



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

La alometría de la actividad metabólica en los árboles

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Matiss Castorena Salaks

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Mark Earl Olson Zunica
Instituto de Biología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns
Instituto de Ecología, UNAM
Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli
Instituto de Ecología, UNAM

MÉXICO, CD DE MX. OCTUBRE, 2016



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.



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

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de Septiembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **CASTORENA SALAKS MATISS** con número de cuenta **307615749** con la tesis titulada "**LA ALOMETRÍA DE LA ACTIVIDAD METABÓLICA EN LOS ÁRBOLES**", realizada bajo la dirección del **DR. MARK EARL OLSON**:

Presidente: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Vocal: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA
Secretario: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente: DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN
Suplente: DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx, a 6 de octubre de 2016.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos académicos

Gracias al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Gracias al CONACyT por la beca de posgrado.

Gracias al apoyo financiero por parte de los proyectos 237061 y 132404 CONACyT, IT200515 e IA201415 PAPIIT y CN151428 UC-Mexus.

Gracias a mi tutor principal, Dr. Mark Earl Olson Zunica.

Gracias a mis tutores de comité tutorial, Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns y Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli.

Agradecimientos personales

Gracias a Mark Olson por haberme enseñado lo que requiere la calidad científica. Gracias por las miles sesiones de teoría, redacción, revisión y discusión. Gracias por ayudarme a aprender a escribir y pensar. Gracias por los cinco años de viajes e historias maravillosas con las plantas.

Gracias a la Estación de Biología Chamela por la oportunidad de trabajar con la selva baja caducifolia de la costa sur de Jalisco. Gracias al jefe de la estación, Dr. Jorge H. Vega Rivera. Gracias a todo el personal, en particular y con gran afecto a Nachita, Norma, Delia, Katy, Enrique, Eva, Mago, Lucha, Gustavo, Gloria, Lupita y Diego.

Gracias a la Estación de Biología Los Tuxtlas por la oportunidad de trabajar con la selva alta perennifolia de la costa sur de Veracruz. Gracias a la jefa de la estación, Biól. Rosamond I. Coates Lutes.

Gracias especiales al técnico académico, M. en C. Delfino Á. Campos Villanueva, por su invaluable ayuda en encontrar y determinar plantas a través de los senderos comunes y no tan comunes de la selva veracruzana.

Gracias al Parque Nacional El Chico por la oportunidad de trabajar con el bosque templado del centro de Hidalgo.

Gracias al Parque Ejidal Peñas Cargadas por permitir trabajar en sus árboles desde el suelo y desde sus tirolesas.

Gracias al Instituto de Biología y a su personal por volverse mi recinto de estudio.

Gracias a la técnico académico, Lidia I. Cabrera Martínez, por su ayuda en desarrollar el método de moler finamente pedazos de madera con la TissueLyser I.

Gracias a Rocío González Acosta por su valioso apoyo en todos los menesteres administrativos.

Gracias al personal de la coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas. Gracias a María del Coro Arizmendi Arriaga, Lilia J. Espinosa Sánchez, Erica Flores Téllez y Ernesto A. Rodríguez Reyes por su gentil y amable ayuda.

Gracias al personal del laboratorio de Luis Eguiarte y Valeria Souza por su valiosísima ayuda en procesar mis muestras de madera. Gracias especiales a Helena Hernández por regalarme parte de su tiempo en enseñarme a usar la TissueLyser II.

Gracias a la técnico académico, Dra. Erika Aguirre Planter, por su amable ayuda.

Gracias al Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad y a su personal. Gracias a Julieta Rosell por permitirme usar su espectrofotómetro, por su ayuda en campo y por toda

su valiosa asistencia en la teoría estadística y biológica. Gracias a Ana E. Escalante por prestarme su centrífuga y su TissueLyser I.

Gracias al auxiliar de laboratorio, Arturo Gutiérrez Reyes, por ayudarnos a Cipatli y a mi con los trabajos relacionados al espectrofotómetro.

Gracias a María del Mar Garciadiago San Juan por ayudarme en desarrollar la técnica de la prueba de tetrazolio. Tú sabes que más allá de lo institucional siempre estaré agradecido contigo.

Gracias a Cipatli Jiménez Vera por su ayuda en Chamela y Los Tuxtlas en procesar los núcleos de madera y por su ayuda espectrofotométrica en el LANCIS. Tú también sabes que más allá de lo institucional siempre estaré agradecido contigo.

Gracias a Diana Soriano por su ayuda en El Chico y en Chamela y por sus sabios consejos académicos.

Gracias a Alberto Echeverría por su ayuda en El Chico y en Chamela.

Gracias a la Colección Internacional de Germoplasma de la Moringa por permitirme trabajar con *Moringa stenopetala* y *Moringa oleifera*.

Gracias a Tommaso Anfodillo por sus revisiones.

Gracias a los miembros de jurado, Teresa Terrazas, Luis Eguiarte, Julieta Rosell, Juan Fornoni y Clara Tinoco, por sus valiosas revisiones.

*A mi padre quien me dio libertad.
A mi madre quien me dio espíritu.*

Índice

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivos	8
Métodos	8
Resultados	11
Discusión	20
Conclusiones	24
Perspectivas	25
Referencias	26
Apéndice	31

Resumen

Entre las plantas leñosas, las distintas proporciones de tamaños entre la copa y el tallo (o tronco) caen en una banda estrecha de covariación positiva, pero los factores que conducen a este patrón no son del todo claros. Un factor importante podría ser la respiración de la madera dado que, para un tamaño del tallo, las copas grandes mantienen potencialmente mayores tasas metabólicas en la madera que las copas pequeñas. Examiné la relación entre el volumen de la copa y la respiración de la madera a través de 77 especies leñosas con grandes diferencias en la densidad de la madera y a través de tres ambientes distintos. Muestro que las maderas de alta densidad respiran más que las maderas de baja densidad en un volumen de tejido dado, que las especies con alta densidad de la madera tienen volúmenes de la copa más grandes que las especies con baja densidad de la madera para un tamaño del tallo y que la proporción entre el volumen de la copa y la respiración de la madera a la altura del pecho del tallo es isométrica. Dado su potencial efecto en la economía de carbono de las plantas, los resultados de esta tesis sugieren que la respiración de la madera es un factor selectivo que conduce la variación en las proporciones de tamaño entre la copa y el tallo.

Abstract

Across the woody plants, crown size-stem size proportions fall in a narrow band of positive covariation, but the drivers leading to this pattern are not entirely clear. An important driver could be wood respiration given that, for a given stem size, large crowns potentially support higher wood metabolic rates than small crowns. We examined the relationship between crown volume and wood respiration across 77 woody species with large differences in wood density and across three environments. We show that high density woods respire more than low density woods for a given volume, that species with high density wood have larger crown volumes than species with low density wood for a given stem size, and that the proportion between crown volume and wood respiration at breast height is isometric. Given its likely effect on plant carbon economics, our results suggest that wood respiration is a selective driver of crown-stem size proportions.

Introducción

Dado que las plantas fijan el carbono atmosférico mediante su follaje, el tamaño de la copa es un rasgo que refleja la cantidad de carbono que fija un individuo (Poorter & Remkes, 1990; Poorter et al., 1990; Köstner et al., 2002). Copas grandes significan elevadas ganancias de carbono que un individuo puede distribuir y asignar entre sus tejidos mientras crece (Stephenson et al., 2014). Copas grandes en un paisaje dado también significan elevadas cantidades de carbono fijadas de la atmósfera (Mahli et al., 1999). Dada la relevancia que tiene el tamaño de la copa como unidad fotosintética, es importante entender los factores que conducen a la variación en el tamaño de la copa entre especies y entre ambientes.

De manera relevante, el tamaño de la copa covaría con el tamaño del tallo (o del tronco), y esta covariación posiblemente se debe a que los procesos metabólicos de la copa y del tallo tienen que estar coordinados (Lachenbruch & McCulloh, 2014). Las copas suministran fotosintatos a los tallos, y, a la vez, los tallos suministran agua y sostienen mecánicamente a las copas (Olson et al., 2009; Méndez-Alonzo et al., 2012; Reich, 2014). Estimaciones del tamaño de la copa y del tamaño del tallo entre múltiples especies, individuos y ambientes muestran que las distintas proporciones entre la copa y el tallo caen en una banda estrecha de covariación positiva (véase e.g. Gerrish, 1990; Enquist & Niklas, 2002; Tyree & Zimmermann, 2002; Wright et al., 2006; Enquist et al., 2007; Niklas & Cobb, 2008; Olson et al., 2009; Pretzsch & Dieler, 2012; van der Sande et al., 2015). Si bien este conspicuo patrón convergente entre especies sugiere ser adaptativo, actualmente no es completamente claro cómo la variación de proporciones entre la copa y el tallo es conducida por algún factor selectivo (Olson et al., 2009).

Una manera de estudiar esta variación de proporciones es examinar las posibles consecuencias, en términos de economía de carbono, si varía el tamaño de la copa para un tamaño estandarizado del tallo (véase Fig. 1) (cf. Reich et al., 2003; Wright et al., 2006). Las copas fijan en promedio 1 gramo de carbono por m^2 por día (Poorter et al., 1990; Poorter & Remkes, 1990; Evans, 1998; Selaya & Anten, 2010; Michaletz et al., 2014; Stephenson et al., 2014). En consecuencia, las especies con copas grandes tendrán mayores ingresos de carbono fijado que las especies con copas pequeñas. Las especies con copas grandes, para un tamaño del tallo, pueden entonces mantener mayores demandas de carbono en el metabolismo de sus tallos que las especies con copas pequeñas. Estas demandas metabólicas de carbono pueden ser empíricamente equiparadas como tasas respiratorias ya que los procesos metabólicos celulares dependen del carbono producido como ATP en la respiración de las mitocondrias (Amthor, 2000; Bouma, 2005; Cannell & Thornley, 2000; Millar et al., 2011). Desde este punto de vista y todo lo demás siendo igual, es posible que los individuos con copas grandes para un tamaño del tallo tengan mayores tasas respiratorias en sus tallos que los individuos con copas pequeñas (Fig. 2) (Meir & Grace, 2002).

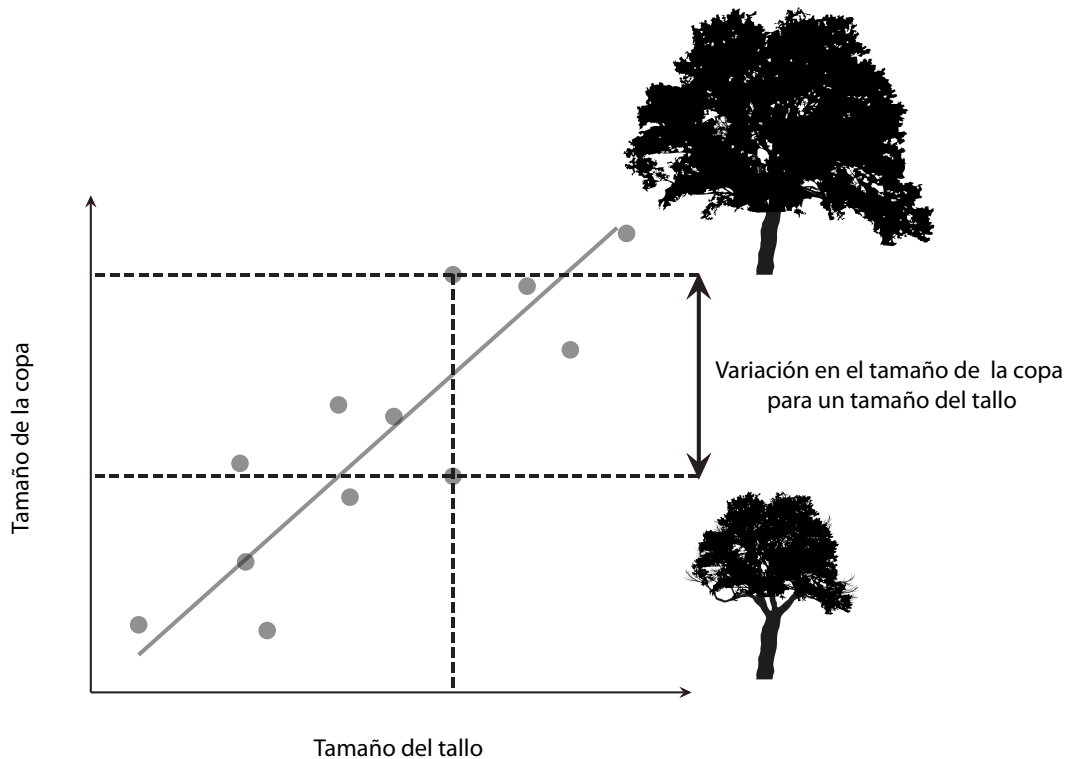


Figura 1. Esta figura ilustra cómo estudiar la variación de proporciones entre el tamaño de la copa y del tallo. El rango de proporcionalidades copa-tallo caen sobre una banda de covariación positiva, la cual se ejemplifica aquí con los puntos, como especies, y la línea en tono gris. La vía de estudio consiste en enfocarse en las consecuencias que pueden haber en la variación en el tamaño de la copa para un mismo tamaño del tallo (o de tronco) (véase Fig. 2).

