador cuando este

gira un mango conectado al barreno (Grissino-Mayer, 2003). Una vez que se consigue la profundidad deseada en el órgano, se utiliza un extractor (también conocido como bayoneta) que separa la madera que quedó en la parte interna del barreno del tronco y lo separa de este, obteniéndose así un núcleo de incremento con un diámetro similar al de la parte hueca del barreno (Figura 11; Grissino-Mayer, 2003)

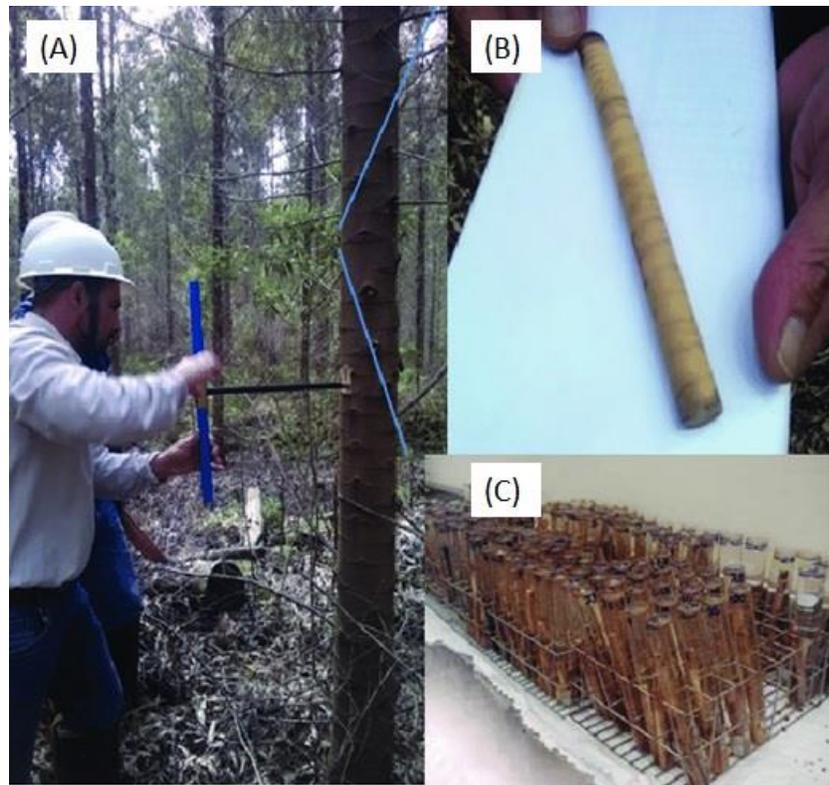


Figura 11. Toma de núcleos de incremento. (A) Perforación con el taladro de Pressler (de 12 mm de diámetro) para tomar núcleos de incremento. (B-C) Núcleos de incremento obtenidos con este instrumento. Tomado de Estopa *et al.* (2017).

El taladro de incremento es el instrumento más utilizado para la extracción de muestras de madera y es muy utilizado en dendrocronología y para la obtención de muestras en ciencia forestal y ecología para medir la densidad de la madera (Williamson & Wiemann, 2010; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Tsen *et al.*, 2016). La ventaja de usar taladros de incremento radica en el potencial de

obtener muestras que abarquen toda o gran parte de la variación radial de la densidad de la madera en los órganos (siempre y cuando sea posible perforar para obtener una muestra que abarque la madera desde la corteza hasta la médula), sin causar la muerte inmediata del individuo y provocándole el menor daño posible (Wiemann & Williamson, 2012a). Sin embargo, es importante recalcar que, a pesar de considerarse una técnica que no causa la muerte inmediata del individuo, es inevitable causar un daño de magnitud y consecuencias variables, principalmente la descomposición en el interior del órgano y una abertura que brinda la oportunidad para la entrada de patógenos (Wunder *et al.*, 2013; Neo *et al.*, 2017). Incluso se han registrado casos en los que la toma de núcleos de incremento resultó en la muerte de los individuos (Tsen *et al.*, 2016; Gao *et al.*, 2017), aunque también hay estudios demográficos de hasta quince años de duración que no han encontrado un aumento significativo en la mortalidad de los individuos perforados con taladros de incremento (Helcoski *et al.*, 2019). Por supuesto, hay que considerar que el intervalo de tiempo en el que se han desarrollado estos estudios demográficos puede ser insuficiente para determinar cómo impacta la obtención de núcleos de incremento en escalas mayores de tiempo (Van Mantgem & Stephenson, 2004; Tsen *et al.*, 2016; Helcoski *et al.*, 2019).

Para disminuir los daños al individuo, por un tiempo se sugirieron tratamientos de las heridas, los cuales consisten en obstruir el hueco provocado por el taladrado y/o aplicar tópicamente preparaciones que prevengan o disminuyan el establecimiento de hongos (Phipps, 1985). Sin embargo, tanto su uso como la investigación referente al tratamiento de heridas han cesado al publicarse trabajos que señalan que, si bien retrasan los efectos de descomposición, los tratamientos no tienen efectos significativos a largo plazo e incluso algunos agravan el daño (Grissino-Mayer, 2003; Tsen *et al.*, 2016). Al respecto, Tsen *et al.* (2016) han sugerido que la investigación de tratamientos de heridas provocadas por los núcleos de incremento debe ser reevaluada con rigor

estadístico, aplicaciones de tratamiento correctas, y una adecuada evaluación de la evolución de la herida con indicadores correspondientes. Tsen *et al.* (2016) también destacaron la existencia de tratamientos que en su momento resultaron prometedores pero que no recibieron la atención necesaria.

Además de la posibilidad de daño y consecuente mortalidad al tomar las muestras de madera, la obtención de núcleos mediante taladros de incremento tiene varias desventajas:

1. El proceso de extracción de núcleos mediante taladros de incremento requiere una gran inversión de esfuerzo y tiempo. Es difícil conseguir núcleos que abarquen desde la corteza hasta la médula en un primer intento (Wiemann & Williamson, 2012a).
2. Un taladro de incremento comercial es un equipo costoso y frágil. Se espera que un barreno de incremento con un correcto manejo y un adecuado mantenimiento permita extraer cientos o miles de núcleos en maderas de relativamente baja densidad (Grissino-Mayer, 2003). El costo del equipo aumenta desproporcionadamente con el aumento en el diámetro y la longitud del barreno (se pueden conseguir taladros de incremento marca Haglöf con un diámetro mínimo 4.35 mm y una longitud mínima de 10 cm, hasta taladros de 12 mm de diámetro y 100 cm de longitud, con precios en 2022 que fluctúan desde 180.00 hasta más de 2000.00 dólares estadounidenses, respectivamente).
3. Mientras más densa sea la madera por perforar y mayor el diámetro y longitud de los núcleos de incremento, más difícil es el proceso de extracción. Las maderas con una densidad a partir de 0.6 g cm^{-3} ya son consideradas muy densas, e intentar perforarlas con los taladros de incremento estándar puede provocar un deterioro más rápido o directamente daños irreversibles en las herramientas (Maeglin, 1979; Grissino-Mayer, 2003).

4. Durante la perforación, la fricción puede causar la compresión del núcleo de madera, lo que hace que tenga un volumen menor al del barreno, y a su vez puede llevar a sobreestimar la densidad de la madera. Esta compresión se puede disminuir consiguiendo un taladro de mayor diámetro, con el costo y esfuerzo adicional que eso conlleva (Taras & Wahlgren, 1963; Williamson & Wiemann, 2010).
5. Otros problemas operativos surgen al intentar conseguir un núcleo que abarque desde la corteza hasta la médula. Estos han sido revisados extensamente por Williamson y Wiemann (2013), quienes afirman que: (1) los taladros utilizados pueden no tener la longitud suficiente como para lograr perforar hasta la médula porque el radio del órgano es mayor; (2) los órganos pueden tener centros huecos o podridos incluso en individuos vivos, por lo que no existe médula a la cual alcanzar; y (3) el crecimiento excéntrico del órgano puede dificultar encontrar la médula.

Es importante tener un conocimiento adecuado de cómo manejar y dar el mantenimiento necesario a un taladro de incremento. Algunos ejemplos de guías para la operación de taladros de incremento: son: Maeglin (1979), Phipps (1985), Grissino-Mayer (2003) y UWICER (2017). De igual forma, se debe procurar causar el menor daño posible al individuo, disminuyendo los intentos por llegar a la médula, así como considerar la posible reacción que tendrán los individuos a la perforación (Tsen *et al.*, 2016). Si la especie de la que se desea obtener muestras forma anillos de crecimientos, un localizador de médula puede ser de gran ayuda para tomar una muestra adecuada en la menor cantidad de intentos posibles (Josza, 1988).

4.1.2.2. Accesorios y alternativas a los taladros de incremento

Algunos tecnólogos de la madera han intentado solventar las dificultades de los taladros de incremento proponiendo el uso de accesorios que faciliten la perforación en maderas más densas y tallos con diámetros grandes, o diseñando herramientas que funcionan de forma similar, pero más económicas. Algunas alternativas propuestas son los taladros de incremento improvisados (Bobadilla *et al.*, 2018; Olale *et al.*, 2019), algunos taladros comerciales pero diseñados para potenciar el movimiento giratorio de perforación con gasolina (aunque no suelen ser precisamente baratos), y diseños de soportes para mantener los taladros fijos durante el proceso (Krottenthaler *et al.*, 2015; Kagawa & Fujiwara, 2018; Caetano-Andrade *et al.*, 2021). Sin embargo, aún se sigue trabajando en la búsqueda de una solución óptima entre eficacia, costo y practicidad en campo (por ejemplo, los soportes mencionados son costosos, requieren un proceso complejo y tardado de ensamble, y pesan demasiado, lo que hace muy difícil su uso durante el trabajo en campo).

Por otra parte, cuando no es necesario capturar la variación radial, se pueden obtener muestras de madera mediante sierras (Kahl *et al.*, 2009), cuchillos especializados o taladros que pueden extraer astillas de madera (Grundelius, 1990; Via *et al.*, 2005; Kuyah *et al.*, 2013; Martínez *et al.*, 2020; Ugulino *et al.*, 2020). Si bien estas herramientas no permiten conocer la variación radial o estudiar las características del duramen en individuos adultos, sí pueden ser utilizadas en individuos jóvenes o cuando únicamente se necesita medir la densidad de la madera más externa, por ejemplo, para relacionar la densidad de la madera con las funciones y propiedades hidráulicas en tallos maduros.

4.1.2.3. Métodos indirectos y no destructivos

Retomando lo expuesto sobre los métodos indirectos, es decir, los que permiten estimar la densidad de la madera a través de la medición de otra variable porque se conoce la relación que tiene esta última con la densidad de la madera, hay algunos procedimientos que no requieren de la extracción

de muestras de madera, sino que permiten hacer la medición de la densidad de la madera *in situ*. Estos métodos hacen posible la obtención de mediciones en menos tiempo y con menos esfuerzo que los métodos destructivos y los que necesitan la extracción de madera, a cambio de una menor precisión en los valores de densidad de la madera. Como ya se mencionó, esta sección no cubre extensamente todos los métodos que pertenecen a esta categoría, sino solo los más relevantes de acuerdo con las búsquedas sistemáticas realizadas al inicio y durante el estudio. Por ejemplo, en esta revisión no se profundiza en las herramientas de emisión acústica, ya que, si bien pueden servir para determinar la densidad de la madera y son un método indirecto y no destructivo, su uso requiere en primer lugar estimar el módulo de elasticidad de la madera, para posteriormente estimar la densidad.

4.1.2.3.1. Pilodyn

El Pilodyn Wood Tester (abreviado como Pilodyn) es uno de los métodos indirectos más antiguos utilizados en el campo forestal para estimar la densidad de la madera. Se trata de un instrumento que tiene una aguja accionada por un resorte (Figura 12-A). Al insertar esta aguja en la madera usando una energía de impacto constante (usualmente 6 o 18 J), se registra la penetración en el tejido. Dicha penetración (medida en mm) está correlacionada negativamente con la densidad de la madera (Gao *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2019; Karlinasari *et al.*, 2021).

El Pilodyn permite hacer mediciones rápidas y sus estimaciones de la densidad de la madera son suficientemente certeras como para clasificar a las maderas en categorías gruesas (sin que la identidad específica o la dureza de estas afecte su precisión; Karlinasari *et al.*, 2021), únicamente haciendo daño al abrir una herida pequeña en la corteza de los individuos (Gao *et al.*, 2012). Sin embargo, las mediciones obtenidas con el Pilodyn pueden desviarse considerablemente del valor real de densidad de la madera, por lo que no es una técnica muy recomendable (Wang *et al.*, 1999;

Gao *et al.*, 2012). Además, el Pilodyn solo permite estimar la densidad de la madera más externa en el órgano y requiere varias mediciones en su circunferencia (Gao *et al.*, 2017); de hecho, con frecuencia las mediciones se ven afectadas por cambios en el contenido de humedad en el individuo (si suceden debajo del punto de saturación de las fibras) o por la presencia de madera de reacción (Karlinasari *et al.*, 2021), aunque las mediciones también pueden hacerse en segmentos removidos de madera. El Pilodyn puede ser de gran utilidad en ecología cuando se requiere estimar la densidad de la madera en una especie o un género en donde esta variable aún no ha sido estudiada, y además esto puede servir como un antecedente para preparar mejor el muestreo y así determinar la densidad de la madera con un método más preciso. Si se desea aprender más sobre el uso del Pilodyn para la medición de la densidad de la madera, se recomienda ver el trabajo de Pilegaard (2000).

4.1.2.3.2. Resistógrafo

El resistógrafo es un instrumento que inserta una broca de 1.5 o 3 mm de diámetro a un ritmo constante en la madera utilizando el mecanismo de un taladro común (Figura 12-B; Gao *et al.*, 2017). Conforme la broca penetra en la madera, el instrumento registra el perfil de resistencia a la perforación a intervalos de 0.1 mm (Schimleck *et al.*, 2019). La densidad de la madera se estima a partir de la resistencia a la perforación. Debido a que con este instrumento se puede obtener un perfil radial de resistencia a la perforación, también es posible estimar la variación radial de la densidad de la madera, incluso relacionándola con los anillos de crecimiento; de hecho, los valores de resistencia a la perforación pueden explicar entre 44 y 97% de la variación en la densidad de la madera (Couto *et al.*, 2013; Barría *et al.*, 2017; Gao *et al.*, 2017), lo cual puede ser muy útil en estudios ecológicos cuando la variación radial de la densidad de la madera es relevante.

A pesar de este potencial, el resistógrafo también tiene desventajas. La principal es su costo muy elevado (alrededor de siete mil euros en 2022). Desde una perspectiva más metodológica, otra gran

desventaja es que la precisión en la estimación disminuye conforme penetra la broca debido a que algunas astillas de madera se adhieren a la aguja, provocando cambios en el ritmo de perforación y por lo tanto en la resistencia registrada a la perforación (Gao *et al.*, 2012). Asimismo, la broca es flexible, por lo que esta se puede desviar del eje radial del órgano al penetrar en la madera y afectar los registros de resistencia a la perforación, e incluso dañar la aguja. Estos riesgos se ven agravados mientras más densa es la madera (Schimleck *et al.*, 2019). Además, para mejorar sustancialmente la precisión de las estimaciones es necesario calibrar los modelos de relación con la medición de la densidad de la madera mediante métodos más precisos (Tomczak *et al.*, 2022). Es importante también mencionar que algunos estudios sugieren que la resistencia a la perforación está influida por el contenido de humedad de la madera, aunque este efecto necesita ser investigado con más detalle (Schimleck *et al.*, 2019). Para conocer más sobre la metodología para realizar el análisis de los perfiles resistográficos y cómo obtener datos de densidad de la madera de los mismos se recomienda revisar los trabajos de Thomczak *et al.* (2022) y de Acuña *et al.* (2011).

4.1.2.3.3. Torsiómetro

El torsiómetro es un instrumento que permite medir la torsión cuando se introduce una broca en la madera, y se trata esencialmente de un accesorio a los taladros de incremento (Figura 12-C) (Gao *et al.*, 2012, 2017). Debido a que la torsión está relacionada con la densidad de la madera, el trabajo de laboratorio se hace innecesario, pues esta variable se puede estimar directamente. Los valores de torsión registrados por el torsiómetro explican entre 70 y 96% de la variación de la densidad de la madera (Gao *et al.*, 2017). Sin embargo, esta precisión solo se ha estudiado en algunas especies, principalmente las de interés comercial (Nicholls & Roget, 1977; Cown, 1978; Gao *et al.*, 2017). El torsiómetro tiene la ventaja de ser mucho más barato que el Resistógrafo, con un valor de alrededor de 100 dólares de Estados Unidos en 2022. Sin embargo, tiene como desventajas que su

precisión todavía ha sido poco estudiada y que su diseño solo permite estimar la densidad de la madera más externa en el órgano vegetal (Gao *et al.*, 2017).

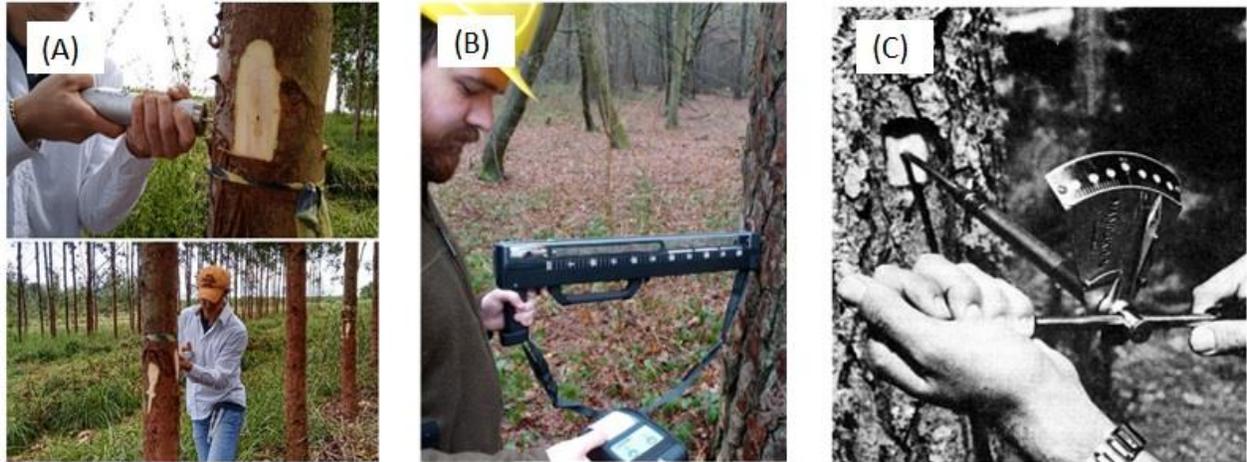


Figura 12. Diferentes métodos indirectos para la estimación de la densidad de la madera. (A) Pilodyn, (B) Resistógrafo, y (C) Torsiómetro acoplado con un taladro de incremento. Tomado de Ferreira *et al.* (2020) y Gao *et al.* (2017).

4.2. Muestreo para la medición de la densidad de la madera de plantas individuales

Como se discutió en el apartado 3, la densidad de la madera varía en los órganos a lo largo de dos ejes principales: el radial y el longitudinal. La densidad de la madera también varía entre órganos, poblaciones y comunidades. Por estas razones, el tema central de esta sección es cómo se debe muestrear la madera para capturar de forma óptima la variación de su densidad en estos distintos niveles de organización, dependiendo de la pregunta de investigación.

4.2.1. Muestreo en árboles

El método de muestreo de madera en árboles que permitiría la mejor captura posible de la variación en los ejes longitudinal y radial incluiría los siguientes pasos: (1) talar el árbol, (2) dividir el tallo en numerosos discos de acuerdo con la altura del individuo, y (3) tomar dos o más muestras radiales opuestas en cada uno de los discos. El mismo procedimiento tendría que repetirse para las ramas de diferentes clases de diámetro y en distintas posiciones. Sin embargo, este método ideal requeriría, además del sacrificio del individuo, una gran inversión de tiempo y recursos que muy pocas veces es justificable (Wassenberg *et al.*, 2015; Billard *et al.*, 2020). Afortunadamente, debido a la enorme atención que ha recibido el estudio de la densidad de la madera en árboles y sus tallos, no es necesario un muestreo tan intensivo como este para poder capturar adecuadamente la variación de densidad de la madera, de forma comparable a este método hipotético. Muchos estudios han abordado la cuestión de cuáles son las posiciones óptimas, las características de la muestra y el número de muestras para determinar la variación de la densidad de la madera en el eje radial y longitudinal de los tallos (*e.g.*, Wiemann & Williamson, 2012b; Kimberley *et al.*, 2015; Wassenberg *et al.*, 2015; Billard *et al.*, 2020).

4.2.1.1. Variación radial

Si se desea conocer cómo varía la densidad de la madera en el eje radial de ramas o tallos, lo cual es necesario cuando se estudia la densidad de la madera para mejorar las estimaciones de biomasa, o si se quiere determinar la variación ontogenética de las características de la madera en un individuo, o a lo largo de un eje sucesional, es necesario tomar muestras que abarquen el radio completo del órgano, es decir, desde la médula hasta la corteza, para posteriormente ponderar la variación radial de acuerdo con el área transversal correspondiente a los distintos valores de densidad de la madera en el órgano (Williamson & Wiemann, 2010). Para seleccionar a los

individuos de los que se tomarán muestras de madera para estudiar la variación radial de su densidad, se debe considerar su edad (en caso de conocerse) o su talla, puesto que la variación radial, si la hay, corresponde a la edad del individuo (Williamson & Wiemann, 2011). Los individuos jóvenes y las ramas pueden no presentar la variación radial completa en la densidad de la madera, sino únicamente la densidad de la madera juvenil del tallo. (Sette *et al.*, 2012; Ziemińska *et al.*, 2013; He & Deane, 2016; Moore & Cown, 2017).

Es posible capturar la variación radial al obtener un disco, una cuña o un núcleo que abarque de la madera próxima a la corteza hasta la médula (Figura 13). Cuando se obtiene una función que describe cómo varía la densidad de la madera a lo largo del eje radial para una especie y esta función es lineal, se puede seguir la aproximación de Williamson y Wiemann (2012), tomando núcleos de incremento a $2/3$ o $1/6$ de la distancia radial hacia la médula; esto es posible porque al conocer la función que describe la variación radial, se puede estimar con precisión cómo cambia la densidad de la madera en la dirección radial (Hackenberg *et al.*, 2015; Wassenberg *et al.*, 2015). Sin embargo, no todos los patrones de variación radial de la densidad de la madera son lineales, por lo que se desaconseja tomar fracciones de la variación radial en especies de las que se desconoce la forma de su variación radial (Wiemann & Williamson, 2012b). Estudios recientes sugieren que los patrones de variación no lineal son muy comunes en especies arbóreas tropicales, por ejemplo, cuando la densidad de la madera disminuye al principio para luego aumentar (Osazuwa-Peters *et al.*, 2014; Lehnebach *et al.*, 2019).

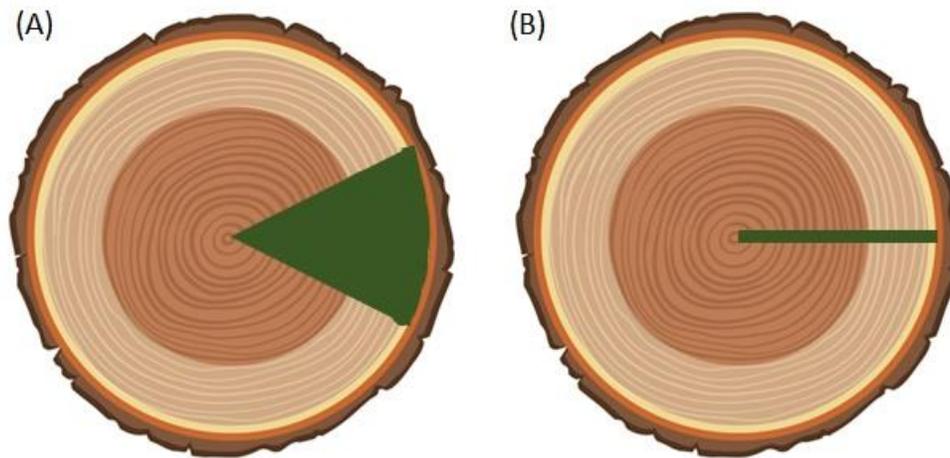


Figura 13. Formas de segmentación de muestras para estudiar la variación radial de la densidad de la madera. (A) Seccionamiento de un disco en cuñas o tiras que abarquen la variación radial. (B) Obtención de núcleos de incremento o ‘tiras’ que abarquen el radio del órgano.

Un gran obstáculo en la obtención de muestras de madera que capturen adecuadamente la variación radial de la densidad de la madera es la presencia de madera de reacción; esto puede obstruir la investigación de las relaciones de la densidad de la madera o impedir la cuantificación de la variación radial, ya que la reacción del cámbium al estrés geotrópico se convierte en el factor dominante en la densidad de la madera (Micko *et al.*, 1982; Ståhl, 1998; Barnett & Jeronimidis, 2003; Christensen-Dalsgaard *et al.*, 2007; Leblon *et al.*, 2013; Donaldson & Singh, 2016; Rosner, 2017; Viherä-Aarnio & Velling, 2017). Si se obtuvo un disco del individuo muestreado, en el laboratorio se pueden hacer los análisis o las observaciones correspondientes para identificar qué sección corresponde a madera de reacción, y así utilizar la madera normal presente en el disco para hacer las mediciones (Helama *et al.*, 2010; Dadzie *et al.*, 2018). En caso de que la técnica elegida sea el taladro de incremento, se recomienda evitar árboles que estén inclinados, que presenten crecimiento excéntrico o que estén creciendo en pendientes (Williamson & Wiemann, 2010; Tene *et al.*, 2011; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Schimleck *et al.*, 2019; Martínez-Sancho *et al.*,

2020). Sin embargo, con frecuencia no es posible hallar individuos que no estén creciendo en pendientes inclinadas o que tengan crecimiento concéntrico. En el primero de estos casos, se recomienda tomar la muestra de forma perpendicular a la dirección en la que el órgano está inclinado o el eje más largo del órgano, ya que de esta manera se pueden evitar los radios correspondientes a la madera de tensión y la madera opuesta (Figura 14) (Todoroki *et al.*, 2021). En el segundo caso, hay que recordar que el crecimiento concéntrico es raro en la naturaleza, por lo que es normal hallar órganos con distintos grados de excentricidad, aunque no presenten madera de reacción. Cuando es posible identificar la excentricidad de los órganos, se recomienda tomar muestras correspondientes a los radios más largo y más corto en los discos, y en caso de la obtención de núcleos de incremento, si la excentricidad es muy pronunciada, la recomendación es tomar muestras de madera que abarquen el diámetro más largo, para después promediar los valores de ambas muestras radiales (Wiemann & Williamson, 2012b; da Páscoa *et al.*, 2020)

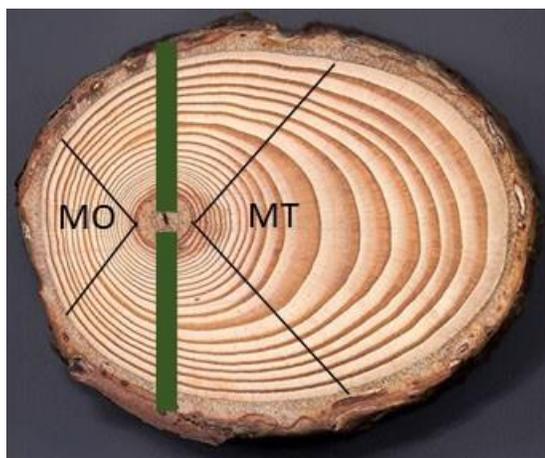


Figura 14. Ejemplo de la forma correcta para obtener una muestra que abarque el radio de un órgano con madera de reacción. La toma de muestras se hace perpendicular al diámetro más largo (*i.e.*, radio más largo y corto) del órgano excéntrico, evitando abarcar la madera de tensión. MO, Madera opuesta; MT, madera de tensión.

Una sugerencia atendida con mucha frecuencia en el ámbito forestal es la de tomar núcleos de incremento desde una misma dirección con base en los puntos cardinales (i.e. norte-sur o este-oeste), como parte de los esfuerzos para estandarizar la toma de muestras en una población o una comunidad. Al respecto, Raymond y Muneri (2001) reportaron que para el muestreo de *Eucalyptus globulus* y *E. nitens* la dirección norte-sur o este-oeste no tuvo un efecto significativo en los valores de densidad de la madera registrados en las poblaciones estudiadas. Esto implica que puede seguirse un mismo eje de muestreo con respecto a los puntos cardinales, pero esto no es imprescindible en los casos en los que se requiera adoptar la estrategia de muestreo para órganos inclinados.

Para el muestreo de ramas, es indispensable considerar la presencia de madera de reacción, puesto que se espera que haya una concentración importante de este tipo de madera, con frecuencia superior a la de tallos (Dadzie *et al.*, 2016). Algunos autores sugieren tomar las muestras alejadas de las inserciones al tallo y los “collares” (en inglés, *collar branch*) o verticilios de ramas (Zhao *et al.*, 2020). Si se ignora la presencia de madera de reacción se pueden distorsionar las relaciones entre la densidad de la madera y la fisiología del individuo, o las relaciones entre la densidad de la madera de tallos y ramas (Spicer & Gartner, 1998; Rosner, 2017; Sergent *et al.*, 2020).

4.2.1.2. Variación longitudinal

Recordando los conceptos revisados en el apartado 3, la variación longitudinal de la densidad de la madera en los tallos de los árboles se puede interpretar como la variación radial en distintos puntos longitudinales; por lo cual la variación longitudinal es de carácter tridimensional (Williamson & Wiemann, 2010; Wassenberg *et al.*, 2015). Históricamente, la variación radial de la densidad de la madera se ha estudiado a la altura del pecho (1.3 m sobre el suelo), tanto en ecología como en ciencia forestal, debido a la practicidad de tomar muestras en esta posición

(Williamson & Wiemann, 2010; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Sin embargo, varios estudios han sugerido otras alturas a las que se puede obtener muestras que representen mejor la variación en el árbol, considerando particularmente la necesidad de no derribar el árbol y ahorrar tiempo y recursos en el procesamiento de muestras. Estas alturas muchas veces son relativas a la altura total del árbol y varían de acuerdo con la especie y su tipo de variación longitudinal (Wassenberg *et al.*, 2015).

Wassenberg *et al.* (2015) propusieron que la media de la densidad de la madera de tallos de árboles que presentan una variación longitudinal lineal se puede aproximar dependiendo de su forma tridimensional. Si el tallo se asemeja a un paraboloides, el mejor punto para aproximarse a la densidad media de la madera del árbol en el eje longitudinal es tomando una muestra radial a $\frac{1}{3}$ de su altura. En caso de que el árbol tenga una forma más bien cónica, el punto óptimo para aproximarse a la densidad media del árbol se encuentra entre $\frac{1}{3}$ y $\frac{1}{4}$ de la altura del árbol. Para poner a prueba la validez de estas propuestas, dichos autores usaron métodos destructivos para estudiar la variación de la densidad de la madera de *Castanopsis hystrix*, *Erythrophleum fordii*, *Mytilaria laosensis*, *Pinus massoniana*, *Quercus petraea* y *Toona sinensis*. Aunque algunas especies no presentaban una variación longitudinal lineal, los resultados indicaron que tomar una muestra radial a $\frac{1}{3}$ de la altura total de un individuo ofrecía una muy buena aproximación a la media de la densidad de la madera del tallo correspondiente (con un valor máximo de 1% de desviación relativa promedio con respecto a esta) de entre las posiciones estudiadas. Sin embargo, como parte de los resultados, la toma de un núcleo a la altura del pecho también fue muy precisa, con una desviación relativa promedio de 2% con respecto a la densidad de la madera media del árbol.

Entre los trabajos revisados, el valor radial de densidad de la madera obtenido a la altura del pecho tiende a ser muy cercano, o incluso ser el punto óptimo de muestreo, para aproximarse a la media de la densidad de la madera en el árbol. En un estudio con clones de *Salix* spp., Villegas y Marlats (2005) encontraron que de entre 18 posiciones longitudinales de muestreo, una muestra radial a la altura del pecho (1.3 m) era la más apropiada predecir la media de la densidad de la madera de tallos de *S. babylonica* var. *sacramenta* ($R^2 = 80.3\%$). En un estudio semejante de la variación longitudinal de esta propiedad en individuos de *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula* y *B. pubescens*, Repola (2006) halló que, si se consideraba el valor radial estimado a la altura del pecho como indicador de la densidad media de la madera del árbol, el error de predicción variaba entre 0.022 y 0.001 g cm⁻³.

Por mucho tiempo, la información de la variación longitudinal de la densidad de la madera estuvo sesgada hacia especies que habitan en zonas templadas y que se aprovechan económicamente, mientras que la información sobre especies tropicales era sumamente escasa (Wiemann & Williamson, 2014). El trabajo de da Páscoa *et al.* (2020) representa el primer gran acercamiento al estudio de puntos de muestreo óptimo y variación longitudinal de la densidad de la madera en zonas tropicales, al estudiar mediante un muestreo destructivo la relación entre los valores de densidad de la madera obtenidos a 0, 25, 50, 75 y 100% de la altura total del árbol en 1671 individuos correspondientes a 348 especies de cinco tipos de vegetación de Minas Gerais en Brasil. Mediante modelos y simulaciones con los valores obtenidos, estos autores hallaron que los tres mejores puntos de muestreo en el eje longitudinal de un árbol, considerando la disyuntiva costo-precisión eran los siguientes, en orden descendente: 25 y 50% de la altura total del árbol, 25% de la altura total del árbol, y 0% de la altura total (nivel del suelo), en caso de que se estén estudiando árboles de gran altura.

Todos estos resultados sugieren que en situaciones donde se desconozca la variación longitudinal de un tallo, tomar una muestra radial entre $1/4$ y $1/3$ de la altura del árbol, o a la altura del pecho en caso de árboles de gran altura, es una aproximación adecuada al valor medio de densidad de la madera del tallo. Hay que tener en cuenta que solo en casos en los que se estén analizando los valores de densidad de la madera de especies dominantes para estimaciones de biomasa (Wassenberg *et al.*, 2015; da Páscoa *et al.*, 2020), o para la calibración de tecnologías LiDAR (Hackenberg *et al.*, 2015; Demol *et al.*, 2021), la variación longitudinal en varios puntos a lo largo del tallo puede ser fundamental y justificable.

4.2.2. Muestreo en arbustos

La densidad de la madera en especies arbustivas ha sido menos estudiada que la densidad de la madera de árboles, y esto se ha hecho principalmente en estudios ecológicos que usan a la densidad de la madera como una aproximación a las funciones fisiológicas y las estrategias ecológicas de los individuos (Martínez-Cabrera *et al.*, 2011; Morales *et al.*, 2015; Fajardo, 2022; Kutchartt *et al.*, 2022), aunque algunos estudios también han incluido esta información como un parámetro en modelos alométricos para la estimación de biomasa (*e.g.*, Conti *et al.*, 2013; Paul *et al.*, 2016; Randriamalala *et al.*, 2022). Hasta ahora, estos estudios han mostrado que la densidad de la madera de los arbustos suele ser en promedio mayor que la de los árboles presentes en el mismo tipo de vegetación (Kanawjia *et al.*, 2013; Fajardo, 2022). En su conocido protocolo para la medición de rasgos funcionales de plantas, Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) sugieren obtener las muestras en arbustos, dependiendo de las dimensiones del tallo, a una altura de 10-40 cm sobre el suelo en caso de tallos de diámetros ≤ 6 cm, y a 1.3 m sobre el suelo para los tallos con un diámetro > 6 cm. En la mayoría de los trabajos revisados en los que se enfocaron en ramas y tuvieron un enfoque ecológico se siguió esta recomendación, aunque en algunos casos se optó por tomar las muestras

en una posición más baja o un poco más alta (*e.g.*, Ackerly, 2004; McCulloh *et al.*, 2015; Goldenberg *et al.*, 2020; Kutchartt *et al.*, 2022). La conveniencia de estas posiciones bajas de muestreo radica en que permite obtener el mayor volumen posible de madera en órganos que son relativamente pequeños en comparación con los de los árboles. También hubo un par de estudios en los que se muestrearon ramas y la densidad de la madera obtenida en ellos fue utilizada como una medida de la densidad media del tallo, aunque la relación entre uno y otro se desconocía o no fue explorada (Russo *et al.*, 2010; Ziemińska *et al.*, 2015).

Los tamaños relativamente reducidos de los órganos de los arbustos parecen ser la razón por la cual la variación radial y longitudinal de la densidad de la madera no se analiza en este tipo de plantas (en ninguno de los 38 estudios encontrados en la búsqueda correspondiente a arbustos se analizó la variación en estos dos ejes), quizá bajo el supuesto de que la variación no es significativa en ellas (Lachenbruch *et al.*, 2011). Sin embargo, este puede ser un supuesto falso puesto que, como ya se comentó antes, la densidad de la madera varía principalmente con la edad, aunque la distancia radial con respecto a la médula esté estrechamente correlacionada con la edad (Williamson & Wiemann, 2011). Por lo tanto, hace falta más investigación sobre la variación de la densidad de la madera en órganos de arbustos, tanto en el eje radial como en el longitudinal, para determinar los puntos óptimos de muestreo en sus respectivos órganos. Por otra parte, aunque existe la posibilidad de que haya un porcentaje significativo de madera de reacción en arbustos, solo cuatro estudios consideraron su posible presencia en el muestreo y la medición de esta variable (Ziemińska *et al.*, 2013, 2015; Fajardo, 2022), uno de los cuales buscaba específicamente identificar la relación entre la talla de los individuos y la formación de madera de reacción (Aiso *et al.*, 2017).

4.2.3. Muestreo en lianas

El estudio de la densidad de la madera en lianas y sus implicaciones también ha recibido mucho menos atención que las especies arbóreas (Roeder *et al.*, 2019; Kaçamak *et al.*, 2022). Los datos disponibles indican que la densidad de la madera en lianas suele ser en promedio menor a la de árboles (Zhu & Cao, 2009; Chen *et al.*, 2016; Buckton *et al.*, 2019; Arildo Souza Dias *et al.*, 2020; De Guzman *et al.*, 2021), o similar (Zhu *et al.*, 2017; Fajardo, 2022). Llama la atención que en ninguno de los estudios ecológicos revisados que analizaron la densidad de la madera en lianas (en esta búsqueda ningún registro perteneció a otra categoría de enfoque de estudio) se siguieron las recomendaciones de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), pero un par de los estudios utilizaron la misma ubicación de muestreo propuesto por Gerwing *et al.* (2006) para el censo general de lianas (1.3 m sobre el punto de enraizamiento; van der Sande *et al.*, 2013; Kaçamak *et al.*, 2022). En la mayoría de los estudios enfocados a esta forma de crecimiento, las muestras de madera se tomaron en ramas (Zhu & Cao, 2009; Dias *et al.*, 2019; De Guzman *et al.*, 2021; Zhang *et al.*, 2022) o en un punto ubicado lo más cerca posible del suelo (Kusumoto *et al.*, 2013; Villagra *et al.*, 2021).

Como en el caso de los estudios enfocados en especies arbustivas, ningún método consideró la variación radial y longitudinal de la densidad de la madera de las lianas. Sin duda, este es un tópico que requiere más investigación, a fin de poder determinar la magnitud de la variación de densidad de la madera y los puntos óptimos de muestreo. Además, al igual que en caso de los arbustos, ningún estudio consideró la presencia de madera de reacción, pero en este caso dicha decisión es justificable: la incidencia de madera de reacción en lianas es muy rara debido a que se apoyan de otras plantas para su soporte (Gallenmüller *et al.*, 2001).

4.2.4. Muestreo en cactáceas

Entre las distintas categorías de plantas leñosas incluidas en la presente revisión, la familia Cactaceae destaca por contar con la menor cantidad de información sobre la densidad de su madera, y por un amplio margen. Los cuatro registros considerados como relevantes e incluidos en esta revisión reportaron los valores de densidad de la madera correspondientes a ocho especies del género *Pereskia* (*P. guamacho*, *P. aureiflora*, *P. zinniflora*, *P. portulacifolia*, *P. marcanoi*, *P. quisqueyana*, *P. bleo* y *P. lychnidiflora*), las cuales destacan entre las cactáceas por no tener tallos suculentos, y a *Cereus jamacaru*, *Pilosocereus collinsii*, *Pachycereus pecten-aboriginum* (Sampaio & Silva, 2005; Edwards, 2006; Romero *et al.*, 2020) y *Pachycereus pringlei* (Niklas *et al.*, 1999), en este último caso habiendo sido estudiada esta variable como densidad aparente del tallo. Esto significa que solo existen valores para densidad de la madera para 12 de las 800-1860 especies pertenecientes a esta familia (Breslin *et al.*, 2021).

Sampaio y Silva (2005) midieron la densidad de la madera de individuos de *Cereus jamacaru*, un cacto columnar. Los valores de la densidad de la madera (variable reportada con este término, el cual es inexacto porque se mantuvo explícitamente la corteza en las muestras), reportada en el estudio fue de 0.45 g cm^{-3} . Por otro lado, Edwards (2006) reportó valores promedio de densidad de la madera para las especies de *Pereskia* de entre 0.57 y 0.70 g cm^{-3} , con un promedio general de 0.63 g cm^{-3} para todas las especies analizadas, obtenido a partir del muestreo de madera de sus ramas distales. En un estudio realizado por Niklas *et al.* (1999) con *Pachycereus pringlei* en el que no calcularon la densidad básica de su madera, estos autores construyeron un modelo geométrico para determinar el área transversal que ocupan las costillas de los tallos (conformadas por peridermis y madera) en individuos adultos de esta especie, considerándolos como la unión de n triángulos; este modelo puede servir de base para una investigación profunda del papel de la

densidad de la madera en la biomecánica de los tallo y la biomasa de individuos con formas similares. Finalmente, Romero *et al.* (2020) reportan valores promedio de densidad de la madera para individuos adultos de *Pilosocereus collinsii* y *Pachycereus pecten-aboriginum* de 0.39 y 0.40 g cm⁻³, respectivamente, a partir de muestras tomadas a 0.3 m sobre el suelo. El estudio de la densidad de la madera en cactáceas es indispensable para las mejorar las estimaciones de biomasa de la vegetación donde su presencia es importante, como parte del estudio de la biomecánica de sus órganos o como una aproximación a las propiedades hidráulicas del tejido (Romero *et al.*, 2020). Por estas razón, está claro que se necesita más información antes de proceder a discutir una metodología óptima y precisa para la medición de la densidad de la madera en cactáceas; a pesar de esto, se ha sugerido tomar muestras cercanas a la base del tallo y distinguir entre condiciones de la madera de acuerdo con su estado de lignificación, usualmente dependiente de la edad y la posición con respecto al eje longitudinal y radial del tallo (Reyes-Rivera *et al.*, 2015; Vázquez-Sánchez *et al.*, 2017).

4.3. Muestreo para la medición de la densidad de la madera en poblaciones y comunidades

Una vez establecido el muestreo para capturar la variación de la densidad de la madera en órganos e individuos, el siguiente paso tiene que ver con la forma adecuada de capturar la variación de la densidad de la madera en poblaciones y comunidades. En este aspecto, escoger un tamaño de muestra suficiente u óptimo se vuelve fundamental.

4.3.1. Tamaño de muestra en poblaciones

El tamaño de muestra para la medición de la densidad de la madera en poblaciones ha sido un tema controversial desde mucho tiempo en los estudios ecológicos, debido a que muchas veces los tamaños de muestra resultan ser insuficientes. Williamson y Wiemann (2010) hicieron una crítica

fuerte sobre este punto en su revisión sobre la metodología de la medición de la madera en ecología, y señalaron que tamaños de muestra < 5 individuos eran insuficientes para capturar la variación. Este tamaño mínimo de muestra para poblaciones también ha sido recomendado por Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), quienes además sugirieron un número de 10 individuos como tamaño óptimo de muestra. Otros estudios revisados relacionados con plantaciones de especies de interés económico (Raymond y Muneri, 2001; Raymond, 2006; Jordan *et al.*, 2007) sugieren usar entre 8 y 15 individuos como tamaño óptimo de muestra para una población. En particular, Raymond y Muneri (2001) ofrecen un ejemplo de cómo cambia el tamaño de muestra óptima al estudiar a plantaciones de *Eucalyptus globulus* y *E. nitens*: ellos encontraron que la obtención de ocho núcleos de incremento (un núcleo por individuo) permitía tener una precisión en la estimación de densidad de la madera a nivel de sitio de $\pm 0.02 \text{ g cm}^{-3}$, y que, para lograr reducir tal error a la mitad, ¡era necesario tomar núcleos de 32 individuos! (Figura 15). Si bien el tamaño óptimo de muestra puede verse afectado por la especie a la que pertenece el individuo y además los ambientes heterogéneos puedan causar mayor variación en la densidad de la madera, adoptamos aquí la recomendación de usar un tamaño de muestra de diez individuos en caso de requerirse una alta precisión, siempre y cuando esto sea posible. Sin embargo, un tamaño de muestra de cinco individuos también parece ser una opción válida. Algunos casos en los que se podría considerar fundamental el uso de tamaños de muestra de diez o más individuos sería para especies dominantes que contribuyan de forma importante a la biomasa de la comunidad (Wassenberg *al.*, 2015; Billard *et al.*, 2020).

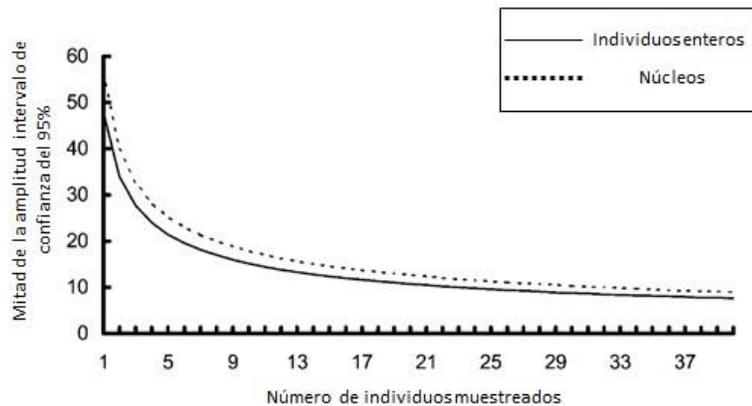


Figura 15. Número de individuos de *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus nitens* que fueron necesarios para estimar el valor medio de la densidad de la madera del sitio con varios niveles de precisión. La precisión está expresada como la mitad del intervalo de confianza del 95% en unidades de densidad (kg m^{-3}), a partir del uso de un método destructivo de árboles enteros o la toma de núcleos de incremento. Modificado de Raymond y Muneri (2001).

4.3.2. Valores promedio de la comunidad sin considerar la identidad específica

En algunos casos es necesario contar con una aproximación rápida a la densidad de la madera de parcelas enteras, independientemente de la identidad específica de los árboles presentes en ellas (Picard *et al.*, 2012; da Páscoa *et al.*, 2020). En estos casos, suele seguirse la recomendación de la FAO (Food and Agriculture Organization) de muestrear aleatoriamente 100 individuos por parcela (Picard *et al.*, 2012). Sin embargo, en un estudio reciente elaborado a partir del análisis de una base de datos de densidad de la madera obtenidos mediante métodos destructivos y ponderando la densidad de la madera por área transversal y volumen, da Páscoa *et al.* (2020) concluyeron que en comunidades de sabana, bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical perennifolio y bosque tropical húmedo en Minas Gerais, Brasil, es posible obtener la media de densidad de la madera con un coeficiente de variación estable con muestras tomadas de entre 30 y 70 individuos. Aunque el estudio realizado por dichos autores tiene una cobertura geográfica reducida y además se ha identificado que puede haber un error significativo en la estimación de la

biomasa comunitaria si esta se basa en la densidad promedio del sitio sin considerar las identidades específicas (*e.g.*, Phillips *et al.*, 2019), en realidad sí ofrece una alternativa prometedora para determinar la densidad promedio de la madera en comunidades donde se desconocen las identidades específicas.

4.4. Consideraciones para el transporte y almacenamiento de muestras

Inmediatamente después de haber extraído las muestras de madera de los individuos seleccionados, estas deben ser mantenidas en condiciones adecuadas durante el transporte y almacenamiento previo a la medición de las magnitudes de la densidad de la madera, evitando en lo posible la pérdida de humedad. Como se mencionó en el apartado 3, es prácticamente imposible asegurar que el contenido de humedad (CH) de las muestras no haya disminuido durante la extracción de los individuos y que este CH se mantenga por encima del punto de saturación de fibras (Berry & Roderick, 2005; Ziemińska *et al.*, 2020). A pesar de esto, es crucial evitar la pérdida de humedad restante que estas contengan con el fin de facilitar el proceso posterior de saturación de la madera (Chave, 2006; Williamson & Wiemann, 2010).

Dado que la pérdida de contenido de humedad de la madera depende de la humedad relativa del ambiente, la cual está determinada a su vez por la temperatura del aire y su contenido de humedad, son estas dos variables las que deben ser controladas, ya sea disminuyendo la temperatura y/o elevando la humedad del ambiente en la que se encuentran las muestras (Glass & Zelinka, 2021). Los estudios revisados en el trabajo describen diversos procedimientos para conseguir esto durante el transporte de muestras, que van desde la colocación de las muestras en bolsas resellables llenas con papeles o toallas húmedas (Rosner, 2017), hasta su introducción en viales sellados y hieleras (Ukrainetz & O'Neill, 2010). No existe un sistema predilecto y cualquier método que logre disminuir o evitar la pérdida de contenido de humedad es aceptable.