Al seguir este razonamiento, la variación en el tamaño de la copa para un tamaño del tallo puede plausiblemente relacionarse con diferencias respiratorias en el tallo entre estrategias ecológicas (Poorter et al., 1990; Poorter & Remkes, 1990; Lambers et al., 2008). Altas y bajas tasas respiratorias del tallo pueden asociarse con el continuo 'rápido-lento' de estrategias ecológicas (Fig. 2) dado que una estrategia 'rápida' asigna menor cantidad de carbono por volumen de tejido que una estrategia 'lenta' (véase Reich, et al. 2003; Reich, 2014). Las especies con estrategias 'rápidas' tienen altas tasas de crecimiento, altas tasas de fecundidad, y bajas longevidades mientras que las especies con estrategias 'lentas' tienen bajas tasas de crecimiento, bajas tasas de fecundidad y altas longevidades (Adler et al., 2014). Si las especies con estrategias 'rápidas' tienen en general mayor tasa respiratoria del tallo que las especies con estrategias 'lentas' entonces, todo lo demás siendo igual, las especies 'rápidas' deberían tener copas más grandes para un tamaño del tallo. Sin embargo, se desconoce cómo se asocia la respiración del tallo con el continuo 'rápido-lento' de estrategias así como cuál es la proporcionalidad entre la respiración del tallo y el tamaño de la copa.

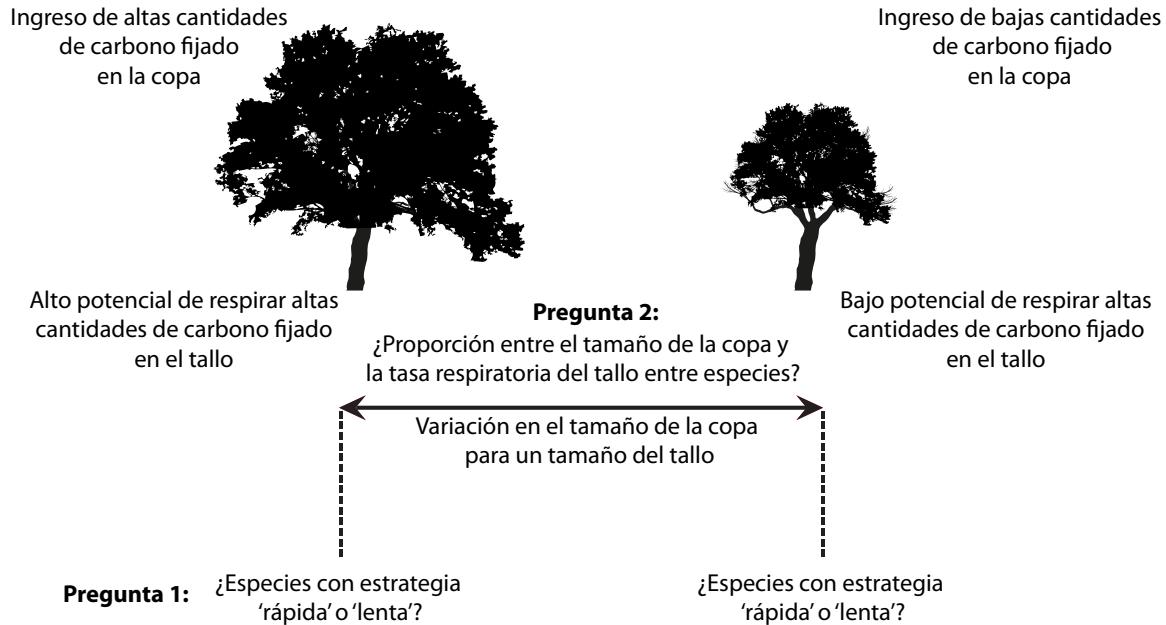


Figura 2. Consecuencias económicas de carbono en cuanto a la variación en el tamaño de la copa para un tamaño del tallo. Una copa grande fija mayores cantidades de carbono que una copa pequeña, así que un individuo con copa grande puede tener una mayor tasa respiratoria del tallo que un individuo con copa pequeña. Estas diferencias del tamaño de la copa pueden estar asociadas con el continuo 'rápido-lento' de estrategias ecológicas. Sin embargo, se desconoce 1) si las especies con estrategias 'rápidas' tienen menores tasas respiratorias del tallo que las especies con estrategias 'lentas' o viceversa y 2) se desconoce la proporción entre el tamaño de la copa y la tasa respiratoria del tallo entre especies.

Determinar la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera puede ayudar a entender qué estrategia ecológica tiene una mayor tasa respiratoria del tallo. La razón de enfocarse en la densidad de la madera es porque, en general, las especies de estrategias 'lentas' tienen densidades más altas de madera que las especies de estrategias 'rápidas' (Adler et al., 2014). La respiración de la madera puede ser un estimador representativo de la respiración del tallo porque es potencialmente el tejido con mayor fracción en la tasa respiratoria del tallo dado que tiene la mayor fracción de biomasa en el tallo (véase Ryan, 1990; Stockfors, 2000). Por lo tanto, la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera puede indicar la cantidad de carbono que las especies invierten en la respiración de sus tallos de acuerdo a su estrategia ecológica (Reich, 2014). Una relación negativa entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera sugeriría que las especies con estrategias 'rápidas' tienen mayor tasa respiratoria del tallo que las especies con estrategias 'lentas' y viceversa.

Tanto una relación positiva como una negativa entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera pueden ser esperadas (Fig. 3). Una relación negativa sería congruente con la hipótesis de que los procesos metabólicos son proporcionales a la

fracción de lumen celular para un volumen de tejido (Fig. 3A) (Méndez-Alonso et al., 2012; Morris et al., 2016). Por ejemplo, la tasa fotosintética de las hojas está relacionada negativamente con su densidad (Wright et al., 2004; Shipley et al., 2006). Esta relación negativa posiblemente indica que un volumen de tejido de hoja puede tener mayor número de cloroplastos si tiene una alta fracción de lumen celular, por tanto una mayor tasa de fijación de carbono. Una relación negativa entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera sería también congruente con la evidencia anatómica de que las especies con baja densidad de la madera frecuentemente tienen células en el interior de sus tallos con núcleos observables, almidón, membranas primarias intactas y otros rasgos que son utilizados en anatomía comparativa para identificar células vivas (Carlquist, 1988; Olson & Carlquist, 2001; Carlquist, 2001; Chapotin et al., 2006). Desde este punto de vista, podría esperarse que, por un tamaño del tallo, especies con bajas densidades de la madera tienen mayores tasas respiratorias que las especies con altas densidades de la madera dado que tienen más células vivas en sus tallos.

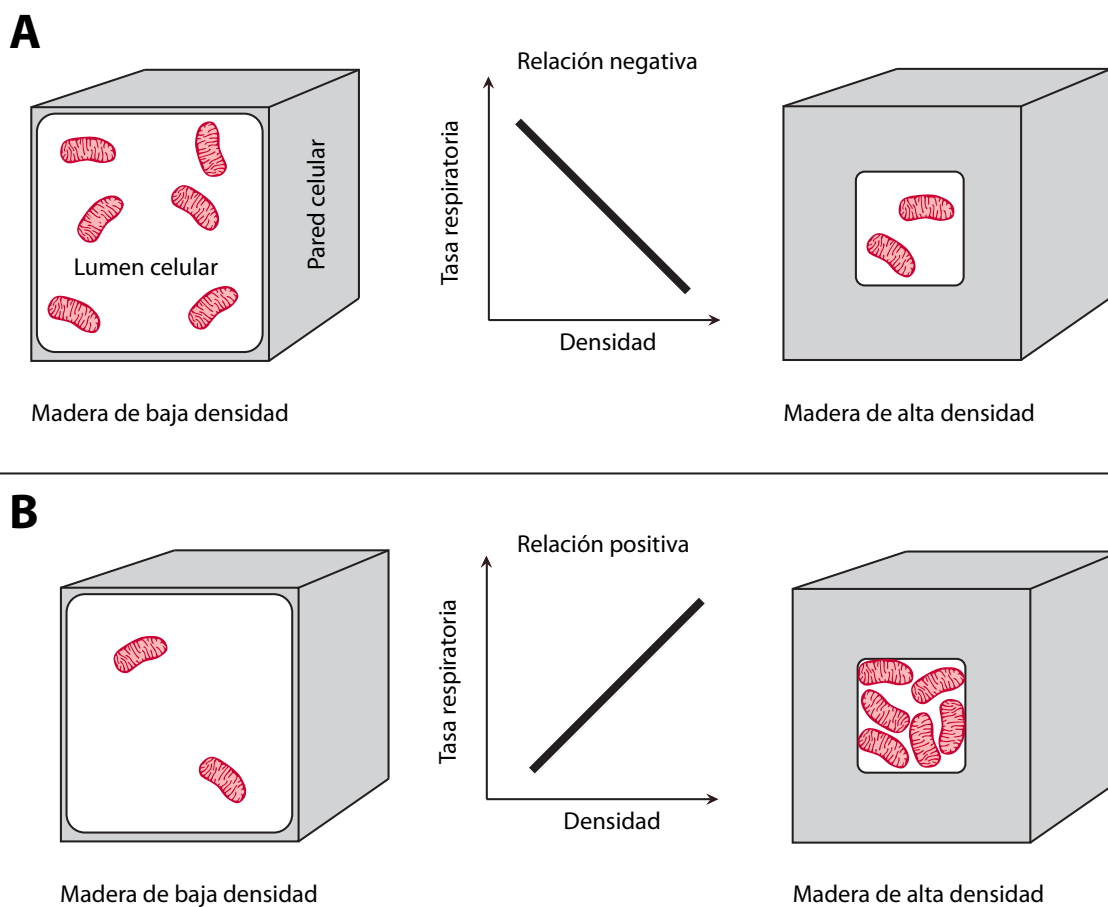


Figura 3. Potenciales aspectos anatómicos en la madera derivados de una relación negativa (A) o positiva (B) entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera. En un volumen dado, una madera de alta densidad tiene mayor fracción de pared celular que de lumen celular mientras que una madera de baja densidad tiene menor fracción de pared celular que de lumen celular. En esta comparación, las fracciones de pared y de lumen celular reflejan la suma de las paredes y de los lúmenes de todos los tipos celulares para un volumen de madera. Una relación negativa (A) entre la

tasa respiratoria y la densidad de la madera mostraría que la respiración de la madera es proporcional a la fracción de lumen celular debido a que hay mayor espacio en el cual puede haber mayor número de mitocondrias. Esta relación sería congruente con la relación negativa que hay entre la tasa fotosintética y la densidad de las hojas (Wright et al., 2004; Shipley et al., 2006). Una relación positiva (B) entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera mostraría que la respiración de la madera es inversamente proporcional a la fracción de lumen celular. Este patrón sería congruente con reportes empíricos en un par de especies (Poorter et al., 1990; Meir & Grace, 2002; Pruyn et al., 2003; Bowman et al., 2005).

Al contrario, una relación positiva entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera sugeriría que las maderas de alta densidad tienen mayores tasas respiratorias. Esto significaría que la tasa respiratoria de la madera es inversamente proporcional a la fracción de lumen celular (Fig. 3B), en contraste con las hojas y en contraste con el supuesto común de que las células de paredes delgadas, tales como las células de parénquima, tienen mayor demanda respiratoria que células con paredes gruesas (véase Ziemińska et al., 2013; Ziemińska et al., 2015; Morris et al., 2016). Aunque esto parezca anatómicamente contraintuitivo, en las pocas especies en las que se ha estudiado la respiración de la madera, las especies con bajas densidades de la madera aparentemente tienen menores tasas respiratorias que las especies de altas densidades (Poorter et al., 1990; Meir & Grace, 2002; Pruyn et al., 2003; Bowman et al., 2005). Ya sea que las especies ‘rápidas’ o ‘lentas’ tengan mayores tasas respiratorias en sus maderas, se espera una proporcionalidad isométrica (1:1) entre el tamaño de la copa y la respiración del tallo entre especies dado que la tasa de fijación de carbono debería de ser isométricamente proporcional con la tasa respiratoria de las plantas de acuerdo a la teoría de escalamiento metabólico (Niklas & Enquist, 2001; Sibly et al., 2012). El reto mayor en determinar una relación positiva o negativa entre la tasa respiratoria y la densidad de la madera es seleccionar una manera adecuada para medir la respiración.

En este trabajo, decidí usar la prueba de tetrazolio como un método que cuantifica la tasa de flujo de electrones en la cadena respiratoria de las mitocondrias (Ruf & Brunner, 2003; Price et al., 2012). Esta prueba, la cual tradicionalmente se utiliza para evaluar la viabilidad de semillas (e.g. Peters & Lanham, 2005), utiliza el cloruro de trifeníl-tetrazolio, el cual es incoloro y se reduce a rojo cloruro de trifeníl-formazan (TF) cuando se introduce en las mitocondrias y secuestra el electrón que fluye en la cadena respiratoria. Preferí no cuantificar la producción de CO₂ o el consumo de O₂ en la madera debido a que el CO₂ es reciclado en cantidades significativas en los tejidos (Teskey et al., 2008) y el O₂ reacciona fácilmente con rutas metabólicas no respiratorias (véase Apel & Hirt, 2004). Debido a que la prueba de tetrazolio puede reflejar mejor el consumo de carbono por respiración mitocondrial que la medición de CO₂ u O₂ (Ruf & Brunner, 2003), yo cuantifiqué la tasa respiratoria de la madera al medir la concentración de TF que se produce en un volumen de tejido dado.

El método por prueba de tetrazolio me permitió también examinar la variación respiratoria radial a lo largo de la albura, la fracción viva de la madera en el tallo. Cuantificar la variación radial de la albura es importante porque los costos respiratorios de carbono son probablemente mayores en la albura externa cerca del cámbium vascular, donde hay una alta división y diferenciación celular, que en la albura interna (Gartner 2002; Pruyn et al. 2003). Estimaciones tales como el área o volumen de la albura (véase e.g. Ryan, 1990; Ryan et al., 1994; Meir & Grace, 2002; van der Sande et al., 2015) no

cuantifican esta potencial variación radial en la respiración de la albura (cf. Williamson & Wiemann, 2010; véase Pruyn et al., 2003; Lachenbruch et al., 2011). Me enfoqué en medidas radiales de la respiración de la albura para evitar sobreestimaciones de respiración si considero que la albura es metabólica y radialmente uniforme.

Para esta tesis medí la variación radial respiratoria de la albura de 77 especies de plantas leñosas, incluyendo gimnospermas y angiospermas, cubriendo un rango amplio de linajes y estrategias ecológicas abarcando un bosque tropical húmedo, un bosque tropical seco y un bosque templado. Este rango me permitió determinar la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura, así como la proporcionalidad entre el tamaño de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho del tallo. Los resultados muestran una relación positiva entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura y una proporcionalidad isométrica (1:1) entre el tamaño de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho. Los resultados también muestran que, para un tamaño del tallo, las especies con una estrategia 'lenta' y una alta densidad de la madera tienen mayores tasas respiratorias de la albura y copas más grandes que las especies con una estrategia 'rápida' y una baja densidad de la madera. Todos estos resultados sugieren ser evidencia que apoya a la respiración de la albura como un factor selectivo que conduce a la variación en el tamaño de la copa para un tamaño del tallo entre especies.

Objetivos

- Determinar si la relación entre la tasa respiratoria de la albura y la densidad de la albura es positiva o negativa entre especies.
- Determinar la proporcionalidad entre el tamaño de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho.
- Determinar si las especies con estrategias 'rápidas' o 'lentas' tienen copas más grandes para un tamaño del tallo.
- Examinar si las relaciones entre tasa respiratoria de albura y densidad de la albura y entre tamaños de la copa y tasa respiratoria de albura a la altura del pecho varían entre distintos linajes de plantas leñosas y distintos ambientes.

Métodos

Este método está diseñado para examinar la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura y la proporcionalidad entre el tamaño de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho en un rango amplio de variación en densidad de la madera, por tanto de estrategias 'rápidas' a 'lentas'. Examinar la variación entre especies ofrece ese rango de variación y además ofrece información acerca de qué tan extensas pueden ser las relaciones al muestrear ampliamente a través de los linajes de las plantas leñosas.

Las comunidades estudiadas en esta tesis permitieron obtener un rango amplio de linajes debido a que cubren la mayor parte de la diversidad de plantas leñosas a nivel ordinal así como un amplio espectro de estrategias ecológicas en términos de densidad de la madera. La Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala alberga un bosque tropical seco caducifolio (Durán et al., 2002). Chamela se localiza a 19° 29' N, 05° 01' W, a 150 msnm,

con una temperatura media anual de 25 °C, y una precipitación media anual de 788 mm. La Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas alberga un bosque tropical húmedo perennifolio (Ibarra-Manríquez et al., 1997). Los Tuxtlas se localiza a 18° 35' N, 95° 07' W, a 300 msnm, con una temperatura media anual de 26 °C, y una precipitación media anual de 3500 mm. El Parque Nacional El Chico alberga un bosque templado perennifolio de pino-encino (Villavicencio et al., 1992). El Chico se localiza a 20° 11' N, 98° 43' W, a 2720 msnm, con una temperatura media anual de 12° C, y una precipitación media anual de 1568 mm.

Las colectas en Chamela, Los Tuxtlas y El Chico las realicé en septiembre del 2014, enero del 2015 y en noviembre del 2015, respectivamente. Dada la contrastante estacionalidad en la selva baja caducifolia de Chamela, me enfoqué en muestrear en la época de lluvias de Chamela para muestrear individuos con follaje como los individuos en los ambientes perennifolios de Los Tuxtlas y El Chico. En cada sitio, colecté datos de un individuo por especie de la tasa respiratoria de la albura, densidad de la albura, diámetro del tallo a la altura del pecho, altura, y volumen de la copa de 69 especies de angiospermas y 8 especies de gimnospermas, cubriendo 58 familias y 35 órdenes (Tabla 1). A continuación presento los detalles de cómo colecté los datos.

Las mediciones de la tasa respiratoria de la albura siguieron mayormente los trabajos de Ruf & Brunner (2003) y Spicer & Holbrook (2007). Extraje núcleos radiales de la albura de cada tronco principal a la altura del pecho con una barrena Pressler. Después de la extracción, transporté los núcleos dentro de una hielera portátil con hielo y dentro de popotes cubiertos de papel húmedo. En el laboratorio, corté discos de madera de cada núcleo a 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 45, 60, 75, y 90 mm del cámbium vascular, y después a cada 30 mm si el núcleo era lo suficientemente largo. Corté en total 874 discos, los cuales tenían el mismo volumen como cilindros de 5 mm de diámetro y 1 mm de largo (i.e. 19.63 mm³). Después incubé cada disco en 1 ml de solución acuosa al 0.1 M de fosfato de potasio, 0.05 % de Tween y 0.6 % de cloruro de trifenil-tetrazolio por 48 hr a 30 °C en oscuridad. Estas condiciones de incubación someten la respiración de la albura de las distintas especies a las mismas condiciones ambientales a pesar de que los núcleos provengan de distintos ambientes. El trifenil-tetrazolio es un compuesto incoloro que se inserta en la cadena respiratoria de las mitocondrias donde se reduce a trifenil-formazan (TF), el cual es rojo oscuro y soluble en etanol. Después de la incubación, deshidraté cada disco con sílica gel, y molí cada disco en un molino de oscilación de balines de acero (TissueLyser II, Qiagen, Alemania) para extraer el TF con 1 ml de etanol. Después centrifugué cada muestra a 12700 rpm por 3 min, y medí la concentración de TF de cada muestra con espectrofotometría a 520 nm (Halo DB-20, Dynamica Scientific, Inglaterra). Al graficar la concentración de TF contra la distancia desde el cámbium vascular (Fig. 4), obtuve 'curvas respiratorias' radiales de cada núcleo de cada especie (véase Apéndice).

Para verificar si las curvas respiratorias son resultantes de actividad de tejido vivo, comparé la curvas respiratorias de la madera de un solo individuo con múltiples troncos de *Moringa stenopetala* de la Colección Internacional de Germoplasma de la Moringa, en la costa sur de Jalisco (IMCG, por sus siglas en inglés, www.moringaceae.org). *Moringa stenopetala* es un árbol que almacena relativamente grandes cantidades de agua, y su xilema está constituido mayormente por fibras vivas y parénquima axial (véase Olson & Carlquist, 2001). Examiné la similitud de las curvas respiratorias entre los núcleos de madera que fueron extraídos adyacentes entre sí y a distancias iguales del suelo en un solo tronco y en diferentes troncos del individuo (Fig. 5). Las curvas respiratorias de posiciones similares en el mismo tronco deberían de ser similares entre sí, y la similitud entre las

curvas respiratorias de posiciones similares de tallos distintos sugeriría que el método es repetible entre tallos distintos. Hice cuatro casos de comparación: tres núcleos extraídos en el mismo tallo a 85 cm del suelo, tres núcleos extraídos de distintos tallos a 100 cm, tres núcleos a 268 cm y tres núcleos a 533 cm. Para confirmar que las curvas respiratorias generadas reflejaran actividad metabólica y que no fueran consecuencia de algún artefacto, incluí en estos análisis un núcleo muerto tras una exposición a 100 °C por 72 horas antes de aplicarle la prueba de tetrazolio, bajo el supuesto de que un núcleo muerto no debería ofrecer evidencia de actividad metabólica.

Para estimar la densidad de la albura de las especies estudiadas, sumé el peso seco (secado en sílica gel) de todos los discos de cada núcleo, y lo dividí entre la suma de los volúmenes de los discos (cada disco tenía un volumen de 19.63 mm³) (Williamson & Wiemann, 2010). De la misma manera, para estimar la tasa respiratoria de la albura de las especies estudiadas, sumé las concentraciones de TF de todos los discos de cada núcleo, y lo dividí entre la suma de los volúmenes de los discos. Estas dos estimaciones están estandarizadas por volumen para descartar la posibilidad de tener valores iguales de respiración entre un núcleo largo y uno corto con diferencias grandes de densidad entre ellos.

Para estimar el tamaño de la copa medí el volumen de la copa como un elipsoide con la fórmula: $\frac{4}{3} \cdot \pi \cdot r_1 \cdot r_2 \cdot r_3$, donde r_1 y r_2 son radios ortogonales entre sí y paralelos con el eje del suelo y r_3 es el radio perpendicular con el eje del suelo. Medí r_1 y r_2 con una cinta métrica a nivel del suelo. Medí r_3 como la mitad de la longitud vertical de la copa. La longitud de copa la medí como la diferencia entre la altura del individuo y la distancia entre el suelo y el límite más basal del follaje. Estas medidas verticales las medí con un telémetro láser Tru-Pulse 200B (Laser Technology Inc., Centennial, CO, USA). El volumen de la copa es una estimación del tamaño de la copa que refleja la ganancia de carbono fijado por la luz radiada desde cualquier ángulo y que potencialmente es directamente proporcional al área foliar total de un individuo (West et al., 2009; Pretzsch & Dieler, 2012).

Para estimar la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho, calculé el área bajo la curva respiratoria de cada núcleo utilizando la regla de trapezoides (Burden & Faires, 2010), y después multipliqué el área bajo la curva respiratoria por el número de veces que el núcleo cabía en la circunferencia del tallo a la altura del pecho. Esta estimación la denoté como RAAP (respiración de la albura a la altura del pecho). Para mayor claridad, RAAP es un estimador del área transversal metabólicamente activa de la albura a la altura del pecho en el tallo, tomando en cuenta la variación respiratoria radial de la albura (véase Stockfors, 2000).

Para determinar la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura y la proporcionalidad entre el volumen de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho, ajusté dos modelos de regresión lineal con el método de eje mayor estandarizado (SMA) (Smith, 2009). Escogí SMA porque, en vez de probar el ajuste que mejor prediga el valor de una variable dependiente a través de una independiente, este método prueba el ajuste que mejor describa la relación entre dos variables que son mutuamente causales. Consecuentemente, para determinar la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura ajusté un modelo SMA que relacionó la concentración de TF por volumen de la albura vs. la densidad de la albura. Para determinar la proporcionalidad entre el tamaño de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho ajusté un modelo SMA que relacionó el volumen de la copa vs. RAAP. Adicionalmente, examiné si mis tres sitios

tienen diferencias significativas al añadir 'sitio' como término en los modelos (véase Warton et al., 2012). Todos los datos fueron \log_{10} transformados.

Para determinar si las especies con estrategias 'rápidas' o 'lentas' tienen copas más grandes para un tamaño del tallo, ajusté un modelo de regresión utilizando el método de mínimos cuadrados ordinarios (OLS). Este modelo fue expresado como volumen de la copa = diámetro del tallo + densidad de la albura (todos los términos en \log_{10}). Al sustituir el diámetro del tallo por un valor constante en el modelo, una pendiente positiva entre el volumen de la copa y la densidad de la albura indicaría que las especies con alta densidad de la madera tienen volúmenes de la copa más grandes para un diámetro del tallo dado.

Finalmente, examiné si las variables medidas tenían señal filogenética. Construí un árbol filogenético de las especies estudiadas a partir del mega árbol provisto por APG (APG III, 2009) y el programa Phylocom v.4.2 (Webb et al., 2008). Removí ramas simples, y asigné las longitudes de rama a partir de los tiempos de divergencia de Wikström et al. (2001). Probé señal filogenética en los residuales de mis modelos (Revell, 2010) con pruebas de aleatorización de contrastes independientes filogenéticos y utilizando los estadísticos K (Blomberg et al., 2003) y λ (Pagel, 1999). Todos los análisis de esta tesis fueron realizados en R (R Development Core Team, 2013) utilizando los paquetes 'smatr' (Warton et al., 2012), 'ape' (Paradis et al., 2004), y 'phytools' (Revell, 2012).