Por otra parte, se ha reportado que, si el contenido de humedad de una muestra de madera disminuye a niveles muy por debajo de su punto de saturación de las fibras, su volumen puede no regresar a su estado original, verde o saturado, a pesar de que la muestras se vuelvan a hidratar (Barnett y Jeronimidis, 2003). Por esta razón, Williamson y Wiemann (2010) advierten que la rehidratación de muestras que pasaron previamente por un proceso de secado es un error metodológico en la medición de la densidad de la madera. La diferencia entre el volumen saturado original y rehidratado es de aproximadamente 1% (Barnett y Jeronimidis, 2003). Por ejemplo, en una comparación de la densidad de la madera de muestras con volumen verde y muestras que fueron rehidratadas durante 14 días tras un proceso de secado en horno, Nogueira *et al.* (2005) hallaron que la densidad de estas últimas fue 2.5% mayor a las no rehidratadas, lo que significa que el volumen rehidratado no volvió a su estado normal. En este ejemplo, el peso de las muestras rehidratadas condujo a una sobreestimación de la densidad de la madera. Por ello, conservar el contenido de humedad lo más posible ayudará a evitar este tipo de subestimación de volumen y la subsecuente sobreestimación de la densidad de la madera.

Otro aspecto importante para el transporte y almacenamiento de las muestras es evitar la propagación de hongos. La infestación por hongos puede suceder si las muestras se mantienen en condiciones húmedas y temperaturas templadas durante mucho tiempo, y esto puede provocar la pudrición de la madera, proceso que es más común en estudios ecológicos de lo que se piensa (*e.g.*, Henry *et al.*, 2010), principalmente en maderas muy ligeras. Una posibilidad para para evitarlo es dejar las muestras expuestas al aire en lugares secos o mantenerlas a temperaturas muy bajas.

5. MEDICIÓN DE LA DENSIDAD DE LA MADERA EN LABORATORIO

Si la medición de la densidad de la madera no se lleva a cabo *in situ* mediante una técnica indirecta no destructiva, entonces se requiere un procesamiento en laboratorio, ya sea para medir el volumen y la masa anhidra para después calcular con esos valores la densidad de la madera de las muestras, o con el fin de utilizar una técnica indirecta para estimarlas. El primer método es conocido como el método gravimétrico y volumétrico para la medición de la densidad de la madera, puesto que su medición requiere de determinar el valor de masa anhidra (análisis gravimétrico) y el volumen saturado por separado. En este apartado se revisan las cuestiones más relevantes relacionadas con la medición de la densidad de la madera en el laboratorio. Asimismo, se describen brevemente distintos métodos indirectos para la estimación de esta variable, aunque para estos últimos no se profundizará en su contexto teórico y los aspectos técnicos, sino que su revisión se limita a mencionar sus ventajas y desventajas, así como su posible utilidad en estudios ecológicos.

5.1. Métodos directos para la medición de la densidad de la madera

Los métodos directos para la medición de la densidad de la madera son los que requieren que se hagan mediciones gravimétricas y volumétricas para determinar la masa anhidra y el volumen saturado de la muestra de madera. De hecho, estos son los métodos más utilizados para determinar la densidad de cualquier material y la madera no es la excepción: entre los registros analizados en la presente revisión, los métodos directos fueron los más frecuentemente analizados o utilizados, presentes en 234 del total (327).

5.1.1. Medición del volumen saturado

Como se vio en el apartado 3, el volumen saturado se define como el volumen máximo que presenta la madera cuando su contenido de humedad está por encima del punto de saturación de las fibras y las paredes celulares están completamente saturadas, sin importar si los lúmenes celulares pueden

contener más agua (Glass & Zelinka, 2021). Entre los métodos directos para la medición de la densidad de la madera, la determinación del volumen es la parte más difícil y crítica, y también la que más error puede introducir a los valores de densidad de la madera si no se hace correctamente (Grundelius, 1990). Antes de medir el volumen saturado, se requiere estar seguro de que la muestra está saturada.

5.1.1.1. Saturación de las muestras

Recordando el contenido del apartado 3, no es posible asegurar que el volumen de una muestra de madera se encuentre en su estado saturado, aun cuando se hayan tomado las precauciones necesarias para evitar la pérdida de humedad en el transporte. Esto se debe a que es muy probable que se haya evaporado cierta cantidad de agua durante el proceso de extracción de la madera, y también porque no es posible asegurar que el tejido de madera estaba saturado de agua cuando se encontraba formando parte del individuo.

Se pueden utilizar distintos métodos para conseguir la saturación de muestras. Estas incluyen una gama de opciones que van desde saturar las muestras utilizando cámaras de vacío (Martínez-Cabrera *et al.*, 2009; Fujimoto *et al.*, 2012; Engelund *et al.*, 2013; Rosner *et al.*, 2021), hasta simplemente sumergirlas en agua destilada (Basuki *et al.*, 2009; Kord *et al.*, 2010; Schachtschneider & Reinecke, 2014; Ubuy *et al.*, 2018). Asimismo, en la literatura revisada se reportan tiempos de saturación que van desde 30 min (Chave & Sabatier, 2006; Ubuy *et al.*, 2018) hasta 20 días (Costa *et al.*, 2014; Wang *et al.*, 2019; Ribeiro *et al.*, 2020). El tiempo de saturación de muestras depende del contenido de humedad inicial de la muestra de madera con respecto al punto de saturación de las fibras, y las dimensiones de la muestra (Grundelius, 1990). En general, se recomienda que las muestras se saturen en agua destilada entre 24 y 72 horas para asegurar que se ha alcanzado el volumen saturado (Grundelius, 1990; Wielinga *et al.*, 2009; Chan *et al.*, 2010),

aunque el periodo puede durar varios días más en caso de que las muestras hayan sido secadas muy por debajo del punto de saturación de las fibras (Nogueira *et al.*, 2005).

5.1.1.2. Métodos volumétricos

Mientras que el método gravimétrico se mantiene constante (i.e., es prácticamente el mismo) en los métodos directos, los métodos volumétricos encontrados en la revisión fueron más variados. Ordenados de mayor a menor frecuencia de uso, los métodos volumétricos registrados fueron los siguientes: (1) desplazamiento de líquido, (2) método geométrico, (3) método picnómetro, y (4) volumenómetro de Breuil. El picnómetro y el volumenómetro de Breuil no serán analizados a detalle en este apartado debido a la falta de registros para comparar y evaluar su precisión.

5.1.1.2.1. Desplazamiento de líquido

El método de desplazamiento de líquido se basa en el Principio de Arquímedes; consiste en sumergir completamente la muestra de madera en un líquido, pero asegurándose de no tocar el fondo del recipiente donde este se encuentra. El desplazamiento de este volumen, medido ya sea por medio del peso del líquido desplazado o por la graduación del recipiente, corresponde al volumen de la muestra de madera (Hughes, 2005; Chave, 2006). Aunque se han utilizado recipientes graduados y diferentes líquidos incluyendo mercurio y alcohol, la versión más utilizada y precisa de este método es la que usa agua como el líquido, ya que el peso desplazado de agua registrado equivale al volumen de la muestra de madera ($1 \text{ g de agua desplazada} = 1 \text{ cm}^3 \text{ de madera}$, siempre y cuando el agua esté a $\sim 4 \text{ }^\circ\text{C}$). El método de desplazamiento de agua es ampliamente usado en ecología por varias razones: (1) su gran precisión (Hughes, 2005; ASTM, 2014); (2) la facilidad de su implementación, siendo la única preocupación la correcta inmersión de la muestra en el agua; y (3) la posibilidad de medir el volumen de muestras con forma irregular (ASTM, 2014). Este último punto es muy relevante para el estudio de núcleos de incremento, debido a que, por la

fricción de la perforación, es común que el taladro comprima las muestras o que estas se deformen (Gough & Barnes, 1984). Cuando se utiliza este método, es muy importante eliminar el exceso de agua en la muestra dejado por el proceso de saturación, porque el agua que quede en la superficie de esta puede afectar la medición del volumen. Para este fin se pueden usar una centrifugadora, pero en realidad el uso de un pedazo de tela para remover cuidadosamente el exceso de agua se considera adecuado (Grundelius, 1990).

Una desventaja de medir el volumen utilizando este método es que para las muestras con volúmenes $< 1 \text{ cm}^3$ la medición puede presentar un error considerable debido a las burbujas de aire que se forman en la superficie (ASTM, 2014). Para un protocolo detallado de medición de volumen saturado mediante el desplazamiento de agua se recomienda la sección “8. *Test Method B—Volume by Water Immersion*” de la Norma D2395 – 14, elaborada por la ASTM International (ASTM, 2014).

5.1.1.2.2. Método geométrico

El segundo método volumétrico utilizado con más frecuencia entre los trabajos revisados fue el método geométrico. Para su aplicación se debe medir, usualmente con un vernier, las dimensiones de la muestra, y a partir de estas se calcula el volumen de la muestra de acuerdo con la figura tridimensional que esta tenga. Este método es particularmente preciso si las muestras tienen dimensiones regulares, lo cual se puede conseguir cortándolas cuidadosamente con herramientas de carpintería. Este método también ha sido recomendado para determinar el volumen de los núcleos de incremento, pues se espera que estos tengan dimensiones muy parecidas a un cilindro perfecto, aunque, como ya se mencionó, es posible que este supuesto no se cumpla si los núcleos de incremento se comprimieron y deformaron durante la perforación; en estos casos, puede ser impreciso considerar al diámetro del taladro como diámetro del núcleo (Gough & Barnes, 1984).

Sin embargo, si a pesar de esta posibilidad se decide utilizar este método, entonces es mejor usar para el cálculo del volumen el promedio del diámetro medido varias veces a la mitad de la longitud del núcleo, en lugar del diámetro del taladro de incremento con el que se extrajo la muestra (Maeglin, 1979), y hacer las mediciones correspondientes después de un proceso de saturación (Gough & Barnes, 1984).

Para un protocolo detallado de medición de volumen saturado mediante el método geométrico se recomienda la sección “7. *Test Method A—Volume by Measurement 7.1*” de la Norma D2395 – 14 elaborada por la ASTM International (ASTM, 2014).

5.1.2. Medición de la masa anhidra

La medición de la masa anhidra es mucho más directa y sencilla en comparación con la medición del volumen saturado. Posterior a la medición del volumen saturado, la muestra se debe poner a secar a una temperatura de entre 100 y 105 °C, ya que a estas temperaturas se puede estar seguro de que se elimina toda el agua contenida en las células, hasta que se cumple el principio de masa constante, i.e., que no haya cambios significativos en la masa de la muestra después de un intervalo de tiempo (ASTM, 2007).

Es sorprendente que, a pesar de estas recomendaciones tan precisas, entre los trabajos revisados la temperatura de secado varió entre 45 y 110 °C, con los tiempos de secado también muy variables, desde 4 horas hasta 7 días; de hecho, en algunos trabajos se usaron distintas temperaturas a lo largo del periodo de secado. A pesar de que Williamson y Wiemann (2010) señalaron en su crítica a la metodología de medición de la densidad de la madera que un error metodológico grave es el uso de una temperatura baja durante el proceso de secado para eliminar el contenido de agua, el uso de temperaturas inferiores de secado sigue siendo frecuente en los estudios ecológicos analizados, a pesar de que en ellos se usó el término “masa anhidra” o “densidad básica de la madera” para

describir las mediciones de esta magnitud (e.g., Lusk *et al.*, 2016; Kora *et al.*, 2019; Rodríguez-Alarcón *et al.*, 2020; Baer *et al.*, 2021; Galvão *et al.*, 2021; Villagra *et al.*, 2021; Xiao *et al.*, 2021). Esta tendencia puede deberse a que los investigadores piensan que temperaturas $< 100\text{ }^{\circ}\text{C}$ pueden ser igual de efectivas para eliminar el contenido de agua, a la creencia de que la madera puede secarse a las mismas temperaturas que otros tejidos vegetales (como las hojas), o a un deseo de evitar los defectos característicos por el secado de la madera a altas temperaturas (Oltean *et al.*, 2007). De hecho, si bien algunos autores reportaron el uso de temperaturas de secado bajas para evitar este último efecto indeseado, en la mayoría de los estudios las razones de optar por temperaturas inferiores a $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ no son explícitas. Si la aparición de defectos es una preocupación en el estudio, se pueden seguir distintos procesos de secado, por ejemplo, comenzando con una temperatura relativamente baja para ir aumentando gradualmente, de forma que la intensidad y la frecuencia de los defectos sean menores (Oltean *et al.*, 2007; Kaçamak *et al.*, 2022)

Cabe aclarar que las temperaturas $< 100\text{ }^{\circ}\text{C}$ pueden secar las muestras de madera de forma similar, aunque solo si el secado se lleva a cabo durante más tiempo. Jagodziński *et al.* (2020) reportaron que el peso seco de muestras de madera obtenido a una temperatura de $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ era en promedio $0.96\% \pm 0.01\%$ mayor con respecto al peso de muestras de madera secadas a $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ en *Abies alba*, *Alnus gelatinosa*, *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Larix decidua*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* y *Quercus robur*. Asimismo, en un estudio de la densidad de la madera de especies de árboles de la Amazonía Central, Nogueira *et al.* (2005) hallaron que un secado a $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ produjo valores de peso seco 1.1% mayores que los valores obtenidos después de un secado a $103\text{ }^{\circ}\text{C}$. Está claro que las temperaturas inferiores a $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ no eliminarán del todo al agua ligada al tejido, lo que resulta en una sobreestimación en los valores de densidad de la madera. También hay que resaltar que en ese caso se estaría usando incorrectamente los términos “densidad básica de la madera” (masa anhidra

entre volumen saturado) y “masa anhidra” (Williamson & Wiemann, 2010). Aunque las sobreestimaciones de la densidad de la madera causadas por este error pueden ser bajas, se apoya la recomendación de realizar el secado usando temperaturas entre 100 y 105 °C. Para revisar un protocolo detallado sobre el secado de muestras de madera, calibración de hornos y los parámetros para reportar precisión de las mediciones, se recomienda la Norma de la ASTM International D 4442 – 92 (ASTM, 2007).

5.2. Segmentación y ponderación de las muestras de madera

Cuando las muestras de madera abarquen la variación radial y longitudinal deben ser segmentadas con respecto a la distancia radial (*i.e.*, se deben dividir las muestras en submuestras con respecto a la distancia) y ponderadas con respecto al área transversal y el volumen que representan en el órgano, de acuerdo con la pregunta de investigación (Taras & Wahlgren, 1963). Estos dos procedimientos permiten estudiar de forma óptima la densidad de la madera en ambos ejes no solo utilizando el método gravimétrico-volumétrico, sino también mediante la estimación de la densidad de la madera mediante los métodos indirectos.

5.2.1. Remoción de la corteza y la médula

Uno de los errores que ha influido más fuertemente en la medición de la densidad de la madera desde que comenzó a incluirse en los estudios ecológicos consiste en la incorporación indiscriminada en las mediciones de otros tejidos que no son madera. Específicamente, estos tejidos son la corteza y la médula, y ambos suelen estar presentes cuando se toman muestras que abarcan el eje radial (Williamson & Wiemann, 2010).

En realidad, en pocos estudios se ha intentado evaluar cuantitativamente cómo influye la inclusión de estos tejidos en los valores estimados de densidad de la madera, aunque se espera que haya errores en los valores medidos de esta variable. Entre los trabajos revisados, el único estudio

intensivo sobre este punto fue el de Fajardo (2022), en el que se identificó que la inclusión de corteza y médula subestima en promedio 6.17% la densidad de la madera de muestras transversales de tallos de 153 plantas leñosas; en estos casos, la médula tuvo un efecto mayor (subestimación promedio de la densidad de la madera de 4.38%) que la corteza (subestimación promedio de 2.23%). El autor sugiere que estas diferencias no afectan significativamente los valores estimados de densidad de la madera (los valores promedio \pm sus errores estándar de esta variable reportados fueron: únicamente madera $0.584 \pm 0.006 \text{ g cm}^{-3}$; sin corteza $0.571 \pm 0.006 \text{ g cm}^{-3}$; sin médula $0.559 \pm 0.006 \text{ g cm}^{-3}$; y densidad del tallo entero, $0.548 \pm 0.006 \text{ g cm}^{-3}$); sin embargo, es posible que el efecto sea distinto dependiendo de la especie, de acuerdo con las diferencias en las densidades y proporciones de los distintos tejidos, las cuales pueden ser muy variables (Eberhardt *et al.*, 2017; Billard *et al.*, 2020). Además, en dicho estudio se pudo haber sobreestimado el efecto de la médula y subestimado el efecto de la corteza en el cálculo de la densidad de la madera, ya que no se hizo ninguna ponderación de los tejidos de acuerdo con el área transversal que representan en el tallo (véase Sección 5.2.3. Ponderación de las muestras de madera). Si fuera verdad que el efecto de la presencia de la médula en la determinación de la densidad de la madera no es significativo, esto tendría gran relevancia porque en el eje radial de órganos pequeños puede ser muy difícil remover la médula. Aunque es evidente que se necesita más investigación al respecto, se mantiene la recomendación de realizar la remoción de la corteza y la médula, y en caso de que sea necesario, medir la densidad de estos tejidos por separado (Williamson & Wiemann, 2010).

5.2.2. Segmentación de las muestras de madera

Las muestras de madera deben segmentarse de acuerdo con la distancia en el eje radial del órgano. Ya sea que se trate de núcleos obtenidos por un núcleo de incremento, o de franjas de madera obtenidas a partir de discos o cuñas, es imprescindible segmentar estas muestras, pues solo de esta manera es posible estudiar de forma óptima la variación radial de la densidad de la madera. Por ejemplo, si se estudia un núcleo que abarque la variación de la densidad de la madera en un radio de 20 cm sin separarlo, obviamente no se tendrá ninguna idea de cómo cambian los valores de esta variable con la distancia respecto a la médula. Por el contrario, al segmentar el núcleo esto sí es posible, lo cual es importante considerando que cada sección representa un intervalo distinto de producción de madera (Figura 16). El criterio para definir en cuántos segmentos debe separarse una muestra radial difiere entre autores y estudios, pero se tiene la noción de que entre más segmentos sean, es mejor. En especies que presentan anillos de crecimiento, es común que la separación se haga de acuerdo cada cierto número de anillos respecto a la médula (Bergstedt & Olesen, 2000; Kelley *et al.*, 2004; Raymond, 2006; García-Hidalgo *et al.*, 2021). Por el contrario, en el caso de las especies que no suelen presentar anillos de crecimiento, se recomienda dividir a las muestras de forma equitativa de acuerdo con la distancia con respecto a la médula. Algunos autores han propuesto utilizar segmentos de alrededor de 1 cm, porque estos permiten una gran definición en la variación radial de la densidad de la madera (Wiemann & Williamson, 2012b; Wiemann & Williamson, 2013; Wassenberg *et al.*, 2015). De hecho, algunos patrones de variación en la densidad de la madera previamente desconocidos han sido identificados al dividir las muestras utilizando esta medida en la segmentación (Williamson *et al.*, 2012; Osazuwa-Peters *et al.*, 2014).

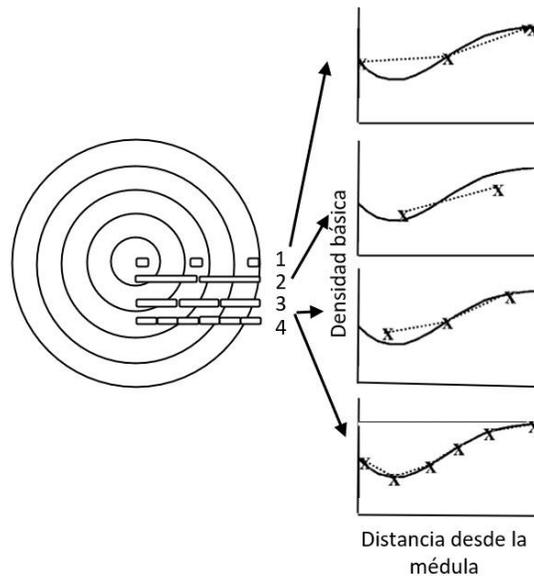


Figura 16. Diagrama de un núcleo de incremento a la derecha de un corte transversal del tallo del que se obtuvo. Las gráficas corresponden a la captura de los perfiles de variación de la densidad de la madera a lo largo del eje radial si se utilizan (1) segmentos discretos, y (2-4) diferentes segmentos continuos a lo largo del núcleo. Nótese cómo se puede capturar mejor la variación de la densidad de la madera cuando se usa un mayor número de segmentos y cómo el patrón puede pasar desapercibido si la muestra se divide en pocos segmentos. Modificado de Raymond (2006).

5.2.3. Ponderación de los valores de densidad de la madera

Otro procedimiento que ha permitido avanzar considerablemente en el estudio de la variación radial y longitudinal de la densidad de la madera es la ponderación de los valores de esta variable medidos en los segmentos estudiados, de acuerdo con el área transversal y el volumen que representan en el órgano. Esta ponderación permite obtener valores que representan de mejor manera la densidad de la madera en el órgano.

5.2.3.1. Ponderación por área transversal

Si se promedia la densidad de la madera de los segmentos obtenidos de forma radial sin ponderar de acuerdo con el área transversal que estos representan dentro del órgano, se producirá una sobrerrepresentación de la densidad de la madera más cercana a la médula (Williamson &

Wiemann, 2010). Para entender mejor este problema, se debe recordar que un órgano leñoso tiene crecimiento concéntrico, de modo que al segmentar una muestra que corresponde al radio del órgano, los valores de densidad de la madera de cada segmento corresponderán a bandas concéntricas de madera producida durante un cierto tiempo, y cada banda interior ocupa un área transversal menor que cualquier banda más externa (Figura 17). Por esta razón, la ponderación realizada de acuerdo con el área transversal permite obtener un valor que está mejor relacionado con el promedio del órgano (Wiemann & Williamson, 2012b; Phillips *et al.*, 2019; Giroud *et al.*, 2021).

La ponderación por área transversal se basa en el cálculo de una corona circular, estando la corona circular en este caso delimitada por la circunferencia de un segmento externo y la circunferencia del segmento interno más inmediato (Figura 17), siendo los pesos de cada segmento de una muestra radial obtenidos mediante la fórmula:

$$W_i = \frac{(L_i^2 - L_{i-1}^2)}{L_T^2}$$

donde W_i representa el peso del segmento i , L_i la distancia desde la médula hasta el exterior del segmento i , L_{i-1} la distancia desde la médula hasta el exterior del segmento interior al segmento i , y L_T la distancia total de la muestra desde la médula hasta el segmento más exterior (Walker & Dodd, 1988). El valor de densidad de la madera ponderado por área transversal de una muestra radial se calcula entonces con la fórmula:

$$DM_p = \sum_{i=1}^n W_i \times DM_i$$

donde DM_p representa la densidad de la madera media ponderada por el área transversal para una muestra radial, W_i el peso del segmento i y DM_i el valor de densidad de la madera del segmento i (Walker & Dodd, 1988). En caso de que se hayan tomado dos muestras radiales debido al crecimiento excéntrico del órgano, se puede hacer la ponderación para cada radio y después promediar ambos valores obtenidos, ya que se espera que la densidad de la madera cambie de forma equivalente en ambos radios cuando no hay madera de reacción presente (Williamson & Wiemann, 2011; Wiemann & Williamson, 2012b).

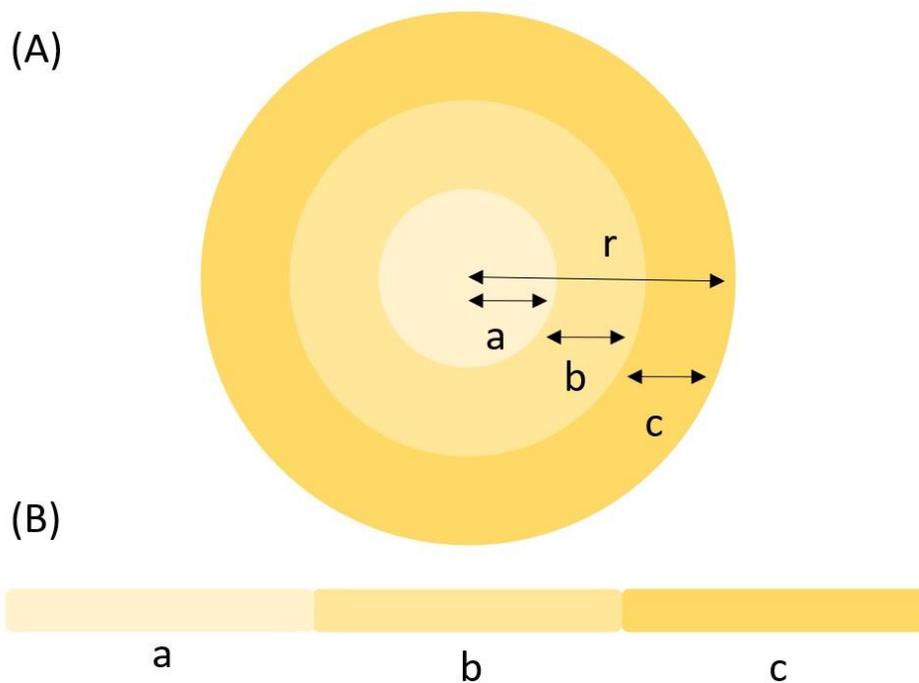


Figura 17. Ponderación de la densidad de la madera por área transversal. (A) Representación gráfica de cómo distintos intervalos equivalentes (**a-c**) del radio (r) contribuyen de forma diferencial al área transversal (AT) de un órgano: **a** contribuye con 11% del AT, **b** contribuye con 33%, y **c** contribuye con 56% del AT. (B) Suponiendo que un núcleo de incremento se segmente de acuerdo con los intervalos de radio **a-c** y que estos tengan densidades de madera promedio de 0.2 g cm^{-3} , 0.3 g cm^{-3} y 0.4 g cm^{-3} , respectivamente, el promedio de densidad de la madera calculado con estos valores sin ponderar por el área transversal que representan en el tallo sería de 0.3 g cm^{-3} ; en contraste, si se hace la ponderación por área transversal, el valor promedio del núcleo sería de 0.345 g cm^{-3} .

5.2.3.2. Ponderación por volumen

La ponderación por volumen de la densidad de la madera se vuelve especialmente importante al estudiar la variación longitudinal de la densidad de la madera en órganos leñosos con intención de estimar adecuadamente su biomasa (Billard *et al.*, 2020; da Páscoa *et al.*, 2020; Momo *et al.*, 2020). Esto se debe a que los compartimentos en los que se divide al órgano de forma longitudinal pueden contribuir de forma diferente al volumen total; de hecho, es común que los compartimentos de los tallos más cercanos al suelo tengan una contribución proporcional al volumen del tallo mucho mayor que los compartimentos ubicados a mayores alturas. Para poder hacer una ponderación por volumen, es necesario realizar un muestreo conjunto de la densidad de la madera a lo largo de los ejes radial y longitudinal (Figura 18).

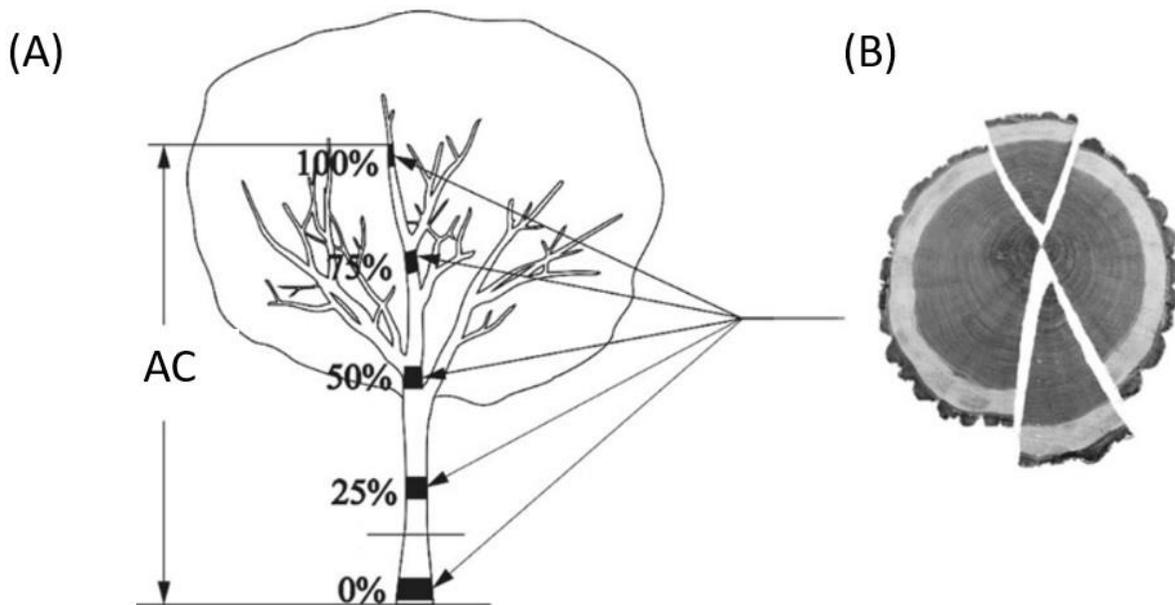


Figura 18. Ejemplo de un muestreo radial y longitudinal para la medición de la densidad de la madera mediante discos. (A) En este ejemplo se toman cinco discos correspondientes a 0, 25, 50, 75 y 100% de la altura comercial (AC) de un tallo. (B) muestras radiales segmentadas a partir de los cinco discos correspondientes, siguiendo un diámetro opuesto correspondiente al radio más largo y corto en el órgano con respecto a la médula. Modificado de da Páscoa *et al.* (2020).

El valor de densidad de la madera de un órgano es calculado mediante la ponderación de los valores de densidad de la madera correspondientes a un número determinado de componentes (que varió entre 4 y 15 discos en los estudios revisados) en los que se dividió al órgano. Los valores de densidad de la madera de cada compartimento son a su vez resultado de la ponderación por área transversal de muestras radiales. El trabajo de da Páscoa *et al.* (2020) ofrece un ejemplo claro de la ponderación volumétrica de la densidad de la madera, donde se utiliza la siguiente fórmula para obtener la densidad de la madera ponderada por volumen del tallo de un árbol (DM_i):

$$DM_i = \frac{\left(\frac{D_0 + D_{25}}{2}\right) + \left(\frac{D_{25} + D_{50}}{2}\right) + \left(\frac{D_{50} + D_{75}}{2}\right) + \left(\frac{D_{75} + D_{100}}{2}\right) \times V_4}{V_1 + V_2 + V_3 + V_4}$$

donde D_0 , D_{25} , D_{50} , D_{75} y D_{100} corresponden a la densidad básica obtenida de dos muestras radiales opuestas en las distintas alturas relativas de un árbol (0-25, 25-50, 50-75 y 75-100% de la altura total), y V_1 , V_2 , V_3 , y V_4 son los volúmenes de los compartimentos de los tallos a los que corresponden las muestras radiales en las que se determinó la densidad de la madera (en el estudio correspondiente eran discos).

Otros ejemplos de obtención de densidad de la madera ponderada por volumen en árboles son los trabajos de Wassenberg *et al.* (2015), Sagang *et al.* (2018) y Billard *et al.* (2020).

5.3. Métodos indirectos para la determinación de la densidad de la madera

Los métodos indirectos para la determinación de la densidad de la madera consisten en la medición de algunas variables que se usan después para estimar los valores de densidad de la madera. En esta sección se revisan el método de máximo contenido de humedad, donde se estima el volumen a partir de la masa anhidra y la masa saturada de las muestras de madera, y los métodos indirectos relacionados con la espectroscopía infrarroja y la radiación X.

5.3.1. Método de máximo contenido de humedad

El método de máximo contenido de humedad fue el cuarto método indirecto más utilizado en los trabajos revisados para estimar la densidad de la madera. Este método fue desarrollado por Smith (1954) y se basa en el valor de densidad máxima que la lignocelulosa puede presentar en las paredes celulares (1.53 g cm^{-3}), así como los valores de masa anhidra y la masa saturada de la muestra en cuestión (en este caso bajo el supuesto de que las paredes y los lúmenes celulares están completamente llenos de agua).

La fórmula para estimar la densidad de la madera mediante el método de máximo contenido de humedad es la siguiente:

$$Densidad = \frac{1}{\frac{m_s - m_0}{m_0} + 1.53}$$

donde m_s representa la masa saturada, m_0 la masa anhidra y 1.53 la constante de densidad máxima que la lignocelulosa puede presentar en las paredes celulares.

A pesar de su sencillez, este método ha caído en desuso por sus imprecisiones, descritas por Wiemann & Williamson (2012): (1) en este método es necesario remover en primer lugar el aire presente en los lúmenes celulares antes de llenarlos de agua en un proceso que requiere equipo especializado y una manipulación relevante; (2) la constante propuesta por Smith para la densidad de las paredes celulares en la madera no es universal, y puede variar entre especies o ser afectado por el contenido de los compuestos extraíbles no estructurales, y (3) el agua ligada a las paredes celulares es más densa que el agua libre, lo cual no es considerado en la fórmula.

5.3.2. Métodos indirectos de alta resolución

En esta categoría se incluyen a los métodos indirectos que estiman la densidad de la madera con una resolución muy fina, la cual es imposible de obtener mediante el método gravimétrico-volumétrico convencional previamente descrito. De los trabajos revisados para este estudio, la gran mayoría son estudios de los anillos de crecimiento. Aunque estos métodos indirectos de alta definición no permiten estimar la densidad básica de la madera sino que estiman la densidad bajo otras definiciones de esta variable (*e.g.*, densidad secada al aire, densidad anhidra), debido a que es lógicamente imposible mantener muestras en un estado saturado y anhidro a la vez, pueden resultar útiles en el campo de la ecología cuando es necesario estudiar la densidad de la madera a la escala de los anillos de crecimiento, de la madera temprana y tardía, o a niveles microscópicos. Asimismo, algunos de estos métodos permiten realizar estimaciones masivas y simultáneas de muestras de madera en tiempos reducidos, logrando mapeos detallados de densidad de la madera que serían imposibles de elaborar a partir del método directo. Otro factor que hay que tener en cuenta es que, al desarrollar factores de conversión específicos, se pueden transformar los valores estimados de densidad de la madera bajo otras definiciones de esta variable, a valores de densidad básica.

5.3.2.1. Densimetría de Rayos-X

De todos los métodos indirectos reportados en la literatura revisada para este trabajo, la densimetría de Rayos-X fue el más utilizado. En esta categoría se agruparon a todos los métodos que utilizan la radiación de los Rayos-X para estimar los valores de densidad de la madera.

El estudio para la utilización de la energía de Rayos-X para estimar la densidad de la madera tiene décadas de estarse desarrollando. Se han usado varios modelos teóricos y diferentes técnicas para obtener la mejor precisión (*e.g.*, Vonnet *et al.*, 1985; Olson & Liu, 1988). Como resultado de estos

estudios, algunas técnicas han comenzado a destacar (Longuetaud *et al.*, 2009). En primer lugar, la Tomografía Computarizada de Rayos-X se ha utilizado de muchas formas en dendrocronología, por ejemplo, para determinar el contenido radial de compuestos extraíbles no estructurales en muestras de madera (Helama *et al.*, 2010), llevar a cabo el mapeo de la densidad de la madera en los ejes radial y longitudinal de los árboles (Knapic *et al.*, 2011), o identificar las respuestas de los anillos de crecimiento a la historia climática a la que estuvo expuesta el individuo, entre ellas los cambios en la densidad de la madera (Xu *et al.*, 2013).

Entre las técnicas de Tomografía Computarizada con Rayos-X, destaca el sistema SilviScan, que combina un densitómetro y un difractómetro de Rayos-X con un escáner óptico microscópico. Este sistema permite estimar una amplia gama de propiedades mecánicas, conocer características anatómicas, detectar la presencia de madera de reacción y de compuestos extraíbles no estructurales y, por supuesto, estimar la densidad de la madera. Las mediciones son rápidas y pueden hacerse en grandes volúmenes (Schimleck *et al.*, 2019).

Una revisión exhaustiva de la estimación de la densidad de la madera mediante Tomografía Computarizada con Rayos-X es el trabajo de Longuetaud *et al.* (2009), la cual incluye un protocolo detallado para hacer la calibración de un escáner de tomografía computarizada, incluyendo los utilizados en el ámbito médico. Asimismo, destaca el trabajo de Longuetaud *et al.* (2016), en el que se describe una técnica que permite calcular con precisión la densidad básica de la madera a partir del análisis de la misma muestra en sus estados de densidad anhidra y densidad saturada. Recomendamos también el trabajo de Billard *et al.* (2020), el cual basa gran parte de su método en el trabajo de Longuetaud *et al.* (2016), como un buen ejemplo de cómo los mapas de densidad de la madera obtenidos por tomografía computarizada pueden ser utilizados para obtener estimaciones de biomasa muy precisas. De hecho, este último trabajo representa una de las estimaciones de

biomasa más rigurosas y precisas que existen hasta el momento, debido a la combinación de un muestreo destructivo, el cálculo de las proporciones tridimensionales de los distintos componentes que abarcan a un árbol y la alta resolución de la densidad no solo de la madera sino también de corteza.

Es importante mencionar que los métodos de densimetría de Rayos-X también tienen desventajas considerables: (1) y más importante es el costo del equipo; (2) es necesario contar con un entrenamiento cuidadoso para familiarizarse con los conceptos y los métodos, ya que estos son más difíciles de aprender y ejecutar que la medición directa de la densidad de la madera utilizando el método gravimétrico-volumétrico; (3) es necesario procesar las muestras para que tengan dimensiones adecuadas, y muchas veces es necesario realizar las extracciones de compuestos extraíbles no estructurales; (4) es necesario calibrar el equipo cada vez que se estudia una nueva especie, y hace falta hacer calibraciones particulares de acuerdo con los tipos celulares de las especies estudiadas; y (5), se tienen que desarrollar ecuaciones que permitan transformar los valores de densidad de la madera de su definición anhidra o secada al aire a valores de densidad básica de la madera (Schimleck *et al.*, 2019).

5.3.2.2. Espectroscopía infrarroja

La espectroscopía infrarroja se basa en la medición de la reflectancia o la transmisión de los dominios espectrales infrarrojos (700-2500 nm) y los dominios espectrales visibles (400-700 nm) (Leblon *et al.*, 2013). Este método permite determinar el contenido de compuestos extraíbles no estructurales, estimar el contenido de lignina, determinar propiedades mecánicas de la madera (Kelley *et al.*, 2004) y analizar el contenido de humedad y la densidad de la madera con una resolución de hasta 1 mm en sus versiones más novedosas (Haartveit & Flæte, 2006; Viana *et al.*, 2009; Schimleck *et al.*, 2019). Además, se ha utilizado como complemento a los métodos que

involucran a los Rayos-X, como la tomografía computarizada, porque permite analizar químicamente la estructura tridimensional de la madera.

Las ventajas de este conjunto de técnicas es la relativa facilidad y su precio mucho más accesible en comparación con los métodos que utilizan a los Rayos-X (Schimleck *et al.*, 2019). Asimismo, se necesita una menor o nula preparación de las muestras antes de hacer las mediciones (Leblon *et al.*, 2013). Sin embargo, también tienen desventajas, siendo la más importante que es un método que aún requiere calibración y se encuentra en fase de experimentación, al ser relativamente nuevo con respecto a los métodos de Rayos-X (Leblon *et al.*, 2013). Además, si bien permite obtener una alta resolución en las estimaciones de densidad de la madera, no se compara con la resolución y precisión que se pueden obtener, por ejemplo, con la Tomografía Computarizada de Rayos-X (Schimleck *et al.*, 2019; Giroud *et al.*, 2021).

Leblon *et al.* (2013) hicieron una revisión extensa sobre el método de espectroscopía infrarroja para la estimación del contenido de humedad y densidad de la madera. Asimismo, se recomienda el trabajo de Giroud *et al.* (2021), en el que se comparan las precisiones de la estimación de densidad de la madera a partir del sistema SilviScan y un espectrómetro infrarrojo.

5.4. Efecto de los compuestos extraíbles no estructurales en la estimación y determinación de la densidad de la madera

Los compuestos extraíbles no estructurales (CENEs) —comúnmente conocidos en inglés como *extractives*— de la madera son todas las sustancias que no están ligadas químicamente a las paredes celulares (Rowe & Conner, 1979). En el contexto de la ciencia de la madera, la principal clasificación de los CENEs se hace de acuerdo con el solvente que los puede extraer — y existe una amplia variedad de solventes (Rowe, 1989). El contenido y la composición de CENEs varían entre especies, individuos y en un mismo órgano, usualmente con una mayor concentración hacia

el duramen de los órganos (Taylor *et al.*, 2002). Los CENEs son de interés en el estudio de la densidad de la madera porque su concentración puede provocar la sobreestimación de esta variable al afectar directamente a la masa anhidra de las muestras de madera (Lee, 1986; Williamson & Wiemann, 2010), llegando a representar hasta 20-30% de esta (Hillis, 1999; Singleton *et al.*, 2003; Xie *et al.*, 2012; Hietz *et al.*, 2013). En la ciencia de la madera atraen mucho la atención porque enmascaran las relaciones de las propiedades mecánicas atribuidas a los valores de la densidad de la madera y las estimaciones de rendimiento de producción (Lee, 1986). Los efectos de la extracción de los CENEs en los valores de densidad de la madera se conocen principalmente en especies de interés económico. Por ejemplo, para el duramen de *Pinus resinosa* se reportó una disminución de 0.042 g cm^{-3} , y en algunos casos extremos, de hasta 0.14 g cm^{-3} (Lee, 1986); en el duramen de *P. ponderosa* la disminución fue de entre 0.0153 y 0.0406 g cm^{-3} (Koch & Fins, 2000); y en el duramen de especies de *Eucalyptus* esta fue de entre 0.028 y 0.040 g cm^{-3} (Ona *et al.*, 1998). Dentro de la dendrocronología, los métodos indirectos de alta resolución utilizados para estimar la densidad de la madera en muestras, como la densimetría de Rayos-X (Bergsten *et al.*, 2001; Helama *et al.*, 2010) o la espectroscopía infrarroja (Nuopponen *et al.*, 2006), por lo general necesitan la extracción previa de CENEs para evitar errores de estimación.

En los estudios ecológicos de la densidad de la madera, los CENEs no han pasado desapercibidos. En algunos estudios con esta orientación se ha reportado la dificultad de conseguir una masa constante durante el secado para la obtención de masa anhidra, debido a que CENEs volátiles se pierden gradualmente durante el proceso de secado (Nogueira *et al.*, 2005; Romero *et al.*, 2020). También se ha planteado la posibilidad de que los patrones percibidos en la densidad de la madera de árboles tropicales sea producto de la alta concentración de CENEs en el duramen de los tallos, haciendo que especies que tienen una densidad de la madera más o menos constante a lo largo del

tiempo aparenten una producción de madera menos densa con el paso del tiempo, lo cual a su vez puede afectar la interpretación de las estrategias ecológicas a estas especies (por ejemplo, inferir que en su madera aumenta la eficiencia hidráulica o la capacidad de almacenamiento de agua por cambios en las condiciones ambientales en la sucesión; Hietz *et al.*, 2013; González-Melo *et al.*, 2022). Estas sospechas son apoyadas por el trabajo de Lehnebach *et al.* (2019), en el que se aplicaron factores de corrección a los valores de densidad de la madera del duramen en un estudio de especies de Leguminosas en un bosque tropical húmedo de la Guayana Francesa, en el que se registraron disminuciones de hasta 0.2 g cm^{-3} para las muestras de algunas especies. Esta corrección permitió discernir con mayor claridad los patrones de variación radial en la densidad de la madera, en donde las variaciones radiales previamente establecidas de disminución densidad de la madera eran causadas en realidad por la concentración de CENEs.

Si bien en varios de los artículos que fueron revisados en el presente trabajo y que se desarrollaron en el contexto de la ecología se mencionó a los CENEs, en ninguno de ellos se realizó su extracción antes de proceder a la medición de la masa anhidra. Esta situación sugiere que se requiere más investigación para determinar en qué casos es necesarios reevaluar los patrones de densidad de la madera tras una extracción de los CENEs, considerando que es importante tomar en cuenta el efecto de los CENEs en la biomasa (Billard *et al.*, 2020) y reconocer que la efectividad de la densidad de la madera como una aproximación a las estrategias ecológicas de las especies leñosas puede verse afectada por la presencia de estas sustancias (Hietz *et al.*, 2013; Lehnebach *et al.*, 2019).

El proceso de extracción de los CENEs, principalmente llevado a cabo mediante el método Soxhlet (Figura 18), es tardado y requiere recursos adicionales. Todas las especies leñosas presentan contenidos de CENEs en menor o mayor medida, pero debido a que el contenido promedio de CENEs en la madera suele ser $< 2\%$ de la masa anhidra, algunos autores han considerado que su

efecto en la estimación de la densidad de la madera no es significativo (*e.g.*, Rowe & Conner, 1979; Williamson & Wiemann, 2010). La extracción de los CENEs o el desarrollo de factores de corrección del contenido de CENEs para el estudio de la densidad de la madera en estudios ecológicos puede ser importante en caso de que: (1) se esté estudiando la variación radial de la densidad de la madera en árboles adultos y haya una alta concentración de CENEs en el duramen (Williamson & Wiemann, 2010; Hietz *et al.*, 2013; Lehnebach *et al.*, 2019; González-Melo *et al.*, 2022); o (2) se esté estudiando la densidad de la madera con métodos indirectos de alta resolución que lo necesiten, como la densimetría de Rayos-X (Schimleck *et al.*, 2019). En caso de que los CENEs no sean extraídos, sigue siendo importante considerar su influencia en los valores de densidad de la madera y cómo su volatilización puede afectar al principio de peso constante durante el secado de la madera.

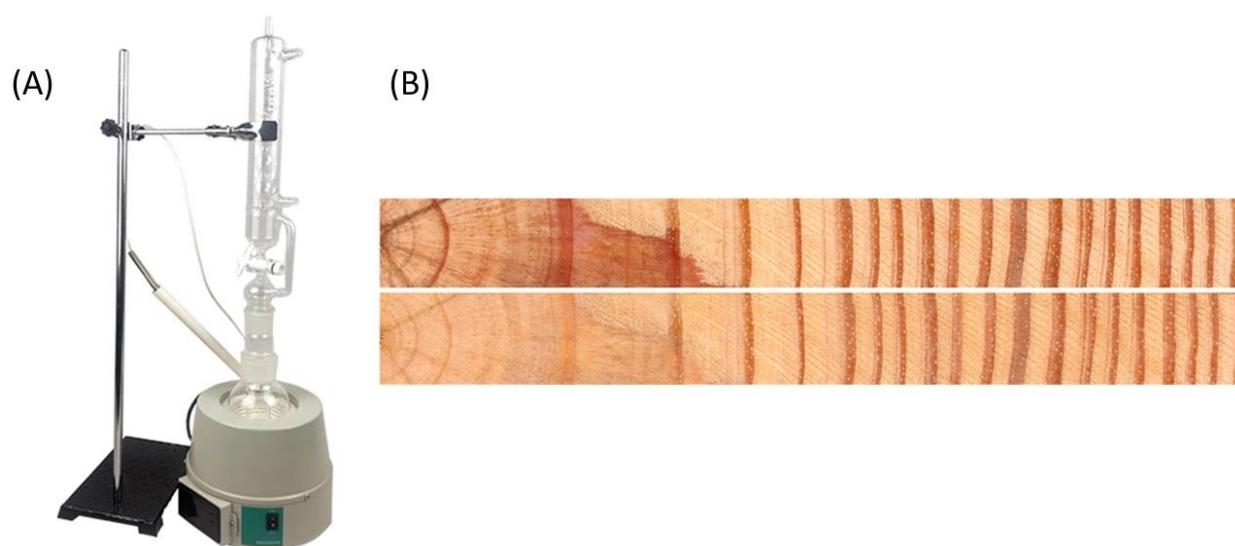


Figura 19. Extracción de compuestos extraíbles no estructurales (CENEs). (A) Ejemplo de un extractor Soxhlet, el instrumento más utilizado para la extracción de compuestos extraíbles no estructurales. (B) Ejemplo de cambios drásticos en la apariencia de la madera después de la extracción de CENEs: una muestra radial de *Pinus taeda*. Tomado de Schimleck *et al.* (2019).

La influencia de los CENEs en la medición de la densidad de la madera puede evaluarse de forma aproximada, como fue sugerido por Lehnebach *et al.* (2019), por medio del desarrollo de factores de corrección para la densidad de la madera, de acuerdo con el contenido de CENEs reportado en la literatura, aunque se espera que el desarrollo de dichos factores de corrección esté acompañado de una validación mediante la medición del contenido de CENEs. Asimismo, es importante considerar que hay una ausencia importante de valores de contenido de CENEs para especies de zonas tropicales, y que el contenido de CENEs puede ser muy variable entre individuos de la misma especie (Hillis, 1999).

Para revisar un protocolo detallado sobre el método para la extracción de compuestos extraíbles no estructurales, se recomienda la sección “7. *Method C—Distillation*” de la Norma de la ASTM International D 4442 – 92 (ASTM, 2007).