Resultados

Los rangos medidos para diámetro del tallo fueron de 9 a 121 cm, altura de 5 a 38 m, volumen de la copa de 6 a 4470 m³, densidad de la albura de 0.21 a 1.03 g/cm³, concentración de TF por volumen de la albura de 0.16 a 4.50 mM/cm³ y RAAP de 324.3 a 1149269.8 mM de TF (Tabla 1).

Al graficar concentración de TF contra distancia desde el cámbium vascular, obtuve curvas respiratorias por cada núcleo de la albura (Fig. 4 y 5). En 27 de las 77 especies estudiadas (véase Apéndice), las curvas respiratorias fueron congruentes con trabajos previos al obtener que la tasa respiratoria de la albura fue mayor cerca del cámbium vascular que cerca del centro del tallo (Goodwin & Goddard, 1940; Stockfors, 2000; Bowman et al., 2005; Spicer & Holbrook, 2007). Los núcleos de alta densidad tuvieron mayores tasas respiratorias que los núcleos de baja densidad (Fig. 4). Este resultado rechaza la expectativa de que las especies con estrategias 'rápidas' deberían tener mayores tasas respiratorias de la albura, y es congruente con trabajos previos (Poorter et al., 1990; Meir & Grace, 2002; Pruyn et al., 2003; Bowman et al., 2005).

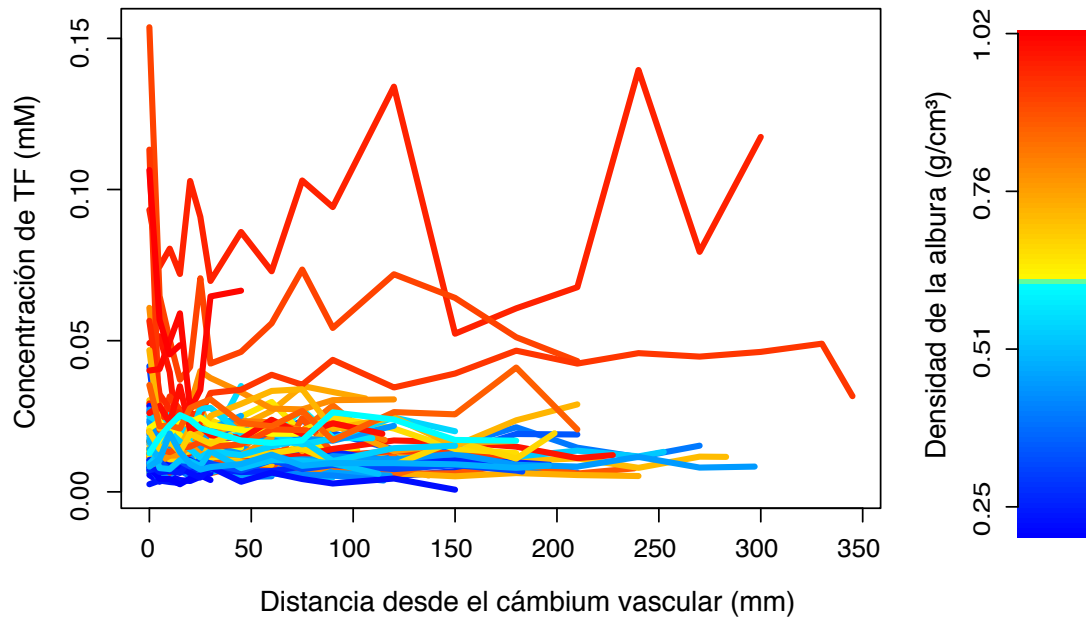


Figura 4. Curvas radiales respiratorias de los núcleos de la albura de las 77 especies estudiadas. Las especies con estrategias ‘lentas’ y altas densidades de la albura tienen mayores tasas respiratorias que las especies con estrategias ‘rápidas’ y bajas densidades de la albura (véase también Fig. 6). La escala de colores de la derecha representa la densidad de la albura. Todas las muestras de tejido seccionadas de los núcleos de la albura tuvieron el mismo volumen (véase Métodos). Consulte el Apéndice para ver las curvas radiales respiratorias de cada especie por separado.

La repetibilidad de las curvas respiratorias fueron confirmadas en un individuo de *Moringa stenopetala* (Fig. 5). En cada uno de los cuatro casos de comparación, las curvas respiratorias se asemejaron entre sí, y difirieron distintivamente de la curva respiratoria del núcleo muerto. La tasa respiratoria de la albura resultó mayor cerca del cámbium vascular que cerca del centro del tallo, lo cual fue congruente con trabajos previos (véase Goodwin & Goddard, 1940; Stockfors, 2000; Bowman et al., 2005; Spicer & Holbrook, 2007). Congruente también con Bowman et al. (2005), la tasa respiratoria de la albura fue mayor hacia la copa que hacia el suelo. Esto es, la concentración de TF por volumen de la albura a 533 cm del suelo fue de 3.53 mM/cm³ mientras que a 268 cm fue de 0.48 mM/cm³ y a 100 cm fue de 0.33 mM/cm³.

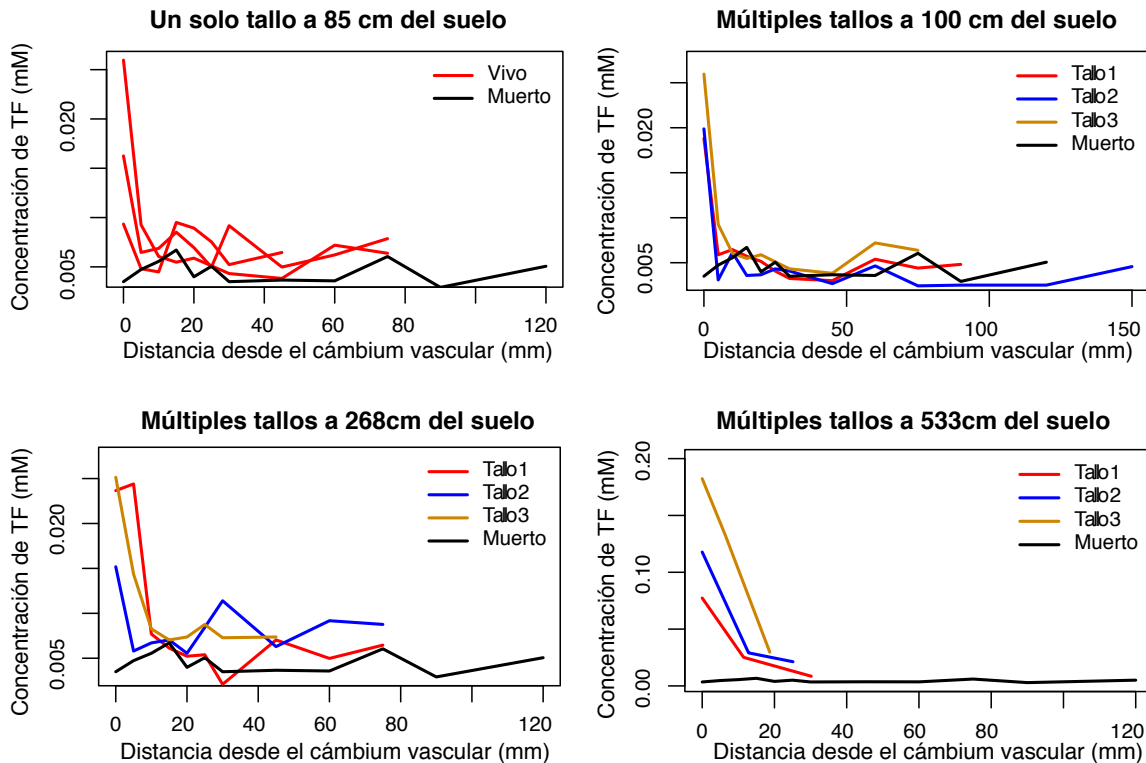


Figura 5. Pruebas de repetibilidad de las curvas respiratorias en un solo individuo de *Moringa stenopetala*. Todos los núcleos extraídos tuvieron una mayor tasa respiratoria en la albura externa que en la albura intera, con actividades menores hacia el suelo. En cada caso, las curvas respiratorias se asemejaron entre sí y difirieron notablemente del núcleo muerto como control. El núcleo muerto es el mismo en las cuatro gráficas. Basado en estos patrones, pude confirmar que las curvas respiratorias en mi estudio reflejan actividad metabólica de tejido en vez de ser consecuencia de artefacto así como la repetibilidad del método entre distintos tallos. Todas las muestras de tejido seccionadas de los núcleos de la albura tuvieron el mismo volumen (véase Método).

La relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura fue significativamente positiva (Fig. 6 y Tabla 2), lo que rechaza la predicción de que especies con mayor fracción de lumen celular deberían tener mayores tasas respiratorias (Fig. 3). En este modelo, hubieron diferencias de pendiente significativas entre los sitios (véase Tabla 2), en el cual las especies del bosque tropical húmedo tuvieron los valores más altos de tasa respiratoria-densidad de la albura, seguido por las especies del bosque templado y después por las especies del bosque tropical seco. Para confirmar que esta relación positiva no era por tener solamente núcleos largos de alta densidad que reflejaban altas cantidades de TF, examiné visualmente que no hubiera un sesgo de muestro en una gráfica de densidad de la albura vs. longitud del núcleo (véase la esquina superior izquierda de la gráfica en la Fig. 6).

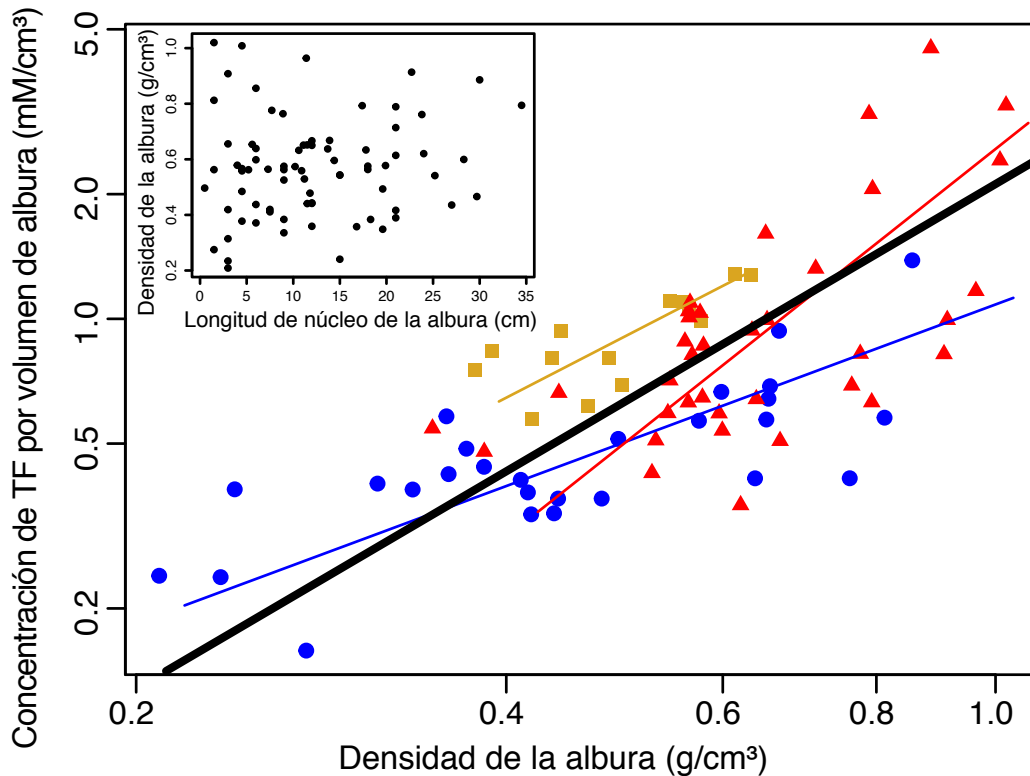


Figura 6. Modelo de regresión SMA que relaciona la concentración de TF por volumen de la albura vs. densidad de la albura entre especies y entre comunidades. La Tabla 2 muestra los parámetros de cada componente del modelo. La línea gruesa representa la línea de regresión general para todas las especies. Hay una relación positiva entre la tasa respiratoria de la albura y la densidad de la albura para todas las especies. La regresión para el bosque tropical seco está en azul y con círculos. La regresión para el bosque templado está en amarillo y con cuadrados. La regresión para el bosque tropical húmedo está en rojo y con triángulos. Las especies del bosque tropical húmedo tienen los valores de tasa respiratoria-densidad de la albura más alto, seguido por las especies del bosque templado y después por las especies del bosque tropical seco. La gráfica incluida en la esquina superior izquierda muestra que no hubo sesgo de muestreo a través de las longitudes y las densidades de los núcleos de la albura. Esta uniformidad descarta la posibilidad de haber determinado una relación positiva por haber muestreado solamente núcleos largos de alta densidad que reflejaran mayores cantidades de TF. En la gráfica principal, las líneas de regresión están dibujadas en escala \log_{10} mientras que los ejes de la gráfica están en escala sin transformación.