6. REFLEXIONES FINALES

6.1. Estado actual del conocimiento de la densidad de la madera

El conocimiento de la densidad de la madera se ha venido incrementando y consolidando de forma notable desde hace dos décadas. Al mismo tiempo se han recopilado grandes bases de datos de información de densidad de la madera provenientes de numerosos campos de investigación. Las bases de datos Dryad (Zanne *et al.*, 2009), GlobAllomeTree (Henry *et al.*, 2013), CIRAD (Vieilledent *et al.*, 2018) y TRY (Kattge *et al.*, 2020) son algunos ejemplos de proyectos que siguen recabando valores de densidad de la madera de una gran variedad de fuentes, poniéndolos a la disposición de la comunidad científica. Por su parte, los ecólogos no solo recopilan información proveniente de otros campos, sino que aportan nueva información obtenida cada vez con mayor precisión, lo cual se debe en parte a la atención que recibió la dura crítica de Williamson y Wiemann (2010) al método de medición de densidad de la madera en ecología y las correctas observaciones del protocolo estandarizado de rasgos funcionales de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013).

Sin embargo, en la revisión de literatura se identificó que todavía persisten grandes errores en el método que ya fueron criticados con anterioridad. Esto implica que aún es necesario ajustar estos aspectos metodológicos, principalmente con relación a la concentración de los compuestos extraíbles no estructurales (Hietz *et al.*, 2013; Lehnebach *et al.*, 2019), la segmentación y correcta ponderación de las muestras en las que se mide la densidad de la madera (Osazuwa-Peters *et al.*, 2014), el esclarecimiento de la relación entre los valores específicos de densidad de la madera de ramas y tallos (MacFarlane, 2020), y los tamaños de muestra, que siguen siendo reducidos en algunos estudios. A estas limitaciones hay que añadir que aún persiste un fuerte “legado” representado por una gran cantidad de valores de densidad de la madera que no son precisos, a grado tal que se han vuelto obstáculos para el estudio de la densidad de la madera en el campo de

la ecología al enmascarar o provocar la identificación relaciones espurias entre la densidad de la madera y otros rasgos y funciones. Por si esto fuera poco, la precisión de las estimaciones de biomasa también se ve afectada por estos problemas metodológicos. Como parte de la recopilación de datos de densidad de la madera en los proyectos arriba mencionados, sería útil identificar los errores metodológicos en los estudios que obtuvieron los valores, ya que esto permitiría detectar los casos en los que sería necesario volver a realizar mediciones o complementar las ya existentes, así como discernir qué valores disponibles son mejores que otros.

A pesar del aumento considerable y la consolidación de la información sobre la densidad de la madera en especies arbóreas, es notable carencia de información entre órganos, tanto en una misma especie como en especies que no crecen como árboles. Debido a que la densidad de la madera es un rasgo de las plantas muy relevante en el marco de la ecología funcional y fundamental para las estimaciones de biomasa, sigue siendo importante hacer el mejor esfuerzo a fin de obtener los valores correspondientes a estos grupos de plantas. Asimismo, sigue siendo relevante considerar que el conocimiento sobre la densidad de la madera en plantas con formas de crecimiento que no son árboles proviene principalmente, si no es que únicamente, de estudios de tipo ecológico: 75%, 81% y 100% de los registros correspondientes a las cadenas de búsqueda de cactus, arbustos y lianas, respectivamente, se enmarcan en el campo de la ecología. Esto se explica debido a la poca o nula importancia económica que tiene la madera proveniente de estas fuentes en la actualidad. Puesto que la medición de la densidad de la madera en estas formas de crecimiento recae en los ecólogos, es nuestra responsabilidad reorientar los esfuerzos para lograr la estandarización correcta de las mediciones de densidad de la madera en estos casos. Para lograr esto, es necesario comenzar a estudiar la variación de la densidad de la madera en los ejes radial y longitudinal en arbustos,

lianas y cactus, lo que permitirá comenzar a identificar cuáles son los puntos óptimos de muestreo en estas formas de crecimiento.

6.2. Recomendaciones generales

6.2.1. Sugerencias metodológicas

Con base en la información recabada y los errores metodológicos identificados (Cuadro 4), se ofrecen las siguientes recomendaciones generales relacionadas con la metodología de medición de la densidad de la madera, con la intención de lograr un balance óptimo entre costo y precisión. Estas recomendaciones excluyen los métodos indirectos revisados en el trabajo.

1. Se apoyan las sugerencias de Williamson y Wiemann (2010) y de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) de utilizar una muestra con un tamaño mínimo de cinco individuos por población, con la consideración de que una muestra de diez individuos contribuiría a una precisión óptima en la estimación de la densidad de la madera. Un mayor número de individuos mejora ligeramente la precisión, que en muchos casos puede necesitar un esfuerzo no justificable por el beneficio adquirido.
2. Se desaconseja utilizar como equivalentes los valores de densidad de la madera de dos órganos sin conocer la relación entre ellos.
3. En caso de desconocerse la variación longitudinal del tallo, se respalda tomar una muestra a la altura de 1.3 m sobre el suelo, y en caso de desearse una mayor precisión, tomar la muestra a $\frac{1}{3}$ o $\frac{1}{4}$ de la altura total de árbol es adecuado.
4. Se debe intentar evitar la madera de reacción para la toma de muestras al menos con evaluaciones cualitativas. En caso de que una muestra contenga madera de reacción, se

recomienda obtener muestras radiales en el eje perpendicular al eje más largo del órgano (correspondiente a la madera opuesta y la madera de reacción).

5. En caso de que se desconozca la variación radial en la densidad de la madera de un órgano, se recomienda tomar una muestra orientada de la corteza a la médula. La muestra debe ser segmentada de acuerdo con la distancia radial para permitir el estudio óptimo de la densidad de la madera. Segmentar la muestra en intervalos de 1 cm proporciona una gran precisión en la estimación de la densidad de la madera (Osazuwa-Peters *et al.*, 2014).
6. Los valores de densidad de la madera de los segmentos de las muestras utilizados al estudiar la variación radial y longitudinal deben ponderarse por el área transversal y el volumen que ocupen en el órgano, respectivamente.
7. Se debe remover la corteza y la médula de las muestras destinadas a la medición de la densidad de la madera, aunque en órganos de tamaño muy pequeño esto puede ser difícil.
8. Independientemente del ambiente, la temporada del año o la hora del día o el método de extracción de muestras, es necesario saturar las muestras de madera antes de proceder con la medición de su volumen saturado. Los intervalos de tiempo recomendados fluctúan entre 24 y 72 h, dependiendo del contenido de humedad inicial y dimensiones de la muestra.
9. En los casos en los que los órganos tengan una concentración importante de compuestos extraíbles no estructurales en su duramen, es necesario extraerlos. Como alternativa, se pueden desarrollar factores de corrección, como lo sugirieron Lehnebach *et al.* (2019).
10. La masa anhidra debe medirse después de un secado suficientemente largo a no menos de 100 °C. En caso de haber preocupación por la alteración de la madera, la temperatura puede incrementarse lentamente para disminuir los defectos.

6.2.2. Reporte de elementos básicos sobre la metodología empleada

Tan importante como la realización de ajustes al método para la medición de la densidad de la madera, es reportar la información correspondiente al método, ya que esta práctica puede ayudar a identificar si las diferencias obtenidas entre órganos, individuos, comunidades y estudios se deben principalmente a diferencias en el método utilizado. En varios estudios los autores sospecharon que las diferencias de los valores de densidad de la madera se debían a errores o diferencias en el método, pero ahora no existe posibilidad de confirmar si en efecto esto fue así porque los estudios citados no incluyeron la información necesaria.

Con base en la información identificada en el presente trabajo, se sugieren reportar los siguientes ocho elementos básicos de la metodología:

- 1. Edad del individuo o la altura y el diámetro a la altura del pecho estudiado.** Esta información permite identificar si las variaciones de valores de densidad de la madera pueden tener alguna relación con diferencias de edad, ya que la densidad de la madera depende de la edad del individuo. Aunque se desconozca la edad de los individuos y la relación que tienen los datos dendrométricos con esta, los datos dendrométricos por sí mismos pueden servir como referencia para realizar comparaciones.
- 2. Posición longitudinal y radial de la muestra en el órgano, así como la longitud y diámetro(s) del mismo.** Diferentes posiciones en el eje radial y longitudinal en un mismo árbol pueden resultar en valores diferentes de densidad de la madera. El valor de esta variable en un tallo puede ser diferente en una muestra a la altura del suelo que en una muestra cerca del ápice de este.

3. **Características de la muestra en la que se determinó la densidad de la madera.** Es decir, mencionar el tipo de muestra (rodaja, disco, cuña, núcleo, astillas, etc.), sus dimensiones, y en caso de que la muestra haya sido dividida en segmentos más pequeños, describir las características de los segmentos.
4. **Método para determinar la presencia o ausencia de madera de reacción, o consideraciones tomadas para intentar evitarla.** Si no se siguió un procedimiento para hacer esto, debe mencionarse explícitamente.
5. **Definiciones de densidad de la madera y contenido de humedad.** La definición de la densidad de la madera siempre debe reportarse explícitamente, y en caso de que se utilice la definición de densidad secada al aire, es importante determinar el contenido de humedad. En el caso de la densidad básica o la gravedad específica básica de la madera, se recomienda la definición como proporción de la masa anhidra entre el volumen saturado, debido a la ambigüedad de las definiciones de volumen verde y fresco.
6. **Método de saturación.** Si las muestras no fueron saturadas, esto debe mencionarse explícitamente.
7. **Método de extracción de compuestos extraíbles no estructurales.** Si las muestras no fueron sometidas a un proceso de extracción de compuestos extraíbles no estructurales, se debe mencionar explícitamente.
8. **Método de asignación de los valores a las muestras e individuos.** Es necesario mencionar explícitamente si hubo o no alguna ponderación de los valores obtenidos de la densidad de la madera, ya que la media aritmética o la media ponderada pueden arrojar valores distintos para los órganos estudiados.

De forma adicional, si se citan métodos de otros estudios y protocolos, es necesario describir los elementos básicos enlistados que no se describan en las referencias citadas. En el caso de que se citen protocolos con ramificaciones metodológicas de pasos, como las normas de la American Society of Testing and Materials (ASTM) International o International Organization for Standardization (ISO), mencionar específicamente qué pasos fueron seguidos.

6.3. Limitaciones del estudio: ¿cuánta precisión es suficiente?

Si bien para el presente trabajo se recopiló una gran cantidad de información, existe la posibilidad de que algunos aspectos de la metodología para la determinación de la densidad de la madera en árboles hayan sido pasados por alto. Entre otras causas, esto podría deberse a que con frecuencia los comentarios de tipo metodológico suelen perderse en el texto del artículo, sobre todo si no se incluyen en el resumen, las palabras clave o el título de los estudios en las bases de datos. Sin embargo, podemos asegurar con confianza que se identificaron y analizaron los aspectos más importantes sobre las principales fuentes de error y sus soluciones. En cuanto a las búsquedas de información para los métodos enfocados en los cactus, los arbustos y las lianas, se tiene una gran seguridad de que la información compilada y resumida en este trabajo refleja adecuadamente el estado actual de conocimiento sobre la metodología específica para estos grupos vegetales, debido a la generalidad de las cadenas de búsqueda empleadas. Asimismo, podemos afirmar que la información con respecto al estudio de la densidad de la madera en ramas y raíces fue deficiente, y se reconoce la posibilidad de obtener más información si se diseñan cadenas de búsqueda especializadas. La identificación de consideraciones metodológicas particulares para el análisis de la densidad de la madera en los órganos vegetales, como, por ejemplo, cómo capturar de forma óptima la densidad de la madera en sus respectivos ejes, puede resultar de gran valor.

Para concluir, cabe mencionar que si bien se detectaron numerosos errores cometidos durante el estudio de la densidad de la madera en estudios de tipo ecológico. los resultados sobre la densidad de la madera obtenidos en los distintos trabajos revisados permitieron identificar las tendencias más importantes en el efecto de tales errores, por lo que puede ser importante evaluar el efecto cuantitativo de cada uno. Por ejemplo, puede haber situaciones en las que el error introducido puede no ser significativo como para justificar el esfuerzo y gasto de recursos correspondientes para solventarlo. En todo caso, es innegable que hace falta realizar nuevas investigaciones en las que se evalúe con mayor precisión la influencia de los errores metodológicos en la estimación de los valores de densidad de la madera y, a su vez, en las relaciones estudiadas en la ecología, incluyendo las estimaciones de biomasa, sobre todo en el contexto del cambio climático global.

Cuadro 4. Síntesis de los errores metodológicos identificados en la revisión, estableciendo su efecto en los valores de la densidad de la madera y en qué sección del trabajo se abordaron.

Error en el método	Magnitud afectada	Efecto sobre la densidad de la madera	Sección de referencia en el texto
Incluir madera de reacción	Densidad	Sobreestimación o subestimación, dependiendo de las características de la madera de reacción	3.4.1.2
Utilizar a la densidad de la madera de ramas como si fuera equivalente a la densidad de la madera de tallos sin conocer la relación entre uno y otro	Densidad	Posible sobreestimación o subestimación, dependiendo de la relación entre la densidad de la madera de los órganos	3.4.3
No saturar las muestras de madera	Volumen saturado	Sobreestimación	5.1.1.1
Secar a una temperatura inferior a 100 °C	Masa anhidra	Sobreestimación	5.1.2
Incluir corteza y médula	Masa anhidra, Volumen saturado	Subestimación	5.2.1
No ponderar los valores de densidad por área transversal o volumen que las muestras representan en el órgano	Densidad	Sobreestimación o subestimación, dependiendo del valor de la densidad de la madera más cercana a la médula o al ápice del tallo	5.2.3
No extraer a los compuestos extraíbles no estructurales del duramen	Masa anhidra	Sobreestimación de la densidad de la madera correspondiente al duramen	5.4

REFERENCIAS

- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), 25–44. <https://doi.org/10.1890/03-4022>
- Acuña, L., Basterra, L. A., Casado, M. M., López, G., Ramón-Cueto, G., Relea, E., Martínez, C. & González, A. (2011). Aplicación del resistógrafo a la obtención de la densidad y la diferenciación de especies de madera. *Materiales de Construcción*, 61(303), 451–464. <https://doi.org/10.3989/mc.2010.v60.i298>
- Aiba, M. & Nakashizuka, T. (2009). Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology*, 23(2), 265–273. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01500.x>
- Aiso, H., Ishiguri, F., Toyozumi, T., Takashima, Y., Aizawa, M. & Yokota, S. (2017). Relationships between tree size and reaction wood formation in 23 Japanese angiosperms. *Journal of Wood Science*, 63(3), 307–312. <https://doi.org/10.1007/s10086-017-1623-6>
- Almeida, T. H., Almeida, D. H., Aquino, V. B. M., Clialud, E., Pinheiro, R. V., Branco, L. A. M. N., Almeida, J. P. B., Christoforo, A. L. & Lahr, F. A. R. (2020). Investigation of the fiber saturation point of tropical Brazilian wood species. *BioResources*, 15(3), 5379–5387. <https://doi.org/10.15376/biores.15.3.5379-5387>
- Aloni, R. (2021). Regulation of juvenile-adult transition and rejuvenations. *En: Vascular differentiation and plant hormones* (pp. 215–222). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-53202-4_12
- Alteyrac, J., Cloutier, A. & Zhang, S. Y. (2006). Characterization of juvenile wood to mature wood transition age in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) at different stand densities and sampling heights. *Wood Science and Technology*, 40(2), 124–138. <https://doi.org/10.1007/s00226-005-0047-4>
- Amarasekara, H. & Denne, M. P. (2002). Effects of crown size on wood characteristics of Corsican pine in relation to definitions of juvenile wood, crown formed wood and core wood. *Forestry*, 75(1), 51–61. <https://doi.org/10.1093/forestry/75.1.51>
- American Society for Testing and Materials (ASTM). (2007). *Standard test methods for direct moisture content measurement of wood and wood-base materials* (ASTM D4442-07). <https://doi.org/10.1520/D4442-07>
- American Society for Testing and Materials (ASTM). (2014). *Standard test method for density and specific gravity (relative density) of wood and wood-based materials* (ASTM D2395-14). <https://doi.org/10.1520/D2395-14>
- Anten, N. P. R. & Schieving, F. (2010). The role of wood mass density and mechanical constraints in the economy of tree architecture. *American Naturalist*, 175(2), 250–260. <https://doi.org/10.1086/649581>
- Araujo, J. B. S. & Paes, J. B. (2018). Natural wood resistance of *Mimosa caesalpiniiifolia* in field testing. *Floresta e Ambiente*, 25(2), Artículo e20150128. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.012815>

- Arnič, D., Humar, M., Kržišnik, D., Krajnc, L. & Prislan, P. (2021). Gostota lesa - metode določanja in pomen pri razvoju gozdno lesnega biogospodarstva. *Acta Silvae et Ligni*, 124, 1–11. <https://doi.org/10.20315/asetl.124.1>
- Badel, E., Ewers, F. W., Cochard, H. & Telewski, F. W. (2015). Acclimation of mechanical and hydraulic functions in trees: Impact of the thigmomorphogenetic process. *Frontiers in Plant Science*, 6, 266. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00266>
- Baer, A. B., Fickle, J. C., Medina, J., Robles, C., Pratt, R. B. & Jacobsen, A. L. (2021). Xylem biomechanics, water storage, and density within roots and shoots of an angiosperm tree species. *Journal of Experimental Botany*, 72(22), 7984–7997. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab384>
- Baker, T. R., Phillips, O. L., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Fiore, A. Di, Erwin, T., Killeen, T. J., Laurance, S. G., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Monteagudo, A., Neill, D. A., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Silva, J. N. M. & Vásquez, R. M. (2004). Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology*, 10(5), 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00751.x>
- Banin, L., Feldpausch, T. R., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Affum-Baffoe, K., Arets, E. J. M. M., Berry, N. J., Bradford, M., Brien, R. J. W., Davies, S., Drescher, M., Higuchi, N., Hilbert, D. W., Hladik, A., Iida, Y., Salim, K. A., Kassim, A. R., King, D. A., Lopez-Gonzalez, G., Metcalfe, D., Nilus, R., Peh, K. S.-H., Reitsma, J. M., Sonké, B., Taedoumg, H., Tan, S., White, L., Wöll, H. & Lewis, S. L. (2012). What controls tropical forest architecture? Testing environmental, structural and floristic drivers. *Global Ecology and Biogeography*, 21(12), 1179–1190. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00778.x>
- Barnett, J. R. & Jeronimidis, G. (2003). *Wood Quality and its Biological Basis*. Wiley-Blackwell.
- Barría, C., Sandoval, S. & Rojas, G. (2017). Uso del método de resistografía para la predicción de la densidad básica de la madera en árboles en pie de *Pinus radiata*. *Maderas. Ciencia y tecnología*, 19(3), 349–362. <https://doi.org/10.4067/s0718-221x2017005000030>
- Basuki, T. M., Laake, P. E. van, Skidmore, A. K. & Hussin, Y. A. (2009). Allometric equations for estimating the above-ground biomass in tropical lowland Dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 257(8), 1684–1694. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.027>
- Beeckman, H. (2016). Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal*, 37(2), 127–151. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160127>
- Bergstedt, A. & Olesen, P. O. (2000). Models for predicting dry matter content of Norway spruce. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 15(6), 633–644. <https://doi.org/10.1080/02827580050216888>
- Bergsten, U., Lindeberg, J., Rindby, A. & Evans, R. (2001). Batch measurements of wood density on intact or prepared drill cores using x-ray microdensitometry. *Wood Science and Technology*, 35(5), 435–452. <https://doi.org/10.1007/s002260100106>
- Berry, S. L. & Roderick, M. L. (2005). Plant-water relations and the fibre saturation point. *New Phytologist*, 168(1), 25–37. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01528.x>

- Biging, G. S. & Wensel, L. C. (1988). The effect of eccentricity on the estimation of basal area and basal area increment of coniferous trees. *Forest Science*, 34(3), 621–633.
<https://doi.org/10.1093/forestscience/34.3.621>
- Billard, A., Bauer, R., Mothe, F., Jonard, M., Colin, F. & Longuetaud, F. (2020). Improving aboveground biomass estimates by taking into account density variations between tree components. *Annals of Forest Science*, 77, Artículo 103.
<https://doi.org/10.1007/s13595-020-00999-1>
- Björklund, J., Arx, G. von, Fonti, P., Stridbeck, P., Mil, T. De, Neycken, A. & Seftigen, K. (2021). The utility of bulk wood density for tree-ring research. *Dendrochronologia*, 69, Artículo 125880. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125880>
- Björklund, J., Arx, G. von, Nievergelt, D., Wilson, R., Bulcke, J. Van den, Günther, B., Loader, N. J., Rydval, M., Fonti, P., Scharnweber, T., Andreu-Hayles, L., Büntgen, U., D'Arrigo, R., Davi, N., De Mil, T., Esper, J., Gärtner, H., Geary, J., Gunnarson, B. E., Hartl, C., Hevia, A., Song, H., Janecka, K., Kaczka, R. J., Kirilyanov, A. V., Kochbeck, M., Liu, Y., Meko, M., I. Mundo, Nicolussi, K., Oelkers, R., Pichler, T., Sánchez-Salguero, R., Schneider, L., Schweingruber, F., Timonen, M., Trouet, V., Van Acker, J., Verstege, A., Villalba, R., Wilmking, M. & Frank, D. (2019). Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry. *Reviews of Geophysics*, 57(4), 1224–1264.
<https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
- Bobadilla, I., Martínez, R. D., Esteban, M. & Llana, D. F. (2018). Estimation of wood density by the core drilling technique. *Holzforschung*, 72(12), 1051–1056.
<https://doi.org/10.1515/hf-2018-0036>
- Bojórquez, A., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., Jaramillo, V. J., Mora, F., Balvanera, P. & Álvarez-Yépiz, J. C. (2020). Improving the accuracy of aboveground biomass estimations in secondary tropical dry forests. *Forest Ecology and Management*, 474, Artículo 118384. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118384>
- Bouriaud, O., Leban, J. M., Bert, D. & Deleuze, C. (2005). Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, 25(6), 651–660.
<https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.651>
- Breslin, P. B., Wojciechowski, M. F. & Majure, L. C. (2021). Molecular phylogeny of the Mammilloid clade (Cactaceae) resolves the monophyly of Mammillaria. *Taxon*, 70(2), 308–323. <https://doi.org/10.1002/tax.12451>
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., Botta-Dukát, Z., ... Jandt, U. (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution*, 2(12), 1906–1917.
<https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Buckton, G., Cheesman, A. W., Munksgaard, N. C., Wurster, C. M., Liddell, M. J. & Cernusak, L. A. (2019). Functional traits of lianas in an Australian lowland rainforest align with post-disturbance rather than dry season advantage. *Austral Ecology*, 44(6), 983–994.
<https://doi.org/10.1111/aec.12764>

- Burdon, R. D., Paul Kibblewhite, R., Walker, J. C. F., Megraw, R. A., Evans, R. & Cown, D. J. (2004). Juvenile versus mature wood: A new concept, orthogonal to corewood versus outerwood, with special reference to *Pinus radiata* and *P. taeda*. *Forest Science*, 50(4), 399–415. <https://doi.org/10.1093/forestscience/50.4.399>
- Butterfield, B. (2006). The structure of wood: Form and function. *En: J. Walker (Ed.), Primary wood processing: Principles and practice* (pp. 1-22). Springer. https://doi.org/10.1007/1-4020-4393-7_1
- Butterfield, B. G. & Meylan, B. A. (1980). *Three-Dimensional Structure of Wood*. Chapman and Hall. <https://doi.org/10.1007/978-94-011-8146-4>
- Caetano-Andrade, V. L., Schöngart, J., Ayala, W. E., Melinski, R. D., Silva, F., Dobrindt, R. & Roberts, P. (2021). Advances in increment coring system for large tropical trees with high wood densities. *Dendrochronologia*, 68, Artículo 125860. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125860>
- Calow, P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology*, 1(1), 57. <https://doi.org/10.2307/2389358>
- Camarero, J. J., Fernández-Pérez, L., Kirilyanov, A. V., Shestakova, T. A., Knorre, A. A., Kukarskih, V. V. & Voltas, J. (2017). Minimum wood density of conifers portrays changes in early season precipitation at dry and cold Eurasian regions. *Trees - Structure and Function*, 31(5), 1423–1437. <https://doi.org/10.1007/s00468-017-1559-x>
- Camarero, Rozas, V. & Olano, J. M. (2014). Minimum wood density of *Juniperus thurifera* is a robust proxy of spring water availability in a continental Mediterranean climate. *Journal of Biogeography*, 41(6), 1105–1114. <https://doi.org/10.1111/jbi.12271>
- Carlón-Allende, T., Villanueva-Díaz, J., Mendoza, M. E. & Pérez-Salicrup, D. R. (2018). Climatic signals in earlywood and latewood in conifer forests in the monarch butterfly biosphere reserve, Mexico. *Tree-Ring Research*, 74(1), 63–75. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-74.1.63>
- Casteren, A. van, Sellers, W. I., Thorpe, S. K. S., Coward, S., Crompton, R. H. & Ennos, A. R. (2012). Why don't branches snap? The mechanics of bending failure in three temperate angiosperm trees. *Trees - Structure and Function*, 26(3), 789–797. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0650-y>
- Cazzolla, R. G., Reich, P. B., Gamarra, J. G. P., Crowther, T., Hui, C., Morera, A., Bastin, J., de Miguel, S., ... Liang, J. (2022). The number of tree species on Earth. *PNAS*, 119(6), Artículo e2115329119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2115329119>
- Chafe, S. C. (1987). Collapse, volumetric shrinkage, specific gravity and extractives in *Eucalyptus* and other species Part 2: The influence of wood extractives. *Wood Science and Technology*, 21, 27–41. <https://doi.org/10.1007/BF00349715>
- Chan, J. M., Raymond, C. A. & Walker, J. C. (2010). Non-destructive assessment of green density and moisture condition in plantation-grown radiata pine (*Pinus radiata* D. Don.) by increment core measurements. *Holzforschung*, 64(4), 521–528. <https://doi.org/10.1515/hf.2010.067>

- Chave, J. (2006). *Measuring wood density for tropical forest trees a field manual*. Université Paul Sabatier.
https://rainfor.org/wp-content/uploads/sites/129/2022/06/wood_density_english1.pdf
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., ... Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12629>
- Chen, Y. J., Bongers, F., Tomlinson, K., Fan, Z. X., Lin, H., Zhang, S. Bin, Zheng, Y. L., Li, Y. P., Cao, K. F. y Zhang, J. L. (2016). Time lags between crown and basal sap flows in tropical lianas and co-occurring trees. *Tree Physiology*, 36(6), 736–747.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpv103>
- Christensen-Dalsgaard, K. K., Ennos, A. R. & Fournier, M. (2007). Changes in hydraulic conductivity, mechanical properties, and density reflecting the fall in strain along the lateral roots of two species of tropical trees. *Journal of Experimental Botany*, 58(15–16), 4095–4105.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erm268>
- Clair, B. & Thibaut, B. (2014). Physical and mechanical properties of reaction wood. *En: B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää & J. Gril (Eds.), The biology of reaction wood* (pp. 171–200). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-10814-3_6
- Clough, B. J., Curzon, M. T., Domke, G. M., Russell, M. B. & Woodall, C. W. (2017). Climate-driven trends in stem wood density of tree species in the eastern United States: Ecological impact and implications for national forest carbon assessments. *Global Ecology and Biogeography*, 26(10), 1153–1164. <https://doi.org/10.1111/geb.12625>
- Conti, G., Enrico, L., Casanoves, F. & Díaz, S. (2013). Shrub biomass estimation in the semiarid Chaco forest: A contribution to the quantification of an underrated carbon stock. *Annals of Forest Science*, 70(5), 515–524. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0285-9>
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G. & Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335–380.
<https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Costa, V. E., Rezende, M. A. De & Rodrigues, V. A. (2014). Conversion between basic density and apparent density at any moisture content in *Eucalyptus grandis*. *Holzforschung*, 68(8), 981–986. <https://doi.org/10.1515/hf-2013-0211>
- Couto, A. M., Trugilho, P. F., Neves, T. A., Protásio, T. de P. & de Sá, V. A. (2013). Modeling of basic density of wood from *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using nondestructive methods. *Cerne*, 19(1), 27–34.
<https://doi.org/10.1590/S0104-77602013000100004>

- Cown, D. J. (1978). Comparison of the Pilodyn and torsionmeter methods for the rapid assessment of wood density in living trees. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 8(3), 384–391. https://www.scionresearch.com/__data/assets/pdf_file/0016/37213/NZJFS831978COWN384_391.pdf
- Dadzie, P. K., Amoah, M., Ebanyenle, E. & Frimpong-Mensah, K. (2018). Characterization of density and selected anatomical features of stemwood and branchwood of *E. cylindricum*, *E. angolense* and *K. ivorensis* from natural forests in Ghana. *European Journal of Wood and Wood Products*, 76(2), 655–667. <https://doi.org/10.1007/s00107-017-1195-6>
- Dadzie, P. K., Amoah, M., Frimpong-Mensah, K. & Inkum, P. B. (2016). Variation in bending strength properties in stem and branch woods as influenced by density and moisture levels in *Entandrophragma cylindricum*. *Australian Forestry*, 79(4), 233–240. <https://doi.org/10.1080/00049158.2016.1251816>
- Dawson, S. K., Boddy, L., Halbwachs, H., Bässler, C., Andrew, C., Crowther, T. W., Heilmann-Clausen, J., Nordén, J., Ovaskainen, O. & Jönsson, M. (2019). Handbook for the measurement of macrofungal functional traits: A start with basidiomycete wood fungi. *Functional Ecology*, 33(3), 372–387. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13239>
- De Guzman, M. E., Acosta-Rangel, A., Winter, K., Meinzer, F. C., Bonal, D. & Santiago, L. S. (2021). Hydraulic traits of Neotropical canopy liana and tree species across a broad range of wood density: Implications for predicting drought mortality with models. *Tree Physiology*, 41(1), 24–34. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa106>
- De Micco, V. De, Campelo, F., Luis, M. De, Bräuning, A., Grabner, M., Battipaglia, G. & Cherubini, P. (2016). Intra-annual density fluctuations in tree rings: How, when, where, and why? *IAWA Journal*, 37(2), 232–259. <https://doi.org/10.1163/22941932-20160132>
- De Micco, Veronica De, Carrer, M., Rathgeber, C. B. K., Julio Camarero, J., Voltas, J., Cherubini, P. & Battipaglia, G. (2019). From xylogenesis to tree rings: Wood traits to investigate tree response to environmental changes. *IAWA Journal*, 40(2), 155–182. <https://doi.org/10.1163/22941932-40190246>
- De Mil, T., Tarelkin, Y., Hahn, S., Hubau, W., Deklerck, V., Debeir, O., Van Acker, J. de Cannière, Beeckman, H. & Van den Bulcke, J. (2018). Wood density profiles and their corresponding tissue fractions in tropical angiosperm trees. *Forests*, 9(12), Artículo 763. <https://doi.org/10.3390/f9120763>
- Decoux, V., Varcin, É. & Leban, J. M. (2004). Relationships between the intra-ring wood density assessed by x-ray densitometry and optical anatomical measurements in conifers. Consequences for the cell wall apparent density determination. *Annals of Forest Science*, 61(3), 251–262. <https://doi.org/10.1051/forest:2004018>
- Demol, M., Calders, K., Krishna Moorthy, S. M., Bulcke, J. Van den, Verbeeck, H. & Gielen, B. (2021). Consequences of vertical basic wood density variation on the estimation of aboveground biomass with terrestrial laser scanning. *Trees - Structure and Function*, 35(2), 671–684. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02067-7>

- Dias, Arildo S, Oliveira, R. S., Martins, F. R., Bongers, F., Anten, N. P. R. & Sterck, F. (2019). How do lianas and trees change their vascular strategy in seasonal versus rain forest? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 40, Artículo 125465. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2019.125465>
- Dias, Arildo Souza, Oliveira, R. S. & Martins, F. R. (2020). Costs and benefits of gas inside wood and its relationship with anatomical traits: A contrast between trees and lianas. *Tree Physiology*, 40(7), 856–868. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa034>
- Dlouhá, J., Alméras, T. & Clair, B. (2012). Representativeness of wood biomechanical properties measured after storage in different conditions. *Trees - Structure and Function*, 26(3), 695–703. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0636-9>
- Donaldson, L. A. & Singh, A. P. (2016). Reaction wood. *En*: Y. Kim, R. Funada & A. Singh (Eds.), *Secondary xylem biology: Origins, functions, and applications* (pp. 93-110) Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802185-9.00006-1>
- Donaldson, L., Nanayakkara, B. & Harrington, J. (2016). Wood growth and development. *En*: Thomas, B. (Ed.), *Encyclopedia of applied plant sciences* (Vol. 1, pp. 203–210). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394807-6.00114-3>
- Du, S. & Yamamoto, F. (2007). An overview of the biology of reaction wood formation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 49(2), 131–143. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2007.00427.x>
- Duque, A., Saldarriaga, J., Meyer, V. & Saatchi, S. (2017). Structure and allometry in tropical forests of Chocó, Colombia. *Forest Ecology and Management*, 405, 309–318. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.048>
- Eberhardt, T. L., Dahlen, J. & Schimleck, L. (2017). Species comparison of the physical properties of loblolly and slash pine wood and bark. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(11), 1495–1505. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0091>
- Echols, R. M. (1973). Uniformity of wood density assessed from x-rays of increment cores. *Wood Science and Technology*, 7(1), 34–44. <https://doi.org/10.1007/BF00353377>
- Eckert, C., Sharmin, S., Kogel, A., Yu, D., Kins, L., Strijkstra, G. J. & Polle, A. (2019). What makes the wood? Exploring the molecular mechanisms of xylem acclimation in hardwoods to an ever-changing environment. *Forests*, 10(4), Artículo 358. <https://doi.org/10.3390/f10040358>
- Edwards, E. J. (2006). Correlated evolution of stem and leaf hydraulic traits in *Pereskia* (Cactaceae). *New Phytologist*, 172(3), 479–789. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01850.x>
- Elaieb, M. T., Ayed, S. B., Ouellani, S., Khouja, M. L., Touhami, I. & Candelier, K. (2019). Collapse and physical properties of native and pre-steamed *Eucalyptus camaldulensis* and *Eucalyptus saligna* wood from Tunisia. *Journal of Tropical Forest Science*, 31(2), 162–174. <https://doi.org/10.26525/jtfs2019.31.2.162174>

- Eller, C. B., V. Barros, F. de, R.L. Bittencourt, P., Rowland, L., Mencuccini, M. & S. Oliveira, R. (2018). Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth. *Plant Cell and Environment*, 41(3), 548–562. <https://doi.org/10.1111/pce.13106>
- Engelund, E. T., Thygesen, L. G., Svensson, S. & Hill, C. A. S. (2013). A critical discussion of the physics of wood-water interactions. *Wood Science and Technology*, 47(1), 141–161. <https://doi.org/10.1007/s00226-012-0514-7>
- Estopa, R. A., Milagres, F. R., Oliveira, R. A. & Hein, P. R. G. (2017). Modelos de espectroscopia NIR para fenotipagem das características da madeira em programas de melhoramento de *Eucalyptus benthamii*. *Cerne*, 23(3), 367–375. <https://doi.org/10.1590/01047760201723032319>
- Fajardo, A. (2022). Wood density relates negatively to maximum plant height across major angiosperm and gymnosperm orders. *American Journal of Botany*, 109(2), 250–258. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1805>
- Fayolle, A., Doucet, J. L., Gillet, J. F., Bourland, N. & Lejeune, P. (2013). Tree allometry in Central Africa: Testing the validity of pantropical multi-species allometric equations for estimating biomass and carbon stocks. *Forest Ecology and Management*, 305, 29–37. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.05.036>
- Flores, O. & Coomes, D. A. (2011). Estimating the wood density of species for carbon stock assessments. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(2), 214–220. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00068.x>
- Fortunel, C., Ruelle, J., Beauch, J., Fine, P. V. A. & Baraloto, C. (2014). Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist*, 202, 79–94. <https://doi.org/10.1111/nph.12632>
- Fournier, M., Dlouhá, J., Jaouen, G. & Almeras, T. (2013). Integrative biomechanics for tree ecology: Beyond wood density and strength. *Journal of Experimental Botany*, 64(15), 4793–4815. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert279>
- Fournier, Meriem, Alméras, T., Clair, B. & Gril, J. (2014). Biomechanical action and biological functions. *En: B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää & J. Gril (Eds.), The biology of reaction wood* (pp. 139–169). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-10814-3_5
- Francis, E. J., Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Visser, M. D., Iida, Y., Fletcher, C., Hubbell, S. P., & Kassim, A. R. (2017). Quantifying the role of wood density in explaining interspecific variation in growth of tropical trees. *Global Ecology and Biogeography*, 26(10), 1078–1087. <https://doi.org/10.1111/geb.12604>
- Fujimoto, T., Kobori, H. & Tsuchikawa, S. (2012). Prediction of wood density independently of moisture conditions using near infrared spectroscopy. *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 20(3), 353–359. <https://doi.org/10.1255/jnirs.994>
- Gallenmüller, F., Müller, U., Rowe, N. & Speck, T. (2001). The growth form of *Croton pullei* (Euphorbiaceae) - Functional morphology and biomechanics of a neotropical liana. *Plant Biology*, 3(1), 50–61. <https://doi.org/10.1055/s-2001-11750>

- Galvão, F. G., Alves de Lima, A. L., Candeia de Oliveira, C., Silva, V. F. da & Rodal, M. J. N. (2021). The importance of wood density in determining the phenology of tree species in a coastal rain forest. *Biotropica*, 53(4), 1134–1141. <https://doi.org/10.1111/btp.12954>
- Gao, S., Wang, X., Brashaw, B. K., Ross, R. J. & Wang, L. (2012). Rapid assessment of wood density of standing tree with nondestructive methods - a review. *Proceedings of 2012 International Conference on Biobase Material Science and Engineering, BMSE 2012*. <https://doi.org/10.1109/BMSE.2012.6466226>
- Gao, S., Wang, X., Wiemann, M. C., Brashaw, B. K., Ross, R. J. & Wang, L. (2017). A critical analysis of methods for rapid and nondestructive determination of wood density in standing trees. *Annals of Forest Science*, 74(2), 1–13. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0623-4>
- García-Hidalgo, M., García-Pedrero, Á. M., Caetano-Sánchez, C., Gómez-España, M., Lillo-Saavedra, M. & Olano, J. M. (2021). ρ -MtreeRing: A graphical user interface for x-ray microdensity analysis. *Forests*, 12(10), 1–9. <https://doi.org/10.3390/f12101405>
- Gardiner, B., Barnett, J., Saranpää, P. & Gril, J. (2014). *The biology of reaction wood*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-10814-3_5
- Garnier, E., Navas, M.-L. & Grigulis, K. (2016). *Plant functional diversity: organism traits, community structure, and ecosystem properties*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198757368.001.0001>
- Gerwing, J. J., Schnitzer, S. A., Burnham, R. J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S. J., Ewango, C. E. N., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarthy, N., Pérez-Salicrup, D. R., Putz, F. E. & Thomas, D. W. (2006). A standard protocol for liana censuses. *Biotropica*, 38(2), 256–261. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00134.x>
- Ghislain, B. & Clair, B. (2017). Diversity in the organisation and lignification of tension wood fibre walls - a review. *IAWA Journal*, 38(2), 245–265. <https://doi.org/10.1163/22941932-20170170>
- Giroud, G., Defo, M. & Bégin, J. (2021). Determination of radial profiles of wood properties using a near infrared scanning system. *Journal of Near Infrared Spectroscopy*, 29(1), 24–32. <https://doi.org/10.1177/0967033520967324>
- Glass, S. V & Zelinka, S. L. (2021). Moisture relations and physical properties of wood. *En: Forest Products Laboratory (Ed.), Wood handbook — wood as an engineering material* (pp. 4.1-4.22). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://www.fs.usda.gov/treesearch/pubs/62243>
- Goldenberg, M. G., Cardoso, Y. A., Oddi, F. J. & Garibaldi, L. A. (2020). Fuelwood energy characteristics and biomass equations of the dominant species of northern Patagonian shrublands (Argentina). *Southern Forests*, 82(1), 56–64. <https://doi.org/10.2989/20702620.2019.1686693>
- González Cásares, M., Yerena Yamallel, J. I. & Pompa García, M. (2017). Measuring temporal wood density variation improves carbon capture estimates in Mexican forests. *Acta Universitaria*, 26(6), 11–14. <https://doi.org/10.15174/au.2016.1206>

- González-Melo, A., Posada, J. M., Beauchêne, J., Lehnebach, R., Levionnois, S., Rivera, K. & Clair, B. (2022). Radial variations in wood functional traits in a rain forest from eastern Amazonia. *Trees - Structure and Function*, 36(2), 569–581. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02229-1>
- Gough, G. & Barnes, R. D. (1984). A comparison of three methods of wood density assessment in a *Pinus elliottii* progeny test. *South African Forestry Journal*, 128(1), 22–25. <https://doi.org/10.1080/00382167.1984.9628921>
- Greenwood, S., Ruiz-Benito, P., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F., Kitzberger, T., Allen, C. D., Fensham, R., Laughlin, D. C., Kattge, J., Bönish, G., Kraft, N. J. B. & Jump, A. S. (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecology Letters*, 20(4), 539–553. <https://doi.org/10.1111/ele.12748>
- Grekin, M. & Verkasalo, E. (2010). Variations in basic density, shrinkage and shrinkage anisotropy of scots pine wood from mature mineral soil stands in Finland and Sweden. *Baltic Forestry*, 16(1), 113–125.
- Grissino-Mayer, H. (2003). A manual and tutorial for the proper use of an increment borer. *Tree-Ring Research*, 59(2), 63–79. <http://hdl.handle.net/10150/262572>
- Grundelius, R. (1990). Determining the basic density of wood chips. *Tappi journal*, 73(4), 183–189. https://www.eucalyptus.com.br/artigos/outros/1990_Grundelius.pdf
- Haartveit, E. Y. & Flæte, P. O. (2006). Rapid prediction of basic wood properties by near infrared spectroscopy. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 36(2–3), 393–407. <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.727.1174&rep=rep1&type=pdf>
- Hacke, U. G., Sperry, J. S. & Pittermann, J. (2000). Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, 1(1), 31–41. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00006>
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D. & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461. <https://doi.org/10.1007/s004420100628>
- Hackenberg, J., Wassenberg, M., Spiecker, H. & Sun, D. (2015). Non destructive method for biomass prediction combining TLS derived tree volume and wood density. *Forests*, 6(4), 1274–1300. <https://doi.org/10.3390/f6041274>
- He, D. & Deane, D. C. (2016). The relationship between trunk - and twigwood density shifts with tree size and species stature. *Forest Ecology and Management*, 372, 137–142. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.04.015>
- Helama, S., Vartiainen, M., Kolström, T. & Meriläinen, J. (2010). Dendrochronological investigation of wood extractives. *Wood Science and Technology*, 44(2), 335–351. <https://doi.org/10.1007/s00226-009-0293-y>
- Helcoski, R., Tepley, A. J., McGarvey, J. C., Gonzalez-Akre, E., Meakem, V., Thompson, J. R. & Anderson-Teixeira, K. J. (2019). No significant increase in tree mortality following coring in a temperate hardwood forest. *Tree-Ring Research*, 75(1), 67–72. <https://doi.org/10.3959/1536-1098-75.1.67>

- Henry, M., Besnard, A., Asante, W. A., Eshun, J., Adu-Bredu, S., Valentini, R., Bernoux, M. & Saint-André, L. (2010). Wood density, phytomass variations within and among trees, and allometric equations in a tropical rainforest of Africa. *Forest Ecology and Management*, 260(8), 1375–1388. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.040>
- Henry, Matieu, Bombelli, A., Trotta, C., Alessandrini, A., Birigazzi, L., Sola, G., Vieilledent, G., Santenoise, P., Longuetaud, F., Valentini, R., Picard, N. & Saint-André, L. (2013). GlobAllomeTree: International platform for tree allometric equations to support volume, biomass and carbon assessment. *IForest*, 6(6), 326–330. <https://doi.org/10.3832/ifor0901-006>
- Hernández, R. E. (2007). Influence of accessory substances, wood density and interlocked grain on the compressive properties of hardwoods. *Wood Science and Technology*, 41(3), 249–265. <https://doi.org/10.1007/s00226-006-0114-5>
- Hietz, P., Rosner, S., Hietz-Seifert, U. & Wright, S. J. (2017). Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. *New Phytologist*, 213(1), 170–180. <https://doi.org/10.1111/nph.14123>
- Hietz, P., Valencia, R. & Joseph Wright, S. (2013). Strong radial variation in wood density follows a uniform pattern in two neotropical rain forests. *Functional Ecology*, 27(3), 684–692. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12085>
- Hillis, W. E. (1999). The formation of heartwood and its extractives. *En: J. T. Romeo (Ed.), Phytochemicals in human health protection, nutrition, and plant defense* (pp. 215–253). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4689-4_9
- Huynh, T., Lee, D. J., Applegate, G. & Lewis, T. (2021). Field methods for above and belowground biomass estimation in plantation forests. *MethodsX*, 8, Artículo 101192. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2020.101192>
- Iida, Y., Poorter, L., Sterck, F. J., Kassim, A. R., Kubo, T., Potts, M. D. & Kohyama, T. S. (2012). Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. *Functional Ecology*, 26(1), 274–282. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01921.x>
- Ivković, M. & Rozenberg, P. (2004). A method for describing and modelling of within-ring wood density distribution in clones of three coniferous species. *Annals of Forest Science*, 61(8), 759–769. <https://doi.org/10.1051/forest:2004072>
- Jagodziński, A. M., Dyderski, M. K., Gęsikiewicz, K. & Horodecki, P. (2020). Consequences of different sample drying temperatures for accuracy of biomass inventories in forest ecosystems. *Scientific Reports*, 10(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-73053-9>
- James, K. R., Moore, J. R., Slater, D. & Dahle, G. A. (2017). Tree biomechanics. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 12, 2–11. <https://doi.org/10.1079/PAVSNNR201712038>
- Jankowska, A. & Kozakiewicz, P. (2016). Determination of fibre saturation point of selected tropical wood species using different methods. *Drewno*, 59(197), 89–97. <https://doi.org/10.12841/wood.1644-3985.C07.12>

- Janssen, T., Hölttä, T., Fleischer, K., Naudts, K. & Dolman, H. (2020). Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant Cell and Environment*, 43(4), 965–980. <https://doi.org/10.1111/pce.13687>
- Jiang, P., Wang, H., Meinzer, F. C., Kou, L., Dai, X. & Fu, X. (2020). Linking reliance on deep soil water to resource economy strategies and abundance among coexisting understory shrub species in subtropical pine plantations. *New Phytologist*, 225(1), 222–233. <https://doi.org/10.1111/nph.16027>
- Jiang, Y., Zang, R., Lu, X., Huang, Y., Ding, Y., Liu, W., Long, W., Zhang, J. & Zhang, Z. (2015). Effects of soil and microclimatic conditions on the community-level plant functional traits across different tropical forest types. *Plant and Soil*, 390(1–2), 351–367. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2411-y>
- Jordan, L., Schimleck, L. R., Clark, A., Hall, D. B. & Daniels, R. F. (2007). Estimating optimum sampling size to determine weighted core specific gravity of planted loblolly pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(11), 2242–2249. <https://doi.org/10.1139/X07-085>
- Josza, L. (1988). *Increment core sampling techniques for high quality cores*. Forintek Canada Corp. https://home.cyf-kr.edu.pl/~rlbednar/increment_core_sampling.pdf
- Jupa, R., Plavcová, L., Gloser, V. & Jansen, S. (2016). Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiology*, 36(6), 756–769. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw020>
- Kaçamak, B., Barbier, N., Aubry-Kientz, M., Forni, E., Gourlet-Fleury, S., Guibal, D., Loumeto, J. J., Pollet, S., Rossi, V., Rowe, N., van Hoef, Y. & Réjou-Méchain, M. (2022). Linking drone and ground-based liana measurements in a congolese forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5(5), 10. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.803194>
- Kagawa, A. & Fujiwara, T. (2018). Smart increment borer: a portable device for automated sampling of tree-ring cores. *Journal of Wood Science*, 64(1), 52–58. <https://doi.org/10.1007/s10086-017-1668-6>
- Kahl, T., Wirth, C., Mund, M., Böhnisch, G. & Schulze, E. D. (2009). Using drill resistance to quantify the density in coarse woody debris of Norway spruce. *European Journal of Forest Research*, 128(5), 467–473. <https://doi.org/10.1007/s10342-009-0294-2>
- Kampe, A. & Magel, E. (2013). New insights into heartwood and heartwood formation. *En: J. Fromm (Ed.), Cellular aspects of wood formation: Plant cell monographs*, 20 (pp. 71-95). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-36491-4_3
- Kanawjia, A., Kumar, M. & Sheikh, M. A. (2013). Specific gravity of some woody species in the Srinagar Valley of the Garhwal Himalayas, India. *Forest Science and Practice*, 15(1), 85–88. <https://doi.org/10.1007/s11632-013-0109-x>
- Karlinasari, L., Fredisa, Y., Adzkie, U., Fauziyyah, S., Dwiyantri, F. G. & Siregar, I. Z. (2021). Use of a pin-penetration wood density meter to determine the density of 25 Indonesian species. *BioResources*, 16(2), 3032–3045. <https://doi.org/10.15376/biores.16.2.3032-3045>