La proporcionalidad entre el volumen de la copa y RAAP fue isométrica (1:1) (Fig. 7 y Tabla 2), la cual se refleja con una pendiente de regresión no significativamente distinta de 1.00 ($r = -0.05$, $p = 0.674$). Esta prueba de pendiente examina si la correlación entre los valores residuales y observados del modelo es significativa. Un resultado significativo significa que la pendiente observada es distinta de la pendiente esperada (Warton & Weber, 2002; Warton et al., 2006). En este modelo no hubieron diferencias de pendiente significativas entre los sitios (véase Tabla 2). Con base en estos resultados, sugiero que la relación entre el volumen de la copa y la tasa respiratoria de albura a la altura del pecho es isométrica entre especies y entre ambientes. Esta isometría aparentemente ‘universal’ es congruente con la idea de que la selección natural favorece en todas las plantas una relación

isométrica entre la tasa de asimilación de carbono y la tasa de respiración de carbono (Niklas & Enquist, 2001; Sibly et al., 2012).

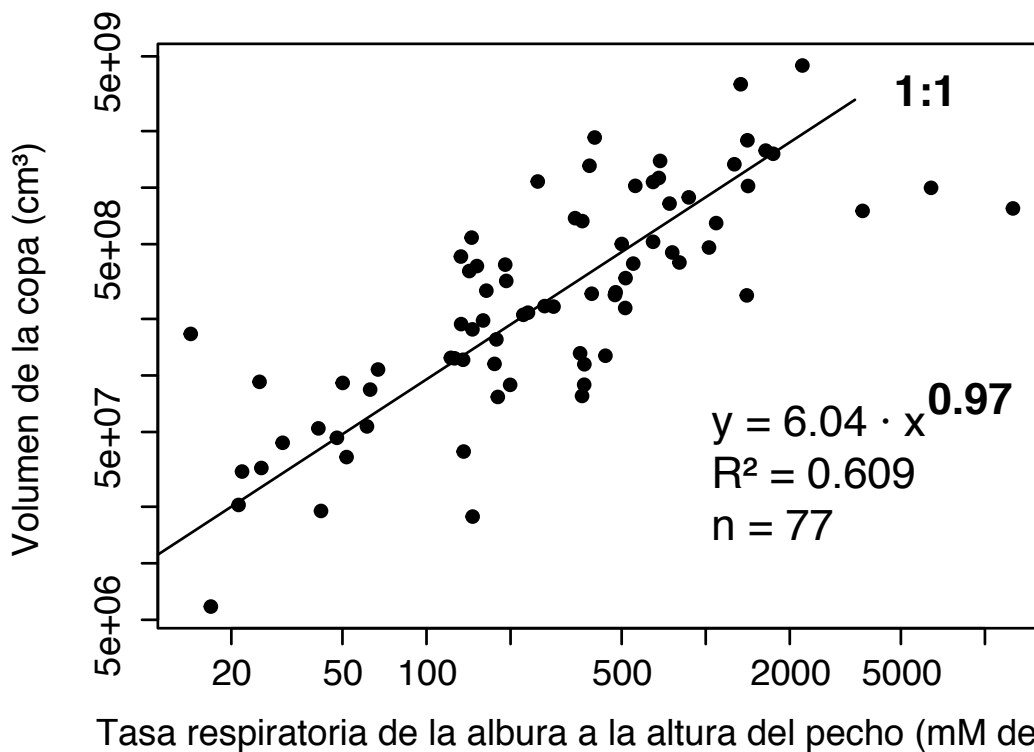


Figura 7. Modelo de regresión SMA que relaciona el volumen de la copa vs. la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho (RAAP) entre las especies de los tres sitios. En este modelo no hubieron diferencias de pendiente significativas entre los sitios (véase Tabla 2). Calculé RAAP como el área bajo la curva respiratoria por cada núcleo de la albura multiplicado por el número de veces que el núcleo cabe en la circunferencia de tallo (véase Fig. 4 y Métodos). La pendiente de regresión SMA no fue significativamente distinta de uno (véase Resultados), lo que sugiere que la proporcionalidad entre el volumen de la copa y la tasa respiratoria de albura a la altura del pecho es isométrica (1:1). La línea de regresión está dibujada en escala \log_{10} mientras que los ejes de la gráfica están en escala sin transformación.

Para determinar si las especies ‘rápidas’ o ‘lentas’ tienen copas más grandes para un tamaño del tallo, ajusté un modelo de regresión OLS expresado como volumen de la copa = diámetro del tallo + densidad de la albura (todos los términos en \log_{10}). El modelo resultó como volumen de la copa = $6.02 + 1.78 \cdot \text{diámetro del tallo} + 0.87 \cdot \text{densidad de la albura}$ con un $R^2 = 0.711$ (véase la Tabla 3 para la descripción estadística del modelo). Con base en esta ecuación, examiné la relación (i.e. el valor de la pendiente) entre el volumen de la copa y la densidad de la albura al sustituir el diámetro del tallo por un valor constante que en este caso fue de 10 cm. La ecuación resultante fue volumen de la copa = $7.80 \cdot \text{densidad de la albura}^{0.87}$ (al quitar la transformación \log_{10}) lo cual muestra una relación positiva entre el volumen de la copa y la densidad de la albura. Esta relación positiva indica que las especies con estrategias ‘lentas’ y altas densidades de la madera tienen volúmenes de la copa más grandes para un diámetro del tallo dado.

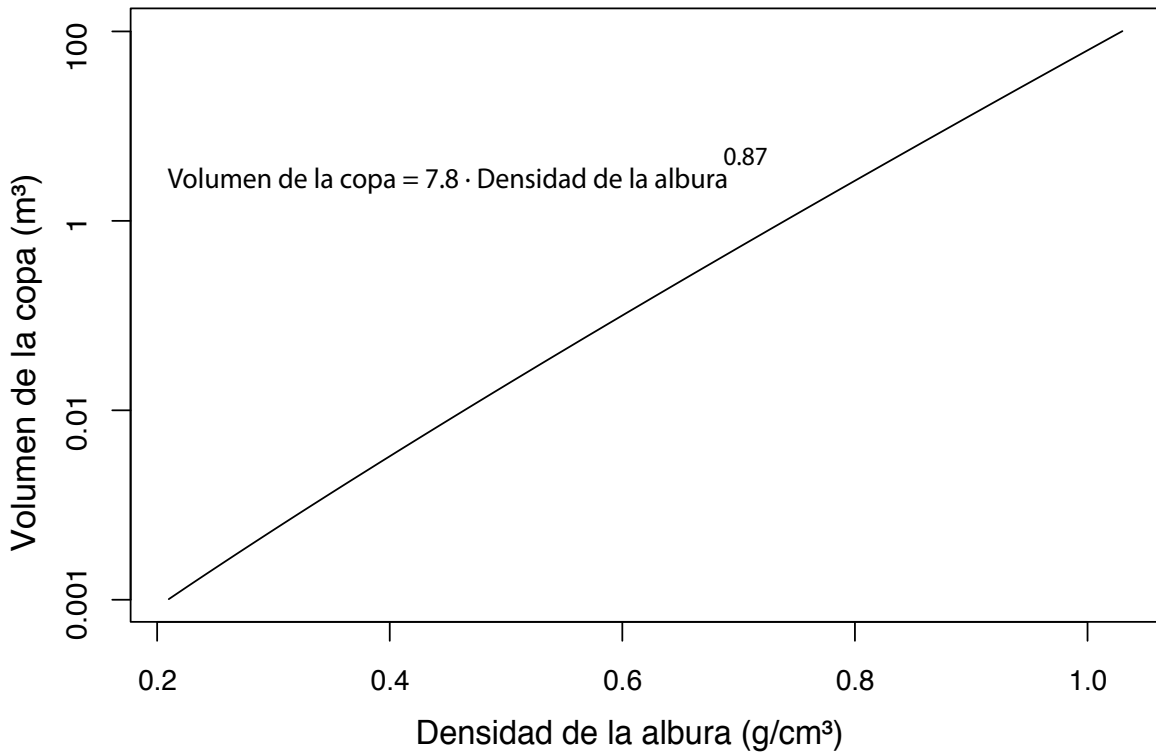


Figura 8. Relación alométrica entre el volumen de la copa y la densidad de la albura para un diámetro del tallo, el cual en este caso es de 10 cm. Dada la ecuación de regresión OLS que predice el volumen de la copa mediante el diámetro del tallo y la densidad de la albura y al sustituir el diámetro del tallo por una constante (10 cm), la relación entre el volumen de la copa y la densidad de la albura es positiva (véase la ecuación en la esquina superior izquierda de la gráfica sin la transformación \log_{10}). Esta relación positiva significa que las especies con alta densidad de la madera tienen volúmenes de la copa más grandes para un diámetro del tallo que las especies con baja densidad de la madera (véase Fig. 10). Esta comparación es congruente con la idea de que copas grandes mantienen altas tasas de respiración de la albura en las especies con alta densidad de la albura dada la relación positiva entre la respiración y la densidad de la albura (Fig. 6). Véase la Tabla 3 para la descripción estadística del modelo.

Basado en contrastes filogenéticos independientes, las señales filogenéticas en los residuos de los dos modelos SMA fueron no significativas. Para el modelo SMA que relaciona la concentración de TF por volumen de la albura vs. la densidad de la albura, K fue 0.146 ($p = 0.474$), y λ fue 0.132. Para el modelo SMA que relaciona el volumen de la copa vs. RAAP, K fue 0.141 ($p = 0.839$), y λ fue 0.00006. Todos estos resultados dan razón para sugerir que los resultados son debidos a una convergencia funcional más que a una semejanza por ancestría común entre las especies estudiadas (véase las relaciones filogenéticas entre las especies en la Fig. 9).

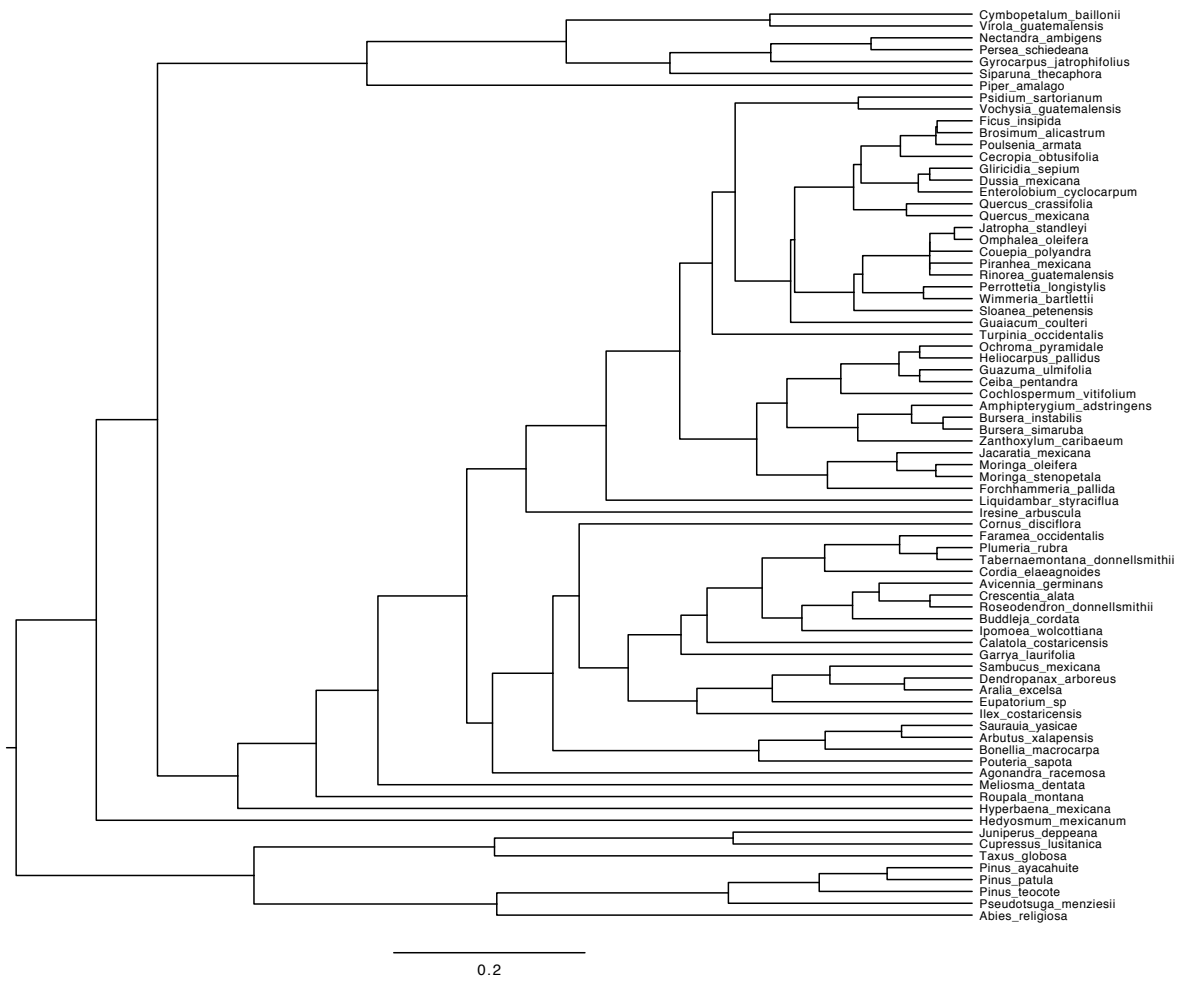


Figura 9. Relaciones filogenéticas entre las 77 especies estudiadas. El árbol fue construido a partir del mega árbol provisto por APG (APG III, 2009) y el programa Phylocom v.4.2 (Webb et al., 2008). Las longitudes de rama fueron asignadas a partir de los tiempos de divergencia de Wikström et al. (2001).