- Kasal, B. (2004). Wood formation and properties | Mechanical properties of wood. *En: J. Burkey (Ed.), Encyclopedia of forest sciences* (pp. 1815-1828). Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00041-7>
- Kattge, J., Bönisch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Tautenhahn, S., ... Wirth, C. (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26(1), 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
- Keddy, P. A. (1992). A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, 6(6), Artículo 621. <https://doi.org/10.2307/2389954>
- Keith, C. T. (1969). Resin content of red pine wood and its effect on specific gravity determinations. *The Forestry Chronicle*, 45(5), 338–343. <https://doi.org/10.5558/tfc45338-5>
- Kelley, S. S., Rials, T. G., Groom, L. R. & So, C. L. (2004). Use of near infrared spectroscopy to predict the mechanical properties of six softwoods. *Holzforschung*, 58(3), 252–260. <https://doi.org/10.1515/HF.2004.039>
- Kellogg, R. M. & Wangaard, F. F. (1969). Variation in the cell-wall density of wood. *Wood and Fiber Science*, 1(3), 180-204. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/1352>
- Kiaei, M. & Moya, R. (2015). Physical properties and fiber dimension in stem, branch and root of alder wood. *Fresenius Environmental Bulletin*, 24(1B), 335–342.
<https://hdl.handle.net/2238/6944>
- Kim, Y. S., Funada, R. & Singh, A. P. (2016). *Secondary xylem biology: origins, functions, and applications*. Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2014-0-01292-0>
- Kimberley, M. O., Cown, D. J., McKinley, R. B., Moore, J. R. & Dowling, L. J. (2015). Modelling variation in wood density within and among trees in stands of New Zealand-grown radiata pine. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 45(1), 1–13.
<https://doi.org/10.1186/s40490-015-0053-8>
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S. & Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), 670–680. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01112.x>
- Knapic, S., Louzada, J. L. & Pereira, H. (2011). Variation in wood density components within and between *Quercus faginea* trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 41(6), 1212–1219.
<https://doi.org/10.1139/x11-038>
- Koch, L. & Fins, L. (2000). Genetic variation in wood specific gravity from progeny tests of ponderosa pine (*Pinus ponderosa* LAWS.) in northern Idaho and western Montana. *Silvae Genetica*, 49(4-5), 174-181.
https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/2000/Vol._49_Heft_4-5/49_4-5_174.pdf
- Kora, S. H., Guendehou, G. S., Goussanou, C. A., Assogbadjo, A. E. & Sinsin, B. (2019). Allometric equations from a non-destructive approach for biomass prediction in natural forest and plantation in West Africa. *Southern Forests*, 81(2), 111–122.
<https://doi.org/10.2989/20702620.2018.1512795>

- Kord, B. B., Kialashaki, A. & Kord, B. B. (2010). The within-tree variation in wood density and shrinkage, and their relationship in *Populus euramericana*. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 34(2), 121–126. <https://doi.org/10.3906/tar-0903-14>
- Krottenthaler, S., Pitsch, P., Helle, G., Locosselli, G. M., Ceccantini, G., Altman, J., Svoboda, M., Dolezal, J., Schleser, G. & Anhof, D. (2015). A power-driven increment borer for sampling high-density tropical wood. *Dendrochronologia*, 36, 40–44. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.08.005>
- Kusumoto, B., Enoki, T. & Kubota, Y. (2013). Determinant factors influencing the spatial distributions of subtropical lianas are correlated with components of functional trait spectra. *Ecological Research*, 28(1), 9–19. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0993-x>
- Kutchartt, E., Gayoso, J., Guerra, J., Pirotti, F., Castagneri, D., Anfodillo, T., Rojas, Y., Olson, M. E. & Zwanzig, M. (2022). Basic wood density and moisture content of 14 shrub species under two different site conditions in the Chilean Mediterranean shrubland. *Forest Systems*, 31(1), Artículo eSC01. <https://doi.org/10.5424/fs/2022311-18160>
- Kutscha, N. P. & Sachs, I. B. (1962). Color tests for differentiating heartwood and sapwood in certain softwood tree species (Forest Products Laboratory Publication No. 2246). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://permanent.fdlp.gov/gpo44516/fplr2246.pdf>
- Kuyah, S., Dietz, J., Muthuri, C., Noordwijk, M. van & Neufeldt, H. (2013). Allometry and partitioning of above- and below-ground biomass in farmed eucalyptus species dominant in Western Kenyan agricultural landscapes. *Biomass and Bioenergy*, 55, 276–284. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.02.011>
- Lachenbruch, B., Moore, J. R. & Evans, R. (2011). Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence. *En: F. Meinzer, B. Lachenbruch & T. Dawson (Eds.), Size- and age-related changes in tree structure and function* (pp. 121–164). Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_5
- Larjavaara, M. & Muller-Landau, H. C. (2010). Rethinking the value of high wood density. *Functional Ecology*, 24(4): 701–705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01698.x>
- Larjavaara, M. (2021). What would a tree say about its size? *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, Artículo 564302. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.564302>
- Lawton, R. O. (1984). Ecological constraints on wood density in a tropical montane rain forest. *American Journal of Botany*, 71(2), 261–267. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb12512.x>
- Leblon, B., Adedipe, O., Hans, G., Haddadi, A., Tsuchikawa, S., Burger, J., Stirling, R., Pirouz, Z., Groves, K., Nader, J. & LaRocque, A. (2013). A review of near-infrared spectroscopy for monitoring moisture content and density of solid wood. *Forestry Chronicle*, 89(5), 595–606. <https://doi.org/10.5558/tfc2013-111>
- Lee, C. H. (1986). A note on the effect of alcohol-benzene extractives on juvenile wood specific-gravity in red pine. *Wood and Fiber Science*, 18(3), 376–381. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/374>

- Lehnebach, R., Bossu, J., Va, S., Morel, H., Amusant, N., Nicolini, E. & Beauchêne, J. (2019). Wood density variations of legume trees in French Guiana along the shade tolerance continuum: Heartwood effects on radial patterns and gradients. *Forests*, *10*(2), 1–22. <https://doi.org/10.3390/f10020080>
- Liang, E., Balducci, L., Ren, P. & Rossi, S. (2016). Xylogenesis and moisture stress. *En: Y. S. Kim, R. Funada & A. P. Singh (Eds.), Secondary xylem biology: Origins, functions, and applications* (pp. 45–58). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-802185-9.00003-6>
- Liang, X., Ye, Q., Liu, H. & Brodribb, T. J. (2021). Wood density predicts mortality threshold for diverse trees. *New Phytologist*, *229*(6), 3053–3057. <https://doi.org/10.1111/nph.17117>
- Little, E. L., J. & Wadsworth, F. H. (1964). *Common trees of Puerto Rico and the Virgin Islands*. (Forest Service Publication Agriculture Handbook No. 249). US Department of Agriculture, Forest Service. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/22783#page/7/mode/1up>
- Longuetaud, F., Freyburger, C., Mothe, F., Constant, T. & Leban, J. M. (2009). Measuring wood density by means of x-ray computer tomography. *Annals of Forest Science*, *66*(8), 804. <https://doi.org/10.1051/forest/2009071>
- Longuetaud, F., Mothe, F., Santenoise, P., Diop, N., Dlouha, J., Fournier, M. & Deleuze, C. (2017). Patterns of within-stem variations in wood specific gravity and water content for five temperate tree species. *Annals of Forest Science*, *74*(3), Artículo 64. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0657-7>
- Longui, E. L., Galão, A. T. D., Rajput, K. S. & Melo, A. C. G. de. (2018). Anatomical investigation of root, stem and branch wood in 10-year-old *Inga laurina* in the context of anatomical adaptation to hydraulic and mechanical stresses. *Anales de Biología*, *40*, 31–39. <https://doi.org/10.6018/analesbio.40.04>
- Longui, E. L., Rajput, K. S., Carlos, A., Melo, G. De, De, L., Alves, A. & Do Nascimento, C. B. (2017). Root to branch wood anatomical variation and its influence on hydraulic conductivity in five Brazilian Cerrado species. *BOSQUE*, *38*(1), 183–193. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002017000100018>
- Luna-Nieves, A. L., González, E. J., Cortés-Flores, J., Ibarra-Manríquez, G., Maldonado-Romo, A. & Meave, J. A. (2022). Interplay of environmental cues and wood density in the vegetative and reproductive phenology of seasonally dry tropical forest trees. *Biotropica*, *54*(2), 500–514. <https://doi.org/10.1111/btp.13072>
- Lusk, C. H., Jimenez-Castillo, M., Aragón, R., Easdale, T. A., Poorter, L., Hinojosa, L. F. & Mason, N. W. H. (2016). Testing for functional convergence of temperate rainforest tree assemblages in Chile and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, *54*(2), 175–203. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1143019>
- MacFarlane, D. W. (2015). A generalized tree component biomass model derived from principles of variable allometry. *Forest Ecology and Management*, *354*, 43–55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.06.038>

- MacFarlane, D. W. (2020). Functional relationships between branch and stem wood density for temperate tree species in North America. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3, 63. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00063>
- MacLean, J. D. (1932). Moisture content, specific gravity and air space in wood. *Transactions of the American Society of Mechanical Engineers* 55, 55-61.
- Maeglin, R. R. (1979). *Increment cores: How to collect, handle, and use them* (General Technical Report GTR-FPL 25). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/9801>
- Mäkinen, H. (1999). Effect of stand density on radial growth of branches of Scots pine in southern and central Finland. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(8), 1216–1224. <https://doi.org/10.1139/x99-060>
- Mallen-Cooper, M. & Eldridge, D. J. (2016). Laboratory-based techniques for assessing the functional traits of biocrusts. *Plant and Soil*, 406(1–2), 131–143. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2870-9>
- Mantgem, P. J. Van & Stephenson, N. L. (2004). Does coring contribute to tree mortality? *Canadian Journal of Forest Research*, 34(11), 2394–2398. <https://doi.org/10.1139/x04-120>
- Markesteyn, L., Poorter, L., Bongers, F., Paz, H. & Sack, L. (2011). Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: Coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist*, 191(2), 480–495. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03708.x>
- Martínez, R. D., Balmori, J. A., Llana, D. F. & Bobadilla, I. (2020). Wood density determination by drilling chips extraction in ten softwood and hardwood species. *Forests*, 11(4), Artículo 383. <https://doi.org/10.3390/f11040383>
- Martínez-Cabrera, H. I., Jochen Schenk, H., Cevallos-Ferriz, S. R. S. & Jones, C. S. (2011). Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. *American Journal of Botany*, 98(5), 915–922. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000335>
- Martínez-Cabrera, H. I., Jones, C. S., Espino, S. & Jochen Schenk, H. (2009). Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany*, 96(8), 1388–1398. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800237>
- Martínez-Sancho, E., Slámová, L., Morganti, S., Grefen, C., Carvalho, B., Dauphin, B., Rellstab, C., ... & Fonti, P. (2020). The GenTree dendroecological collection, tree-ring and wood density data from seven tree species across Europe. *Scientific Data*, 7(1), 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41597-019-0340-y>
- Mcculloh, K. A., Johnson, D. M., Meinzer, F. C. & Woodruff, D. R. (2014). The dynamic pipeline: Hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species. *Plant, Cell and Environment*, 37(5), 1171–1183. <https://doi.org/10.1111/pce.12225>
- McCulloh, K. A., Johnson, D. M., Petitmermet, J., McNellis, B., Meinzer, F. C. & Lachenbruch, B. (2015). A comparison of hydraulic architecture in three similarly sized woody species differing in their maximum potential height. *Tree Physiology*, 35(7), 723–731. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv035>

- Meiado, M. V., Albuquerque, L. S. C. De, Rocha, E. A., Rojas-Aréchiga, M. & Leal, I. R. (2010). Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. *Plant Species Biology*, 25(2), 120–128. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2010.00274.x>
- Meiners, S. J., Pickett, S. T. A. & Cadenasso, M. L. (2015). Functional ecology of community dynamics. *En: An integrative approach to successional dynamics* (pp. 211–234). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511844218.015>
- Mensah, S., Veldtman, R., Toit, B. Du, Kakai, R. G. & Seifert, T. (2016). Aboveground biomass and carbon in a South African Mistbelt forest and the relationships with tree species diversity and forest structures. *Forests*, 7(4), Artículo 79. <https://doi.org/10.3390/f7040079>
- Micko, M. M., Wang, E. I. C., Taylor, F. W. & Yanchuk, A. D. (1982). Determination of wood specific gravity in standing white spruce using a Pilodyn tester. *The Forestry Chronicle*, 58(4), 178–180. <https://doi.org/10.5558/tfc58178-4>
- Mitchard, E. T. A., Feldpausch, T. R., Brien, R. J. W., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo, A., Baker, T. R., Lewis, S. L., ... & Phillips, O. L. (2014). Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography*, 23(8), 935–946. <https://doi.org/10.1111/geb.12168>
- Momo, S. T., Ploton, P., Martin-Ducup, O., Lehnebach, R., Fortunel, C., Sagang, L. B. T., Boyemba, F., ... & Barbier, N. (2020). Leveraging signatures of plant functional strategies in wood density profiles of african trees to correct mass estimations from terrestrial laser data. *Scientific Reports*, 10, Artículo 2001. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58733-w>
- Moore, J. R. & Cown, D. J. (2017). Corewood (juvenile wood) and its impact on wood utilisation. *Current Forestry Reports*, 3(2), 107-118. <https://doi.org/10.1007/s40725-017-0055-2>
- Mora, C. R., Allen, H. L., Daniels, R. F. & Clark, A. (2007). Modeling corewood-outerwood transition in loblolly pine using wood specific gravity. *Canadian Journal of Forest Research*, 37(6), 999–1011. <https://doi.org/10.1139/X06-250>
- Morales, J., Squeo, F. A., Tracol, Y., Armas, C. & Gutiérrez, J. R. (2015). Resource economics and coordination among above- and below-ground functional traits of three dominant shrubs from the Chilean coastal desert. *Journal of Plant Ecology*, 8(1), 70–78. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtu010>
- Moretti, M., Dias, A. T. C., Bello, F. de, Altermatt, F., Chown, S. L., Azcárate, F. M., Bell, J. R., Fournier, B., Hedde, M., Hortal, J., Ibanez, S., Öckinger, E., Sousa, J. P., Ellers, J. & Berg, M. P. (2017). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31(3), 558–567. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12776>
- Nam, V. T., Kuijk, M. Van & Anten, N. P. R. (2016). Allometric equations for aboveground and belowground biomass estimations in an evergreen forest in Vietnam. *PLoS ONE*, 11(6), Artículo 0156827. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156827>

- Neo, L., Chong, K. Y., Koh, C. Y., Tan, S. Y., Loh, J. W., Lim, R. C. J., Seah, W. W. & Tan, H. T. W. (2017). Short-term external effects of increment coring on some tropical trees. *Journal of Tropical Forest Science*, 29(4), 519–529. <https://doi.org/10.26525/jtfs2017.29.4.519529>
- Nicholls, J. W. P. & Roget, D. K. (1977). Tests on a field method for the determination of wood density. *Australian Forestry*, 40(2), 144–150. <https://doi.org/10.1080/00049158.1977.10674162>
- Niklas, K. J. & Spatz, H. C. (2010). Worldwide correlations of mechanical properties and green wood density. *American Journal of Botany*, 97(10), 1587–1594. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000150>
- Niklas, K. J. & Spatz, H. C. (2012). Mechanical properties of wood disproportionately increase with increasing density. *American Journal of Botany*, 99(1), 169–170. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100567>
- Niklas, K. J., Molina-Freaner, F. & Tinoco-Ojanguren, C. (1999). Biomechanics of the columnar cactus *Pachycereus pringlei*. *American Journal of Botany*, 86(6), 767–775. <https://doi.org/10.2307/2656697>
- Nock, C. A., Geihofer, D., Grabner, M., Baker, P. J., Bunyavejchewin, S. & Hietz, P. (2009). Wood density and its radial variation in six canopy tree species differing in shade-tolerance in western Thailand. *Annals of Botany*, 104(2), 297–306. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp118>
- Nogueira, E. M., Nelson, B. W. & Fearnside, P. M. (2005). Wood density in dense forest in central Amazonia, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 208(1–3), 261–286. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.12.007>
- Nuopponen, M. H., Birch, G. M., Sykes, R. J., Lee, S. J. & Stewart, D. (2006). Estimation of wood density and chemical composition by means of diffuse reflectance mid-infrared fourier transform (DRIFT-MIR) spectroscopy. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 54(1), 34–40. <https://doi.org/10.1021/jf051066m>
- Ogle, K., Pathikonda, S., Sartor, K., Lichstein, J. W., Osnas, J. L. D. & Pacala, S. W. (2014). A model-based meta-analysis for estimating species-specific wood density and identifying potential sources of variation. *Journal of Ecology*, 102(1), 194–208. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12178>
- Olale, K., Yenesew, A., Jamnadass, R., Sila, A. & Shepherd, K. (2019). A simple field based method for rapid wood density estimation for selected tree species in Western Kenya. *Scientific African*, 5, Artículo e00149. <https://doi.org/10.1016/j.sciaf.2019.e00149>
- Olson, J. R., Liu, C. J., Tian, Y. & Qingbiao, S. (1988). Theoretical wood densitometry. II: Optimal x-ray energy for wood density measurement. *Wood and Fiber Science*, 20(2), 187–196. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/1328>
- Oltean, L., Teischinger, A. & Hansmann, C. (2007). Influence of temperature on cracking and mechanical properties of wood during wood drying – A review. *BioResources*, 2(4), 789–811. https://bioresources.cnr.ncsu.edu/BioRes_02/BioRes_02_4_789_811_Oltean_TH_Cracking_Wood_Drying_Review.pdf

- Ona, T., Sonoda, T., Ito, K., Shibata, M., Kato, T. & Ootake, Y. (1998). Determination of wood basic density by fourier transform raman spectroscopy. *Journal of Wood Chemistry and Technology*, 18(3), 367–379. <https://doi.org/10.1080/02773819809349586>
- Osazuwa-Peters, O. L., Wright, S. J. & Zanne, A. E. (2014). Radial variation in wood specific gravity of tropical tree species differing in growth-mortality strategies. *American Journal of Botany*, 101(5), 803–811. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400040>
- Osazuwa-Peters, O. L., Wright, S. J. & Zanne, A. E. (2017). Linking wood traits to vital rates in tropical rainforest trees: Insights from comparing sapling and adult wood. *American Journal of Botany*, 104(10), 1464–1473. <https://doi.org/10.3732/ajb.1700242>
- Osunkoya, O. O., Sheng, T. K., Mahmud, N. & Damit, N. (2007). Variation in wood density, wood water content, stem growth and mortality among twenty-seven tree species in a tropical rainforest on Borneo Island. *Austral Ecology*, 32, 191–201. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01678.x>
- Padilha, D. L. & Marco Júnior, P. De. (2018). A gap in the woods: Wood density knowledge as impediment to develop sustainable use in Atlantic Forest. *Forest Ecology and Management*, 424, 448–457. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.012>
- Pádua, F. A. de, Tomeleri, J. O. P., Franco, M. P., Silva, J. R. M. da & Trugilho, P. F. (2019). Recommendation of non-destructive sampling method for density estimation of the *Eucalyptus* wood. *Maderas: Ciencia y Tecnologia*, 21(4), 565–572. <https://doi.org/10.4067/S0718-221X2019005000412>
- Páscoa, K. J. V. da, Gomide, L. R., Tng, D. Y. P., Scolforo, J. R. S., Filho, A. C. F. & Mello, J. M. de. (2020). How many trees and samples are adequate for estimating wood-specific gravity across different tropical forests? *Trees - Structure and Function*, 34(6), 1383–1395. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02007-5>
- Paul, B. (1939). Variation in the specific gravity of the springwood and summerwood of four species of southern pines. *Journal of Forestry*, 37(6), 478–482. <https://doi.org/10.1093/jof/37.6.478>
- Paul, K. I., Roxburgh, S. H., Chave, J., England, J. R., Zerihun, A., Specht, A., Lewis, T., ... & Sinclair, J. (2016). Testing the generality of above-ground biomass allometry across plant functional types at the continent scale. *Global Change Biology*, 22(6), 2106–2124. <https://doi.org/10.1111/gcb.13201>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. https://doi.org/10.1071/BT12225_CO
- Petráš, R., Mecko, J., Krupová, D. & Pažitný, A. (2021). Aboveground biomass density of hardwood tree species. *Wood Research*, 65(6), 1001–1011. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00044-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00044-3)

- Phillips, O. L., Sullivan, M. J. P., Baker, T. R., Monteagudo Mendoza, A., Vargas, P. N. & Vásquez, R. (2019). Species matter: Wood density influences tropical forest biomass at multiple scales. *Surveys in Geophysics*, 40(4), 913–935. <https://doi.org/10.1007/s10712-019-09540-0>
- Phipps, R. L. (1985). *Collecting, preparing, crossdating, and measuring tree increment cores*. (US Geological Survey Water Resources Investigations Report 85-4148). US Department of the Interior, US Geological Survey. <https://doi.org/10.3133/wri854148>
- Picard, N., Saint-André, L. & Henry, M. (2012). *Manual for building tree volume and biomass allometric equations: From field measurement to prediction*. Food and Agricultural Organization of the United Nations; Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement. <https://www.fao.org/3/i3058e/i3058e.pdf>
- Pilegaard, C. (2000). *Application of the Pilodyn in forest tree improvement* (Technical Note No. 55). Danida Forest Seed Centre. https://curis.ku.dk/ws/files/20711267/technical_note_55.pdf
- Planck, N. R. Ver & MacFarlane, D. W. (2015). A vertically integrated whole-tree biomass model. *Trees - Structure and Function*, 29(2), 449–460. <https://doi.org/10.1007/s00468-014-1123-x>
- Plomion, C., Leprovost, G. & Stokes, A. (2001). Wood formation in trees. *Plant Physiology*, 17(4), 1513-1523. <https://doi.org/10.1104/pp.010816>
- Plourde, B. T., Boukili, V. K. & Chazdon, R. L. (2015). Radial changes in wood specific gravity of tropical trees: Inter- and intraspecific variation during secondary succession. *Functional Ecology*, 29(1), 111–120. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12305>
- Pompa-García, M., Hevia, A. & Camarero, J. J. (2021). Minimum and maximum wood density as proxies of water availability in two Mexican pine species coexisting in a seasonally dry area. *Trees - Structure and Function*, 35(2), 597–607. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02062-y>
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z. & Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481–492. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Preece, N. D., Lawes, M. J., Rossman, A. K., Curran, T. J. & Oosterzee, P. van. (2015). Modelling the growth of young rainforest trees for biomass estimates and carbon sequestration accounting. *Forest Ecology and Management*, 351, 57–66. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.003>
- Pressler, M.R. (1866) Der forstliche Zuwachsbohrer. *En: Tharander jahrbuch* (pp. 137–209). Arnoldische Buchhandlung.
- Quintilhan, M. T., Santini, L., Ortega Rodriguez, D. R., Guillemot, J., Cesilio, G. H. M., Chambi-Legoas, R., Nouvellon, Y. & Tomazello-Filho, M. (2021). Growth-ring boundaries of tropical tree species: Aiding delimitation by long histological sections and wood density profiles. *Dendrochronologia*, 69, Artículo 125878. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2021.125878>

- Randriamalala, J. R., Radosy, H. O., Ramanakoto, M., Razafindrahanta, H., Ravoninjatovo, J. M., Haingomanantsoa, R. S. & Ramanantoandro, T. (2022). Allometric models to predict the individual aboveground biomass of shrubs of Malagasy xerophytic thickets. *Journal of Arid Environments*, 202, Artículo 104751. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104751>
- Rathgeber, C. B. K., Pérez-de-Lis, G., Fernández-de-Uña, L., Fonti, P., Rossi, S., Treydte, K., Gessler, A., Deslauriers, A., Fonti, M. V. & Ponton, S. (2022). Anatomical, developmental and physiological bases of tree-ring formation in relation to environmental factors. *En: R. Siegwolf, J. Renée, J. Roden & M. Saurer (Eds.), Stable isotopes in tree rings* (pp. 61-99). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-92698-4_3
- Raymond, C. (2006). Density assessment of radiata pine: Sampling strategy revisited. *Holzforschung*, 60(5), 580–582. <https://doi.org/10.1515/HF.2006.096>
- Raymond, C. A. & Muneri, A. (2001). Nondestructive sampling of Eucalyptus globulus and E. nitens for wood properties. I. Basic density. *Wood Science and Technology*, 35(1–2), 27–39. <https://doi.org/10.1007/s002260000078>
- Reeb, J. E. (1995). *Wood and moisture relationships*. Oregon State University. <https://ir.library.oregonstate.edu/downloads/td96k297v>
- Repola, J. (2006). Models for vertical wood density of Scots pine, Norway spruce and birch stems, and their application to determine average wood density. *Silva Fennica*, 40(4), 673–685. <https://doi.org/10.14214/sf.322>
- Reukema, D. L. (1959). Missing annual rings in branches of young-growth Douglas-fir. *Ecology*, 40(3), 480–482. <https://doi.org/10.2307/1929767>
- Reyes-García, C., Andrade, J. L., Simá, J. L., Us-Santamaría, R. & Jackson, P. C. (2012). Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees - Structure and Function*, 26(4), 1317–1330. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0708-5>
- Reyes-Rivera, J., Canché-Escamilla, G., Soto-Hernández, M. & Terrazas, T. (2015). Wood chemical composition in species of Cactaceae the relationship between lignification and stem morphology. *PLoS ONE*, 10(4), Artículo e0123919. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123919>
- Reynolds, E. R. C. (1983). The development of root systems analysed by growth rings. *Plant and Soil*, 71(1–3), 167–170. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6833-2_17
- Ribeiro, M. D. D. S. B., Rodrigues, S. A. & Ballarin, A. W. (2020). Multivariate association of wood basic density with site and plantation variables in Eucalyptus spp. *Canadian Journal of Forest Research*, 50(2), 193–202. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0220>
- Rodríguez-Alarcón, S. J., Pinzón-Pérez, L., Cruz, J. L. & Amaya, D. C. (2020). Functional traits of woody plants at green spaces in Bogotá, Colombia. *Biota Colombiana*, 21(2), 108–133. <https://doi.org/10.21068/00632020.v21n02a08>

- Roeder, M., Liu, J. J., Pasion, B., Yasuda, M., Slik, J. W. F. & Tomlinson, K. W. (2019). Wood density, growth and mortality relationships of lianas on environmental gradients in fragmented forests of montane landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 30(6), 1143–1152. <https://doi.org/10.1111/jvs.12809>
- Roffael, E. (2016). Significance of wood extractives for wood bonding. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(4), 1589–1596. <https://doi.org/10.1007/s00253-015-7207-8>
- Romero, E., Dávalos-Sotelo, R., Meave, J. A. & Terrazas, T. (2020). Wood density, deposits and mineral inclusions of successional tropical dry forest species. *European Journal of Forest Research*, 139(3), 369–381. <https://doi.org/10.1007/s10342-019-01236-9>
- Rosner, S. (2017). Wood density as a proxy for vulnerability to cavitation: Size matters. *Journal of Plant Hydraulics*, 4, Artículo e001. <https://doi.org/10.20870/jph.2017.e001>
- Rosner, S., Nöbauer, S. & Voggeneder, K. (2021). Ready for screening: Fast assessable hydraulic and anatomical proxies for vulnerability to cavitation of young conifer sapwood. *Forests*, 12(8), Artículo 1104. <https://doi.org/10.3390/f12081104>
- Rowe, J. W. & Conner, A. H. (1979). *Extractives in eastern hardwoods - A review*. (General Technical Report GTR-FPL-18). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/9809>
- Rowe, J. W. (1989). *Natural products of woody plants - chemicals extraneous to the lignocellulosic cell wall* (Vols.1-2). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-74075-6>
- Ruelle, J. (2014). Morphology, anatomy and ultrastructure of reaction wood. *En: B. Gardiner, J. Barnett, Saranpää & J. Gril (Eds.), The biology of reaction wood* (pp. 13–35). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-10814-3_2
- Ruelle, J., Beauchene, J., Thibaut, A. & Thibaut, B. (2007). Comparison of physical and mechanical properties of tension and opposite wood from ten tropical rainforest trees from different species. *Annals of Forest Science*, 64(5), 503–510. <https://doi.org/10.1051/forest:2007027>
- Russo, S. E., Jenkins, K. L., Wiser, S. K., Uriarte, M., Duncan, R. P. & Coomes, D. A. (2010). Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand. *Functional Ecology*, 24(2), 253–262. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01670.x>
- Sagang, L. B. T., Momo, S. T., Libalah, M. B., Rossi, V., Fonton, N., Mofack, G. I., Kamdem, N. G., Nghetsop, V. F., Sonké, B., Pierre, P. & Barbier, N. (2018). Using volume-weighted average wood specific gravity of trees reduces bias in aboveground biomass predictions from forest volume data. *Forest Ecology and Management*, 424, 519–528. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.054>
- Sampaio, E. V. S. B. & Silva, G. C. (2005). Biomass equations for Brazilian semiarid caatinga plants. *Acta Botanica Brasílica*, 19(4), 935–943. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.054>
- Sande, M. T. van der, Poorter, L., Schnitzer, S. A. & Markesteijn, L. (2013). Are lianas more drought-tolerant than trees? A test for the role of hydraulic architecture and other stem and leaf traits. *Oecologia*, 172(4), 961–972. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2563-x>

- Santini, N. S., Cleverly, J., Faux, R., McBean, K., Nolan, R. & Eamus, D. (2018). Root xylem characteristics and hydraulic strategies of species co-occurring in semi-arid Australia. *IAWA Journal*, 39(1), 43–62. <http://hdl.handle.net/10453/120455>
- Sarmiento, C., Patiño, S., Timothy Paine, C. E., Beauchêne, J., Thibaut, A. & Baraloto, C. (2011). Within-individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. *American Journal of Botany*, 98(1), 140–149. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000034>
- Schachtschneider, K. & Reinecke, K. (2014). Riparian trees as common denominators across the river flow spectrum: Are ecophysiological methods useful tools in environmental flow assessments? *Water SA*, 40(2), 287–295. <https://doi.org/10.4314/wsa.v40i2.11>
- Schimleck, L., Dahlen, J., Apiolaza, L. A., Downes, G., Emms, G., Evans, R., Moore, J., Pâques, Van den Blucke, J. & Wang, X. (2019). Non-destructive evaluation techniques and what they tell us about wood property variation. *Forests*, 10(9), Artículo 728. <https://doi.org/10.3390/f10090728>
- Schneider, F. D., Fichtmueller, D., Gossner, M. M., Güntsch, A., Jochum, M., König-Ries, B., Le Provost, G., Manning, P., Ostrowski, A., Penone, C. & Simons, N. K. (2019). Towards an ecological trait-data standard. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(12), 2006–2019. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13288>
- Schuldt, B., Leuschner, C., Brock, N. & Horna, V. (2013). Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees. *Tree Physiology*, 33(2), 161–174. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps122>
- Senalik, C. A. & Farber, B. (2021). Mechanical properties of wood. En FPL (Ed.), *Wood handbook — wood as an engineering material* (pp. 5.1-5.46). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/62244>
- Sergent, A. S., Segura, V., Charpentier, J. P., Dalla-Salda, G., Fernández, M. E., Rozenberg, P. & Martínez-Meier, A. (2020). Assessment of resistance to xylem cavitation in cordilleran cypress using near-infrared spectroscopy. *Forest Ecology and Management*, 462, Artículo 117943. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.117943>
- Sette, C. R., Oliveira, I. R. de, Filho, M. T., Yamaji, F. M. & Laclau, J. P. (2012). Efeito da idade e posição de amostragem na densidade e características anatômicas da madeira de *Eucalyptus grandis*. *Revista Arvore*, 36(6), 1183–1190. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622012000600019>
- Shmulsky, R. & Jones, P. D. (2019). Juvenile wood, reaction wood and wood of branches. *En: Forest products and wood science: An introduction* (7ma. ed., pp. 107-139). <https://doi.org/10.1002/9780470960035.ch6>
- Silva, J. P. M., Moura Fernandes, M. R. de, Gonçalves, A. F. A., e Lopes, I. L., Silva, G. F. da & Cabacinha, C. D. (2019). Estimation of the basic wood density of native species using mixed linear models. *Floresta e Ambiente*, 26(1), Artículo 20180387. <https://doi.org/10.1590/2179-8087.038718>

- Silva, M. dos S., Funch, L. S. & da Silva, L. B. (2019). The growth ring concept: seeking a broader and unambiguous approach covering tropical species. *Biological Reviews*, 94(3), 1161–1178. <https://doi.org/10.1111/brv.12495>
- Simpson, W. T. (1993). *Specific gravity, moisture content, and density relationship for wood* (General Technical Report FPL-GTR-76). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://doi.org/10.2737/FPL-GTR-76>
- Singleton, R., DeBell, D. S. & Gartner, B. L. (2003). Effect of extraction on wood density of western hemlock (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.). *Wood and Fiber Science*, 35(3), 363–369. <https://ir.library.oregonstate.edu/concern/articles/x920fx270>
- Skaar, C. (1988). *Wood-water relations*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-73683-4>
- Slik, J. W. F. (2006). Estimating species-specific wood density from the genus average in Indonesian trees. *Journal of Tropical Ecology*, 22(4), 481–482. <https://doi.org/10.1017/S0266467406003324>
- Smith, D. M. (1954). *Maximum moisture content method for determining the specific gravity of small wood samples* (FPL Report No. 2014). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://ir.library.oregonstate.edu/concern/defaults/h989r699w>
- Spicer, R. & Gartner, B. L. (1998). Hydraulic properties of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) branches and branch halves with reference to compression wood. *Tree Physiology*, 18(11), 777–784. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.11.777>
- Ståhl, E. G. (1998). Changes in wood and stem properties of *Pinus sylvestris* caused by provenance transfer. *Silva Fennica*, 32(2), 163–172. <https://doi.org/10.14214/sf.693>
- Stamm, A. J. (1938). Calculations of the void volume in wood. *Industrial and Engineering Chemistry*, 30(11), 1280–1281. <https://doi.org/10.1021/ie50347a017>
- Suansa, N. I. & Al-Mefarrej, H. A. (2020). Branch wood properties and potential utilization of this variable resource. *BioResources*, 15(1), 479–491.
- Swenson, N. G. & Enquist, B. J. (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451–459. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.451>
- Swenson, N. G. & Enquist, B. J. (2008). The relationship between stem and branch wood specific gravity and the ability of each measure to predict leaf area. *American Journal of Botany*, 95(4), 516–519. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.4.516>
- Swenson, N. G. & Zambrano, J. (2017). Why wood density varies across communities. *Journal of Vegetation Science*, 28(1), 4–6. <https://doi.org/10.1111/jvs.12510>
- Taras, M. A. & Wahlgren, H. E. (1963). *A comparison of increment core sampling methods for estimating tree specific gravity* (Research Paper SE-7). US Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station. <https://www.srs.fs.usda.gov/pubs/3229/>
- Taylor, A. M., Gartner, B. L. & Morrell, J. J. (2002). Heartwood formation and natural durability — a review. *Wood and Fiber Science*, 34(4), 1–25. <https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/539>

- Tene, A., Tobin, B., Dyckmans, J., Ray, D., Black, K. & Nieuwenhuis, M. (2011). Assessment of tree response to drought: Validation of a methodology to identify and test proxies for monitoring past environmental changes in trees. *Tree Physiology*, *31*(3), 309–322. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq114>
- Terrasse, F., Brancheriau, L., Marchal, R., Boutahar, N., Lotte, S., Guibal, D., Pignolet, L. & Candelier, K. (2021). Density, extractives and decay resistance variabilities within branch wood from four agroforestry hardwood species. *IForest*, *14*(3), 212–220. <https://doi.org/10.3832/ifor3693-014>
- Thybring, E. E., Kymäläinen, M. & Rautkari, L. (2018). Experimental techniques for characterising water in wood covering the range from dry to fully water-saturated. *Wood Science and Technology*, *52*(2), 297–239. <https://doi.org/10.1007/s00226-017-0977-7>
- Timmell, T. (1986). *Compression wood in Gymnosperms*. Springer.
- Todoroki, C. L., Lowell, E. C. & Filipescu, C. N. (2021). Wood density estimates of standing trees by micro-drilling and other non-destructive measures. *New Zealand Journal of Forestry Science*, *51*, Artículo 6. <https://doi.org/10.33494/nzjfs512021x74x>
- Tomczak, K., Tomczak, A. & Jelonek, T. (2022). Measuring radial variation in basic density of pendulate oak : comparing measuring radial variation in basic density of pendulate oak: comparing increment core samples with the IML power drill. *Forests*, *13*(4), Artículo 589. <https://doi.org/10.3390/f13040589>
- Tsai, C. C., Hung, L. F., Chien, C. Te, Chen, S. J., Huang, Y. S. & Kuo-Huang, L. L. (2012). Biomechanical features of eccentric cambial growth and reaction wood formation in broadleaf tree branches. *Trees - Structure and Function*, *26*(5), 1585–1595. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0733-4>
- Tsen, E. W. J., Sitzia, T. & Webber, B. L. (2016). To core, or not to core: the impact of coring on tree health and a best-practice framework for collecting dendrochronological information from living trees. *Biological Reviews*, *91*(4), 899–924. <https://doi.org/10.1111/brv.12200>
- Turnbull, J. M. (1948). Some factors affecting wood density in pine stems. *Journal of the South African Forestry Association*, *16*(1), 22–43. <https://doi.org/10.1080/03759873.1948.9630618>
- Ubuy, M. H., Eid, T., Bollandsås, O. M. & Birhane, E. (2018). Aboveground biomass models for trees and shrubs of exclosures in the drylands of Tigray, northern Ethiopia. *Journal of Arid Environments*, *156*, 9–18. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.05.007>
- Ugulino, B., Cáceres, C. B., Hernández, R. E. & Blais, C. (2020). Influence of temperature and moisture content on bark/wood shear strength of black spruce and balsam fir logs. *Wood Science and Technology*, *54*(4), 963–979. <https://doi.org/10.1007/s00226-020-01198-x>
- Ugyen Wangchuck Institute for Conservation and Environmental Research (UWICER). (2017). *Dendrochronological Manual*. UWICER Press. http://www.uwice.gov.bt/admin_uwice/publications/publication_files/Books-Manuals/2017/Dendro%20manual.pdf

- Ukrainetz, N. K. & O'Neill, G. A. (2010). An analysis of sensitivities contributing measurement error to resistograph values. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(4), 806–811. <https://doi.org/10.1139/X10-019>
- Usta, I. (2003). Comparative study of wood density by specific amount of void volume (porosity). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 27(1), 1–6. <https://journals.tubitak.gov.tr/agriculture/vol27/iss1/1>
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., Grego-Valencia, D. & Arias, S. (2017). Growth form and wood evolution in the tribe Cactaceae (Cactaceae). *Willdenowia*, 47(1), 49–67. <https://doi.org/10.3372/wi.47.47106>
- Via, B. K., So, C. L., Shupe, T. F., Stine, M. & Groom, L. H. (2005). Ability of near infrared spectroscopy to monitor air-dry density distribution and variation of wood. *Wood and Fiber Science*, 37(3), 394–402. <https://doi.org/10.3372/wi.47.47106>
- Viana, L. C., Trugilho, P. F., Hein, P. R. G., Lima, J. T. & da Silva, J. R. M. (2009). Predicting the morphological characteristics and basic density of *Eucalyptus* wood using the NIRS technique. *Cerne*, 15(4), 421–429. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=74413024006>
- Vieilledent, G., Fischer, F. J., Chave, J., Guibal, D., Langbour, P. & Gérard, J. (2018). New formula and conversion factor to compute basic wood density of tree species using a global wood technology database. *American Journal of Botany*, 105(10), 1653–1661. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1175>
- Viherä-Aarnio, A. & Velling, P. (2017). Growth, wood density and bark thickness of silver birch originating from the baltic countries and Finland in two finnish provenance trials. *Silva Fennica*, 51(4), Artículo 7731. <https://doi.org/10.14214/sf.7731>
- Villagra, M., Trentini, C. P., Francescantonio, D. di, Eleuterio, A. A., Foletto, F., Montti, L. F. & Campanello, P. I. (2021). Disturbance as a driver of trait assembly in liana communities in a semi-deciduous Atlantic Forest. *Plant Ecology*, 222(7), 773–790. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01142-4>
- Villegas, M. S. & Marlats, R. (2005). Altura de extracción de la muestra para evaluación de densidad básica y blanca en madera de *Salix* sp. *Bosque (Valdivia)*, 26(3), 121–132. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002005000300014>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Visser, M. D., Bruijning, M., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Jongejans, E., Comita, L. S. & Kroon, H. de. (2016). Functional traits as predictors of vital rates across the life cycle of tropical trees. *Functional Ecology*, 30(2), 168–180. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12621>
- Vonnet, G., Perrin, J. R. & Ferrand, J.-C. (1985). Réflexions sur la densité du bois. 3e partie: Mesures sur les radiographies à l'aide d'un analyseur d'images. *Holzforschung*, 39, 273–279. <https://doi.org/10.1515/hfsg.1982.36.4.191>

- Walker, N. K. & Dodd, R. S. (1988). Calculation of wood density variation from X-ray densitometer data. *Wood and fiber science*, 20(1), 35–43.
<https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/2075>
- Wang, D., Chen, Y., Li, W., Li, Q., Lu, M., Zhou, G. & Chai, G. (2021). Vascular cambium: The source of wood formation. *Frontiers in Plant Science*, 12, Artículo 700928.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.700928>
- Wang, Q., Liu, X., Yang, S., Jiang, M. & Cao, J. (2019). Non-destructive detection of density and moisture content of heartwood and sapwood based on x-ray computed tomography (X-CT) technology. *European Journal of Wood and Wood Products*, 77(6), 1053–1062.
<https://doi.org/10.1007/s00107-019-01459-y>
- Wang, T., Aitken, S. N., Rozenberg, P. & Carlson, M. R. (1999). Selection for height growth and Pilodyn pin penetration in lodgepole pine: effects on growth traits, wood properties, and their relationships. *Canadian Journal of Forest Research*, 29(4), 434–445.
<https://doi.org/10.1139/x99-012>
- Wassenberg, M., Chiu, H. S., Guo, W. & Spiecker, H. (2015). Analysis of wood density profiles of tree stems: incorporating vertical variations to optimize wood sampling strategies for density and biomass estimations. *Trees - Structure and Function*, 29(2), 551–561.
<https://doi.org/10.1007/s00468-014-1134-7>
- Wiedenhoft, A. C. & Eberhardt, T. L. (2021). Structure and function of wood. *En: Forest Products Laboratory (Ed.), Wood handbook — wood as an engineering material* (pp. 4.1-4.22). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory.
<https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/62242>
- Wielinga, B., Raymond, C. A., James, R. & Matheson, A. C. (2009). Effect of green density values on *Pinus radiata* stiffness estimation using a stress-wave technique. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 39(1), 71–79. <http://hdl.handle.net/1885/23529>
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (1988). Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood and Fiber Science*, 20(3), 344–349.
<https://wfs.swst.org/index.php/wfs/article/view/1938>
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (1989a). Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. *Forest Science*, 35(1), 197-210.
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (1989b). Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. *American Journal of Botany*, 76(6), 924.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1989.tb15070.x>
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (2002). Geographic variation in wood specific gravity: Effects of latitude, temperature, and precipitation. *Wood and Fiber Science*, 34(1), 96–107.
<https://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/15173>
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (2012a). *Density and specific gravity metrics in biomass research* (General Technical Report FPL-GTR-208). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://doi.org/10.2737/FPL-GTR-208>

- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (2012b). Testing a novel method to approximate wood specific gravity of trees. *Forest Science*, 58(6), 577–591. <https://doi.org/10.5849/forsci.10-049>
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (2013). Biomass determination using wood specific gravity from increment cores (General Technical Report FPL-GTR-225). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://doi.org/10.2737/FPL-GTR-225>
- Wiemann, M. C. & Williamson, G. B. (2014). *Wood specific gravity variation with height and its implications for biomass estimation* (Research Paper FPL-RP-677). US Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. <https://doi.org/10.2737/FPL-RP-677>
- Wilkes, J. (1984). The influence of rate of growth on the density and heartwood extractives content of eucalypt species. *Wood Science and Technology*, 18(2), 113–120. <https://doi.org/10.1007/BF00350470>
- William, S. & Hughes, S. (2005). Archimedes revisited: a faster, better, cheaper method of accurately measuring the volume of small objects. *Physics Education*, 40(5), 468-474. <http://iopscience.iop.org/0031-9120/40/5/008>
- Williamson, G. B. & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity...correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 519–524. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900243>
- Williamson, G. B. & Wiemann, M. C. (2011). Age versus size determination of radial variation in wood specific gravity: Lessons from eccentrics. *Trees - Structure and Function*, 25(4), 585–591. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0535-5>
- Williamson, G. B., Wiemann, M. C. & Geaghan, J. P. (2012). Radial wood allocation in *Schizolobium parahyba*. *American Journal of Botany*, 99(6), 1010–1019. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100516>
- Wimmer, R. & Johansson, M. (2014). Effects of reaction wood on the performance of wood and wood-based products. *En: B. Gardiner, J. Barnett, P. Saranpää & J. Gril (Eds.), The biology of reaction wood* (pp. 225–248). https://doi.org/10.1007/978-3-642-10814-3_8
- Woodcock, D. & Shier, A. (2002). Wood specific gravity and its radial variations: The many ways to make a tree. *Trees - Structure and Function*, 16(6), 437–443. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0173-7>
- Worbes, M., Blanchart, S. & Fichtler, E. (2013). Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica - A multifactorial study. *Tree Physiology*, 33(5), 527–536. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt028>
- Wunder, J., Manusch, C., Queloz, V., Brang, P., Ringwald, V. & Bugmann, H. (2013). Does increment coring enhance tree decay? New insights from tomography assessments. *Canadian Journal of Forest Research*, 43(8), 711–718. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2012-0450>
- Xiao, Y., Song, Y., Wu, F. C., Zhang, S. Bin & Zhang, J. L. (2021). Divergence of stem biomechanics and hydraulics between *Bauhinia* lianas and trees. *AoB PLANTS*, 13(3), Artículo plab016. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab016>

- Xie, Y., Hill, C. A. S., Sun, D. Y., Jalaludin, Z. & Wang, Q. (2012). Effects of extractives on the dynamic water swelling behaviour and fungal resistance of Malaysian hardwood. *Journal of Tropical Forest Science*, 24(2), 231–240. <https://jtfs.frim.gov.my/jtfs/article/view/522>
- Xu, J., Lu, J., Bao, F., Evans, R. & Downes, G. M. (2013). Climate response of cell characteristics in tree rings of *Picea crassifolia*. *Holzforschung*, 67(2), 217–225. <https://doi.org/10.1515/hf-2011-0144>
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C. & Chave, J. (2009). *Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum* [Base de datos]. DRYAD. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zanne, A. E., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., Arnold, S. E. J. & Coomes, D. A. (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97(2), 207–215. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900178>
- Zhang, Y. B., Yang, D., Zhang, K. Y., Bai, X. L., Wang, Y. S. D., Wu, H. D., Ding, L. Z., Zhang, Y. J. & Zhang, J. L. (2022). Higher water and nutrient use efficiencies in savanna than in rainforest lianas result in no difference in photosynthesis. *Tree physiology*, 42(1), 145–159. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab099>
- Zhao, X., Guo, P., Zhang, Z., Wang, X., Peng, H. & Wang, M. (2018). Wood density and fiber dimensions of root, stem, and branch wood of *Populus ussuriensis* Kom. trees. *BioResources*, 13(3), 7026–7036. <https://doi.org/10.15376/biores.13.3.7026-7036>
- Zhao, X., Guo, P., Zhang, Z., Yang, Y. & Zhao, P. (2020). Wood density, anatomical characteristics, and chemical components of *Alnus sibirica* used for industrial applications. *Forest Products Journal*, 70(3), 356–363. <https://doi.org/10.13073/FPJ-D-20-00006>
- Zhu, S. D. & Cao, K. F. (2009). Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in Southwestern China. *Plant Ecology*, 204(2), 295–304. <https://doi.org/10.1007/s11258-009-9592-5>
- Zhu, S. D., Chen, Y. J., Fu, P. L. & Cao, K. F. (2017). Different hydraulic traits of woody plants from tropical forests with contrasting soil water availability. *Tree Physiology*, 37(11), 1469–1477. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx094>
- Ziemińska, K., Butler, D. W., Gleason, S. M., Wright, I. J. & Westoby, M. (2013). Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *AoB PLANTS*, 5, 1–14. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046>
- Ziemińska, K., Rosa, E., Gleason, S. M. & Holbrook, N. M. (2020). Wood day capacitance is related to water content, wood density, and anatomy across 30 temperate tree species. *Plant Cell and Environment*, 43(12), 3048–3067. <https://doi.org/10.1111/pce.13891>
- Ziemińska, K., Westoby, M. & Wright, I. J. (2015). Broad anatomical variation within a narrow wood density range - A study of twig wood across 69 Australian angiosperms. *PLoS ONE*, 10(4), Artículo e0124892. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124892>

Zobel, B. J. & Jett, J. B. (1995). The Importance of wood density (specific gravity) and Its Component Parts. *En: B. J., Zobel & J. B. Jett (Eds.), Genetics of wood production* (pp. 78–97). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79514-5_4