Tabla 1. Variables y datos registrados por especie. La taxonomía se basa en The Plant List (www.theplantlist.org).

Especie y autoridad	Familia	Orden	Sitio	Diámetro del tallo (cm)	Altura (m)	Volumen de la copa (m ³)	Densidad media de albura (g·cm ⁻³)	[TF] media por volumen de la albura (mM·cm ⁻³)	RAAP (mM)
<i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltldl. & Cham.	Pinaceae	Pinales	El Chico	54.4	27.0	1020.00	0.44	0.80	168241.1
<i>Agonandra racemosa</i> (DC.) Standl	Opiliaceae	Santalales	Chamela	9.5	4.6	20.44	0.44	0.34	324.3
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltldl.) Standl.	Anacardiaceae	Sapindales	Chamela	36.9	10.7	77.78	0.36	0.58	19421.8
<i>Aralia excelsa</i> (Griseb.) J.Wen	Araliaceae	Apiales	Chamela	67.2	20.7	1072.07	0.42	0.38	83687.1
<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	Ericaceae	Ericales	El Chico	24.2	10.0	91.23	0.56	1.07	1127.7
<i>Avicennia germinans</i> (L.) L.	Acanthaceae	Lamiales	Chamela	33.7	5.2	52.27	0.42	0.34	5187.7
<i>Bonellia macrocarpa</i> (Cav.) B.Ståhl & Källersjö	Primulaceae	Ericales	Chamela	26.4	8.3	76.83	0.64	0.41	6251.8
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	Rosales	Los Tuxtlas	63.7	20.0	1387.33	0.76	0.41	84229.2
<i>Buddleja cordata</i> Kunth	Scrophulariaceae	Lamiales	El Chico	30.56	6.6	187.69	0.38	0.75	21086.2
<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	Burseraceae	Sapindales	Chamela	34.1	5.6	89.13	0.36	0.42	6513.3
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	Sapindales	Los Tuxtlas	61.1	22.0	1022.21	0.62	0.36	72120.4
<i>Calatola costaricensis</i> Standl.	Icacinaeae	Icacinales	Los Tuxtlas	58.9	9.1	268.21	0.67	0.51	40805.9
<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Urticaceae	Rosales	Los Tuxtlas	36.3	23.0	382.29	0.53	0.42	31820.4
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Malvaceae	Malvales	Los Tuxtlas	43.3	17.0	215.90	0.38	0.48	36869.9
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae	Malvales	Chamela	32.1	9.0	32.16	0.23	0.24	5154.2
<i>Cordia elaeagnoides</i> A.DC.	Boraginaceae	Boraginales	Chamela	27.4	12.4	107.58	0.72	0.69	7482.8
<i>Cornus disciflora</i> Moc. & Sessé ex DC.	Cornaceae	Cornales	El Chico	26.74	8.5	277.25	0.63	1.28	19763.9
<i>Coenepia polyandra</i> (Kunth) Rose	Chrysobalanaceae	Malpighiales	Los Tuxtlas	76.1	17.5	774.95	0.89	4.50	1149269.8
<i>Crescentia alata</i> Kunth	Bignoniaceae	Lamiales	Chamela	33.1	6.5	17.73	0.65	0.64	11462.7
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	Cupressaceae	Pinales	El Chico	39.5	11.4	887.59	0.39	0.83	38827.0
<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E.Fr.	Annonaceae	Magnoliales	Los Tuxtlas	22.9	12.3	233.98	0.56	1.04	16082.7
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	Araliaceae	Apiales	Los Tuxtlas	29.6	13.5	232.64	0.60	0.59	17641.8
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	Fabaceae	Fabales	Los Tuxtlas	121.0	29.7	4470.33	0.60	0.54	594506.5
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Fabaceae	Fabales	Chamela	51.6	11.9	318.65	0.39	0.41	15973.1
<i>Eupatorium</i> sp.	Asteraceae	Asterales	Los Tuxtlas	10.5	4.7	18.99	0.56	0.63	818.5
<i>Famea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	Rubiaceae	Gentianales	Los Tuxtlas	17.2	7.1	46.57	0.91	0.82	3457.9
<i>Ficus insipida</i> Willd.	Moraceae	Rosales	Los Tuxtlas	75.1	38.0	3551.43	0.54	0.59	319872.0
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	Capparaceae	Brassicales	Chamela	24.5	7.5	123.38	0.48	0.37	4273.2
<i>Garrya laurifolia</i> Benth.	Garryaceae	Garryales	El Chico	30.6	7.3	187.69	0.42	0.57	9515.7
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Walp.	Fabaceae	Fabales	Chamela	26.4	8.0	92.47	0.79	0.58	4081.1
<i>Guaiacum coulteri</i> A.Gray	Zygophyllaceae	Zygophyllales	Chamela	24.2	4.8	115.24	0.65	0.57	4167.7
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	Malvales	Chamela	24.8	6.5	114.69	0.67	0.94	9034.2
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin	Hernandiaceae	Laurales	Chamela	15.6	7.3	36.77	0.37	0.49	2003.4
<i>Hedyosmum mexicanum</i> C.Cordem.	Chloranthaceae	Chloranthales	Los Tuxtlas	30.2	11.2	131.20	0.58	1.03	25428.2
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Malvaceae	Malvales	Chamela	22.9	10.1	196.22	0.57	0.57	6884.7
<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers	Menispermaceae	Ranunculales	Los Tuxtlas	17.8	9.5	121.22	0.76	0.69	5457.7
<i>Ilex costaricensis</i> Donn.Sm.	Aquifoliaceae	Aquifoliales	Los Tuxtlas	38.2	21.0	329.87	0.79	0.63	48775.3
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose	Convolvulaceae	Solanales	Chamela	29.9	11.0	359.63	0.44	0.37	9453.3
<i>Iresine arbuscula</i> Uline & W.L.Bray	Amaranthaceae	Caryophyllales	Los Tuxtlas	78.0	22.0	479.96	0.35	0.54	186435.9
<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	Caricaceae	Brassicales	Chamela	71.6	12.4	30.79	0.28	0.16	26340.0
<i>Jatropha standleyi</i> Steyerl.	Euphorbiaceae	Malpighiales	Chamela	37.6	6.6	43.81	0.21	0.24	5383.8
<i>Juniperus deppeana</i> Steud.	Cupressaceae	Pinales	El Chico	55.7	12.8	687.94	0.56	1.10	107045.1

<i>Liquidambar styraciflua</i> L.	Altingiaceae	Saxifragales	Los Tuxtlas	74.5	17.9	1574.94	0.91	0.99	249506.8
<i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb.	Sabiaceae	Proteales	Los Tuxtlas	25.1	7.8	89.27	0.65	0.99	12081.0
<i>Moringa oleifera</i> Lam.	Moringaceae	Brassicales	Chamela	29.9	7.5	124.11	0.34	0.39	6263.5
<i>Moringa stenopetala</i> (Baker f.) Cufod.	Moringaceae	Brassicales	Chamela	40.4	9.2	389.10	0.24	0.39	14620.5
<i>Nectandra ambigens</i> (S.F.Blake) C.K.Allen	Lauraceae	Lurales	Los Tuxtlas	39.1	21.0	451.68	0.63	0.94	75233.6
<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	Malvaceae	Malvales	Los Tuxtlas	43.3	22.0	1307.56	0.44	0.66	68515.4
<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	Euphorbiaceae	Malpighiales	Los Tuxtlas	32.8	17.1	272.38	0.56	0.88	41709.0
<i>Perrottetia longistylis</i> Rose	Dipentodontaceae	Huerteales	Los Tuxtlas	35.6	14.0	399.38	0.65	1.61	72737.6
<i>Persea schiedeana</i> Nees	Lauraceae	Lurales	Los Tuxtlas	39.0	20.0	751.88	0.79	3.13	367255.2
<i>Pinus ayacahuite</i> Ehrenb. ex Schltdl.	Pinaceae	Pinales	El Chico	64.9	26.3	1332.15	0.47	0.62	169711.9
<i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. & Cham.	Pinaceae	Pinales	El Chico	66.8	35.5	1786.94	0.57	0.99	375604.7
<i>Pinus teocote</i> Schied. ex Schltdl. & Cham.	Pinaceae	Pinales	El Chico	40.7	14.8	394.04	0.44	0.93	49788.8
<i>Piper amalago</i> L.	Piperaceae	Piperales	Los Tuxtlas	13.7	6.7	53.54	0.57	0.82	2259.1
<i>Piranhea mexicana</i> (Standl.) Radcl.-Sm.	Picrodendraceae	Malpighiales	Chamela	31.2	20.0	541.87	0.60	0.67	19742.4
<i>Plumeria rubra</i> L.	Apocynaceae	Gentianales	Chamela	12.7	6.3	5.88	0.31	0.40	858.4
<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	Rosales	Los Tuxtlas	45.2	21.8	1126.03	0.58	0.65	70039.5
<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E.Moore & Stearn	Sapotaceae	Ericales	Los Tuxtlas	73.2	21.5	997.52	0.79	2.06	599263.5
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	Pinaceae	Pinales	El Chico	52.2	24.0	1077.96	0.48	0.81	89989.0
<i>Psidium sartorianum</i> (O.Berg) Nied.	Myrtaceae	Myrtales	Chamela	25.8	7.7	210.33	0.85	1.38	14679.3
<i>Quercus crassifolia</i> Bonpl.	Fagaceae	Fagales	El Chico	35.3	16.0	514.71	0.54	1.11	49299.8
<i>Quercus mexicana</i> Bonpl.	Fagaceae	Fagales	El Chico	45.8	15.0	266.83	0.61	1.29	96554.3
<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	Violaceae	Malpighiales	Los Tuxtlas	13.0	7.1	84.08	0.64	0.64	2008.0
<i>Roseodendron donnell-smithii</i> (Rose) Miranda	Bignoniaceae	Lamiales	Chamela	38.2	12.7	663.39	0.38	0.44	20322.3
<i>Roupala montana</i> Aubl.	Proteaceae	Proteales	Los Tuxtlas	52.5	21.0	822.47	1.03	2.41	231333.6
<i>Sambucus canadensis</i> L.	Adoxaceae	Dipsacales	Los Tuxtlas	33.7	8.7	127.36	0.54	0.71	17929.8
<i>Saurauia yasicae</i> Loes.	Actinidiaceae	Ericales	Los Tuxtlas	27.7	7.5	155.61	0.53	0.51	6933.6
<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.	Siparunaceae	Lurales	Los Tuxtlas	14.6	6.7	39.35	0.56	1.09	3828.4
<i>Sloanea petenensis</i> Standl. & Steyerm.	Elaeocarpaceae	Oxalidales	Los Tuxtlas	33.4	11.0	228.71	0.96	1.17	36766.1
<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose ex J.D.Sm.	Apocynaceae	Gentianales	Los Tuxtlas	20.7	12.1	282.82	0.78	0.82	10535.6
<i>Taxus globosa</i> Schltdl.	Taxaceae	Pinales	El Chico	34.1	7.8	166.40	0.50	0.69	15301.4
<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G.Don	Staphyleaceae	Crossosomatales	Los Tuxtlas	32.8	10.0	429.62	0.58	0.86	23040.6
<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	Myristicaceae	Magnoliales	Los Tuxtlas	51.2	20.0	1514.74	0.71	1.32	171320.2
<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Vochysiaceae	Myrtales	Los Tuxtlas	49.0	14.6	647.45	0.56	1.01	88153.0
<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell	Celastraceae	Celastrales	Los Tuxtlas	71.6	17.0	1849.07	1.03	3.28	576448.2
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	Rutaceae	Sapindales	Chamela	43.9	16.0	501.08	0.49	0.51	38691.8

Total de especies por sitio: El Chico = 14, Chamela = 26, Los Tuxtlas= 37

Tabla 2. Parámetros estadísticos de los dos modelos SMA utilizados.

Modelo SMA	Prueba de pendientes entre sitios	Pendiente (95% IC)	Intercepto (95% IC)	R ²
Concentración de TF por volumen de la albura vs. densidad de la albura	LRT = 14.60 gl = 2, p < 0.005	1.75 (1.48–2.07)	1.60 (1.02–2.18)	0.474
Bosque tropical seco		1.10 (0.84–1.45)	0.21 (–0.42–0.83)	0.552
Bosque templado		1.53 (1.03–2.29)	1.33 (0.06–2.60)	0.572
Bosque tropical húmedo		2.35 (1.80–3.08)	2.72 (1.50–3.40)	0.389
Volumen de la copa vs. RAAP	LRT = 5.63 gl = 2, p = 0.06	0.97 (0.84–1.12)	6.04 (5.69–6.39)	0.609

Notas: El primer modelo SMA tuvo diferencias de pendientes significativas entre los sitios al utilizar la prueba de cociente de verosimilitudes (LRT) mientras que el segundo modelo no. n = 77

Tabla 3. Parámetros estadísticos del modelo OLS que predice el volumen de la copa mediante el diámetro del tallo y la densidad de la albura.

	Parámetro (95% CI)	t	p
Intercepto	6.02 (5.73–6.31)	20.44	< 0.0005
Diámetro del tallo	1.78 (1.61–1.95)	10.41	< 0.0005
Densidad de la albura	0.87 (0.71–1.03)	5.47	< 0.0005
R ²	0.711		

Nota: La t de student prueba si el parámetro estimado es significativamente distinto de cero. n = 77

Discusión

Los resultados sugieren que la variación en el tamaño de la copa para un tamaño del tallo se relaciona significativamente con la variación en la respiración de la albura entre especies. Las especies con estrategias ‘rápidas’ y bajas densidades de la madera tienen copas más pequeñas y menores tasas respiratorias de la albura que especies con estrategias ‘lentas’ y altas densidades de la albura. Los resultados también sugieren una proporcionalidad isométrica entre el volumen de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho entre especies y sitios. Más adelante discuto con mayor detalle estos resultados en torno a la variación en la tasa respiratoria de la albura. Empiezo con la evidencia de que el metabolismo de albura varía radialmente en el tallo.

El metabolismo de la albura no es radialmente uniforme

Las figuras 4 y 5 muestran que la respiración de la albura varía ampliamente con la posición radial en el tallo. En 27 de las 77 especies estudiadas (véase Apéndice), la tasa respiratoria fue notablemente mayor cerca del cámbium vascular que cerca del centro del tallo (Goodwin & Goddard, 1940; Stockfors, 2000; Bowman et al., 2005; Spicer & Holbrook, 2007). Este resultado es congruente con la idea de que procesos celulares

cercanos al cámbium vascular—tales como la división y diferenciación celular y probablemente la regulación osmótica de conducción de agua y reparación de embolismos en la madera (Plavcová & Jansen, 2015)—tienen mayores demandas respiratorias que los procesos celulares de la albura interna—tales como el almacenamiento de almidón y agua (Amthor, 2000). Las curvas respiratorias de las otras 52 especies tuvieron sus puntos más altos de respiración hacia adentro del tallo, lo que potencialmente refleja que pueden haber otros procesos metabólicos con demandas respiratorias—tales como la formación de tilosas o la formación de duramen (Spicer & Holbrook, 2007). En conjunto, estos resultados resaltan el patrón general de que el metabolismo de la albura no es radialmente uniforme (Lachenbruch et al., 2011).

Las especies con una estrategia 'lenta' tienen una alta tasa respiratoria de la albura

La respiración de la albura también varía a lo largo del continuo 'rápido-lento' de estrategias ecológicas, expresado en términos de densidad de la albura. Las figuras 4 y 6 muestran que la tasa respiratoria de la albura está positivamente relacionada con su densidad. Este resultado confirma sugerencias previas de que una madera de alta densidad tiene mayor tasa respiratoria que una madera de baja densidad (Poorter et al., 1990; Meir & Grace, 2002; Pruyn et al., 2003; Bowman et al., 2005).

Esta relación positiva rechaza la noción de que las especies de baja densidad de la madera tienen mayores tasas respiratorias que las especies de alta densidad. Parece razonable esperar que especies de baja densidad de la madera tengan una alta tasa respiratoria dado que frecuentemente tienen células vivas en la albura interna (Carlquist, 1988; Olson & Carlquist, 2001; Carlquist, 2001; Chapotin et al., 2006). El rechazo de esta noción implica que los procesos metabólicos de las células vivas de la albura interna—tales como el almacenamiento del agua y del almidón—tienen bajas demandas respiratorias (véase Amthor, 2000). Este rechazo sugiere que la respiración de la madera no es proporcional al número de células vivas dada la posibilidad en el que una célula de alta densidad pueda tener una mayor tasa respiratoria que varias células de baja densidad.

La relación positiva también rechaza la expectativa de que las especies de baja densidad de la madera deberían de tener mayores tasas respiratorias dado que tienen una mayor fracción de lumen celular por tejido de volumen (Fig. 3A). Es intuitivo pensar que una mayor fracción de lumen celular implica un mayor espacio para albergar un mayor número de mitocondrias, y por tanto mayor respiración (Méndez-Alonzo et al., 2012; Morris et al., 2016). El rechazo de esta noción implica que, aunque una madera de baja densidad tenga mayor fracción de lumen celular (Ziemińska et al., 2013; Ziemińska et al., 2015), parece que una madera de baja densidad tiene relativamente menor número de mitocondrias y/o mitocondrias de relativa baja actividad (Fig. 3B). Esta situación en la madera parece contrastar con la tasa fotosintética de las hojas. Hojas de alta densidad (alta masa foliar por unidad de área) tienen menor tasa fotosintética que hojas de baja densidad, y este patrón ha sido explicado como el resultado de que las hojas de baja densidad tienen mayor fracción de lumen celular, por tanto mayor espacio para albergar un mayor número de cloroplastos (Wright et al., 2004; Shipley et al., 2006). En contraste, parece ser que la relación entre la tasa respiratoria de la madera y la fracción de lumen celular es negativa (Fig 3B).

La tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho es isométricamente proporcional con el volumen de la copa

La proporcionalidad entre el volumen de la copa y RAAP fue isométrica (1:1) entre especies con grandes diferencias en densidad de la madera y entre sitios (Fig. 7). Esta isometría es congruente con la teoría del escalamiento metabólico que establece que la selección natural favorece en las plantas una proporción isométrica entre la tasa de asimilación de carbono—estimado aquí con volumen de la copa—y la tasa de respiración de carbono—estimado aquí a partir de la albura (Niklas & Enquist, 2001; Sibly et al., 2012). La isometría entre el volumen de la copa y RAAP plausiblemente es adaptativa, coherente con el siguiente escenario. Por un lado, un individuo con una excesiva tasa respiratoria de la albura por un volumen de la copa tendría muerte celular en su albura por una falta de suministro de carbono (Gerrish, 1988; Gerrish, 1990). Por otro lado, un individuo con un excesivo volumen de la copa por una tasa respiratoria de la albura probablemente no podría sostener las demandas hidráulicas y mecánicas de su copa masiva. Esta isometría es congruente con el trabajo de Shinozaki et al. (1964) quien establece una isometría entre el área foliar total y el transporte hídrico de la albura a la altura del pecho como consecuencia de un balance funcional hídrico entre la copa y el tallo (véase también Gerrish, 1988). Asimismo, la isometría entre el volumen de la copa y RAAP sugiere que la selección favorece un balance de carbono entre la fotosíntesis de la copa y la respiración de la albura.

Especies con estrategias ‘lentas’ tienen copas más grandes para un tamaño del tallo

Mis resultados sugieren que, para un tamaño del tallo, especies con estrategias ‘lentas’ y altas densidades de la madera tienen volúmenes de la copa más grandes que especies con estrategias ‘rápidas’ y bajas densidades de la madera (Fig. 8 y 10). Esta comparación es congruente con la relación positiva entre la tasa respiratoria de la albura y la densidad de la albura (Fig. 6) dado que especies con estrategias ‘lentas’ y copas grandes mantienen mayores tasas respiratorias de la albura que especies con estrategias ‘rápidas’ y copas pequeñas. La relación entre el volumen de la copa, la tasa respiratoria de la albura y la densidad de la albura plantean la pregunta de cuál podría ser la causa funcional que explique por qué los árboles con madera de alta densidad tienen copas más grandes.

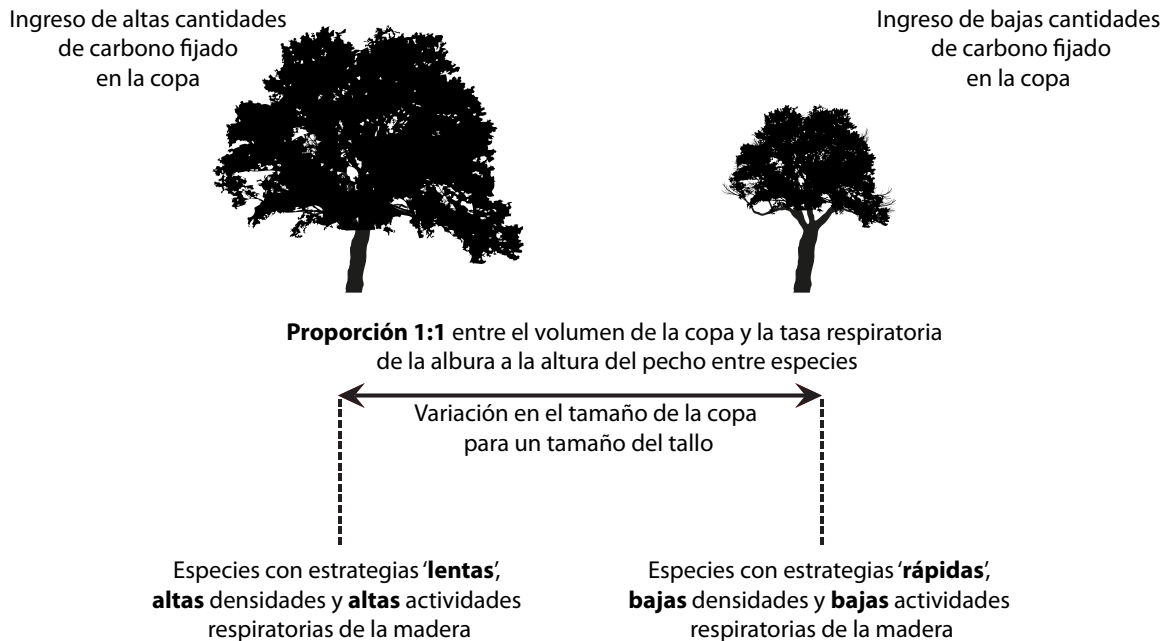


Figura 10. Para un tamaño del tallo, especies con estrategias ‘lentas’ y altas densidades de la madera tienen copas más grandes que especies con estrategias ‘rápidas’ y bajas densidades de la madera (Fig. 8). Esta diferencia entre especies es en parte debido a que especies con estrategias ‘lentas’ tienen mayores tasas respiratorias en su madera (Fig. 4 y 6). A través de esta comparación entre estrategias, el volumen de la copa es isométricamente proporcional a RAAP (Fig. 7).

El valor funcional de una alta densidad de la madera no es claro de acuerdo a Larjarvaara & Muller-Landau (2010 y 2012) quienes contrargumentan que el valor funcional sea por razones mecánicas, hidráulicas o de resistencia al decaimiento químico. Ellos argumentan que la posible razón es que la madera de alta densidad tiene menor tasa de respiración, por tanto menor gasto de carbono para la planta. Sin embargo sucede lo contrario dada la relación positiva entre la tasa respiratoria de albura y su densidad (Fig. 6).

Una posible explicación del valor funcional tiene que ver con los efectos de la selección natural y la recuperación de costos de construcción de carbono a lo largo del continuo ‘rápido-lento’ de estrategias ecológicas. Especies con baja densidad de la madera invierten poco carbono por unidad de volumen de tejido, y posiblemente recuperan fotosintéticamente esa inversión de carbono relativamente rápido. En contraste, recuperar los costos de construcción de carbono para una madera de alta densidad potencialmente requiere mayor tiempo fotosintético. En esta situación, las células de madera de baja densidad requieren menor mantenimiento celular debido a una baja presión de selección hacia longevidades altas en maderas de bajo costo. Por otro lado, la selección favorecería longevidades altas en maderas de alta densidad, y por tanto una mayor tasa respiratoria asociada con una alta tasa de mantenimiento celular requerida para una alta longevidad ¿De qué manera se relaciona una alta tasa respiratoria con una alta tasa de mantenimiento celular?

Una alta tasa respiratoria de la madera potencialmente disminuye la mortalidad relacionada con la escasez de recursos y los disturbios ambientales—tales como suelos de bajo nitrógeno o daño mecánico en los tejidos (Lambers et al., 1998; Poorter et al., 2010)—debido a que el recambio de proteínas y la toma activa de iones dependen crucialmente de la respiración de carbono en el mantenimiento celular (Penning de Vries, 1975; Amthor, 2000; Cannell & Thornley, 2000; Bouma 2005; Lambers et al., 2008). El recambio de proteínas mantiene las proteínas necesarias para óptimas respuestas fisiológicas a cambios ambientales (Vierstra, 1993). La toma activa de iones promueve la toma de recursos y mantiene el gradiente de concentración de solutos entre membranas, el cual es frecuentemente afectado por disturbios (Penning de Vries, 1975; Lambers et al., 1998). De esta manera, la tasa respiratoria plausiblemente está en función del tiempo requerido para recuperar las inversiones de carbono para un volumen de tallo dado, lo que ayuda a entender porqué la tasa respiratoria es menor en tallos con baja densidad de la madera.

La relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura varía entre ambientes

A pesar de haber descrito un patrón general de la relación entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura entre especies, los resultados también muestran diferencias significativas en los valores de tasa respiratoria-densidad de la albura entre comunidades (Fig. 6). La Figura 6 sugiere que las especies del bosque tropical húmedo tienen tasas respiratorias de la albura más altas que las especies del bosque templado y mucho más altas que las especies del bosque tropical seco. Dado que el bosque tropical húmedo y el bosque tropical seco tienen relativamente valores similares de temperatura media anual, altitud y latitud (véase Método), es posible que el principal conductor ambiental de la tasa respiratoria de la albura sea la disponibilidad de agua, estimada como precipitación pluvial. La tasa respiratoria de la albura varía con la disponibilidad de agua posiblemente como una consecuencia de que el agua es esencial en la fijación de carbono que es consumido después en la respiración.

Conclusiones

- 1) En este proyecto implementé un nuevo método para cuantificar la respiración celular de carbono de una manera práctica, en términos de material y equipo, en comparación, por ejemplo, con cámaras de respiración. La practicidad de este método me permitió poder examinar patrones de variación en la respiración de la albura en un gran número de plantas leñosas.
- 2) Para un diámetro del tallo dado, las especies con una estrategia ‘rápida’ y baja densidad de la madera tiene un volumen de la copa menor que las especies con una estrategia ‘lenta’ y alta densidad de la madera. Esto sugiere que copas grandes mantienen mayores tasas respiratorias de tallo que copas pequeñas. Una posible explicación para este patrón entre especies se explica en el siguiente punto.
- 3) La tasa respiratoria de la albura está positivamente correlacionada con la densidad de la albura. Esto implica que la tasa respiratoria es inversamente proporcional a la fracción de lumen celular en un volumen de madera dado. Esta relación sugiere la posibilidad de que

una sola célula de alta densidad puede respirar más que varias células de baja densidad. Esta relación positiva es potencialmente el resultado de la selección natural favoreciendo rápidas recuperaciones de costo de carbono por volumen de tejido, con bajas longevidades y bajas tasas de mantenimiento celular, en especies con baja densidad de la madera. Por otro lado, se favorecen lentas recuperaciones de costo de carbono, con altas longevidades y tasas de mantenimiento celular, en especies de alta densidad.

4) El volumen de la copa es isométricamente proporcional a la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho entre especies y entre ambientes. Esta isometría, aparentemente “universal”, sugiere que la selección natural favorece una proporcionalidad 1:1 entre la tasa fotosintética de la copa y la tasa respiratoria del tallo.

5) La respiración de la albura varía ampliamente entre especies. Esta variación radial sugiere que el metabolismo de la albura no es radialmente uniforme.

6) La relación entre la tasa respiratoria de la albura y la densidad de la albura varía entre sitios, en la cual sugiero que las especies de ambientes con alta disponibilidad de agua tienen mayores tasas respiratorias de la albura que las especies de ambientes de baja disponibilidad de agua.

7) Este trabajo ofrece puntos relevantes para diversas teorías de distintos campos de conocimiento—tales como la ecofisiología o la productividad ecosistémica—debido a la importancia del tamaño de la copa como unidad fijadora de carbono. Saber que las especies de lento crecimiento tienen mayores ingresos de carbono por unidad de tallo o saber que las especies con alta densidad de la madera reflejan fracciones potencialmente grandes dentro de la productividad primaria de carbono de cualquier paisaje, son ejemplos de contribuciones que puede tener este trabajo.

Perspectivas

Este trabajo ofrece la idea de que la variación en respiración de la albura es relevante para distintos procesos evolutivos, ecológicos, fisiológicos y anatómicos de las plantas leñosas:

- El paso que sigue ante la gran variación radial del metabolismo de la albura entre especies es el de determinar y enlistar los distintos procesos celulares de la albura asociados con su posición radial—procesos tales como la división y la diferenciación celular, la producción de duramen, la formación de tilosas, la regulación osmótica en la conducción de agua y la reparación de embolismos, la producción y el almacenamiento de el agua y el almidón.

- La respiración de la albura refleja consumo de carbono y, potencialmente, refleja longevidad celular mediante altas tasas de mantenimiento celular que demandan altas tasas de respiración. Esta idea sugiere que el valor funcional de una alta densidad de la madera es su alta tasa respiratoria. Esta idea sugiere determinar experimentalmente las relaciones de distintas formas de disturbio ambiental contra la adecuación de distintas especies con densidades de tejido contrastantes (véase Poorter et al., 1990; Poorter & Remkes, 1990; Lambers et al., 2008; Poorter et al., 2010).

· Las especies con estrategias ‘rápidas’ tienen menor respiración de la albura que las especies con estrategias ‘lentas’. Esta evidencia ofrece explorar la causalidad de por qué las especies con estrategias ‘rápidas’ tienen mayor tasa de crecimiento, mayor fecundidad y menor longevidad que las especies con estrategias ‘lentas’ (Adler et al., 2014). Esto es, a qué se puede deber que la respiración de la albura potencialmente tiene efectos sobre la adecuación de las plantas leñosas (Price et al., 2012). Asimismo, falta examinar cómo aplica esta causalidad entre respiración y estrategia ecológica en formas de vida que no son coherentes con el patrón de bajas densidades de tejido con rápidas tasas de crecimiento—como lo son las cactáceas u otras formas de vida suculentas—y en ambientes distintos a los de este trabajo—como lo son las especies que viven en la tundra o el desierto (Reich et al., 2003).

· La proporcionalidad isométrica entre el volumen de la copa y la tasa respiratoria de la albura a la altura del pecho es congruente con un balance isométrico, metabólico y funcional entre la copa y el tallo (Shinozaki et al., 1964; Gerrish, 1988; Gerrish, 1990; Niklas & Enquist, 2001; Sibly et al., 2012). Sin embargo, falta mejorar estequiométricamente las estimaciones de fijación de carbono total en copa y respiración de carbono total del individuo para determinar con más validez el tipo de balance metabólico de carbono entre la copa y el tallo. Este mejoramiento implica un trabajo colosal para árboles muy grandes pues hay que medir el área de todas las hojas del individuo así como medir la variación respiratoria radial y vertical de toda la albura.

· La relación positiva entre la tasa respiratoria y la densidad de la albura sugiere que la respiración es inversamente proporcional a la fracción de lumen celular en un volumen de madera (Morris et al., 2016). Esta evidencia ofrece la idea de probar anatómicamente si las especies con alta densidad de la madera tienen mayor número de mitocondrias por volumen de tejido que las especies con baja densidad de la madera.

Referencias

- Adler PB et al. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. PNAS 111: 740–745.
- Amthor JS. 2000. The McCree–de Wit–Penning de Vries–Thornley respiration paradigms: 30 years later. Ann. Bot. 86: 1–20.
- Apel K, Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annu. Rev. Plant Biol. 55: 373–399.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Bot. J. Linn. Soc. 161: 105–121.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. Evolution 57: 717–745.
- Bouma TJ. 2005. Understanding plant respiration: separating respiratory components versus a process-based approach en Plant respiration: from cell to ecosystem, Lambers H, Ribas-Carbo M [eds.], Springer, Germany.
- Bowman WP et al. 2005. Sap flow rates and sapwood density are critical factors in within- and between-tree variation in CO₂ efflux from stems of mature *Dacrydium cupressinum* trees. New Phytol. 167: 815–828.
- Burden RL, Faires JD. 2010. Numerical analysis. 9th edition. Cengage Learning, Boston, USA.

- Cannell MGR, Thornley JHM. 2000. Modelling the components of plant respiration: some guiding principles. *Ann. Bot.* 85: 45–54.
- Carlquist S. 1988. Tracheid dimorphism: a new pathway in evolution of imperforate tracheary elements. *Aliso* 12: 103–118.
- Carlquist S. 2001. Comparative wood anatomy. 2nd edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Chapotin SM, Razanameharizaka JH, Holbrook NM. 2006. A biomechanical perspective on the role of large stem volume and high water content in baobab trees (*Adansonia* spp.; Bombacaceae). *Am. J. Bot.* 93: 1251–1264.
- Durán E, Balvanera P, Lott E, Segura G, Pérez-Jiménez A, Islas A, Franco M. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación en Historia Natural de Chamela, Noguera FA, Vega Rivera JH, García Aldrete AN, Quesada Avendaño M [eds.], Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Enquist BJ et al. 2007. A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra.
- Enquist BJ, Niklas KJ. 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science* 295: 1517–1520.
- Evans JR. 1998. Photosynthetic characteristics of fast- and slow-growing species en Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences, Lambers H, Poorter H, van Vuuren MMI [eds.], Backhuys, Netherlands.
- Gartner BL. 2000. Distribution and vitality of xylem rays in relation to tree leaf area in Douglas-fir. *IAWA* 21: 389–401.
- Gartner BL. 2002. Sapwood and inner bark quantities in relation to leaf area and wood density in Douglas-fir. *IAWA* 23: 267–285.
- Gerrish G. 1988. An explanation of natural forest dieback on the “pipe model” analogy. *GeoJournal* 17: 295–299.
- Gerrish G. 1990. Relating carbon allocation patterns to tree senescence in *Metrosideros* forests. *Ecology* 71: 1176–1184.
- Goodwin RH, Goddard DR. 1940. The oxygen consumption of isolated woody tissues. *Am. J. Bot.* 27: 234–237.
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M, Dirzo R, Núñez-Farfán J. 1999. La vegetación en Historia Natural de Los Tuxtlas, González Soriano E, Dirzo R, Vogt RC [eds.], Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Köstner B, Falge E, Tenhunen JD. 2002. Age-related effects on leaf area/sapwood area relationships, canopy transpiration and carbon gain of Norway spruce stands (*Picea abies*) in the Fichtelgebirge, Germany. *Tree Physiol.* 22: 567–574.
- Lachenbruch B, Moore JR, Evans R. 2011. Radial variation in wood structure and function in woody plants, and hypotheses for its occurrence. *Tree Physiol.* 4: 121–163.
- Lachenbruch B, McCulloh KA. 2014. Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell tissue, or whole plant. *New Phytol.* 204: 747–764.
- Larjavaara M, Muller-Landau HC. 2010. Rethinking the value of high wood density. *Func. Ecol.* 24: 701–705.
- Larjavaara M, Muller-Landau HC. 2012. Still rethinking the value of high wood density. *Am. J. Bot.* 99: 165–168.
- Lambers H, Scheurwater I, Mata C, Nagel OW. 1998. Root respiration of fast- and slow-growing plants, as dependent on genotype and nitrogen supply: a major clue to the functioning of slow-growing plants en Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences, Lambers H, Poorter H, van Vuuren MMI [eds.], Backhuys, Netherlands.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL. 2008. Plant physiological ecology. 2nd edition. Springer, Germany.

- Mahli Y, Baldocchi DD, Jarvis PG. 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant, Cell & Environ.* 22: 715–740.
- Méndez-Alonzo R, Paz H, Cruz Zuluaga R, Rosell JA, Olson ME. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397–2406.
- Meir P, Grace J. 2002. Scaling relationships for woody tissue respiration in two tropical rain forests. *Plant, Cell & Environ.* 25: 963–973.
- Michaletz ST et al. 2014. Convergence of terrestrial plant production across global climate gradients. *Nature* 512: 39–52.
- Millar AH, Whelan J, Soole KL, Day DA. 2011. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62: 79–104.
- Morris et al. 2016. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* 209: 1553–1565.
- Niklas KJ, Cobb ED. 2008. Evidence for ‘diminishing returns’ from the scaling of stem diameter and specific leaf area. *Am. J. Bot.* 95: 549–557.
- Niklas KJ, Enquist BJ. 2001. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *PNAS* 98: 2922–2927.
- Olson ME, Carlquist S. 2001. Stem and root anatomical correlations with life form diversity, ecology, and systematics in *Moringa* (Moringaceae). *Bot. J. Lin. Soc.* 135: 315–348.
- Olson ME, Aguirre-Hernández R, Rosell JA. 2009. Universal foliage-stem scaling across environments and species in dicot trees: plasticity, biomechanics and Corner’s rules. *Ecol. Lett.* 12: 210–219.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 40: 877–884.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Peters J, Lanham B. 2005. Tetrazolium testing handbook. Association of Official Seed Analysis, USA.
- Penning de Vries FWT. 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.* 39: 77–92.
- Plavcová L, Jansen S. 2015. The role of xylem parenchyma in the storage and utilization of nonstructural carbohydrates en *Functional and ecological xylem anatomy*, Hacke U [ed.], Springer, Switzerland.
- Pretzsch H, Dieler J. 2012. Evidence of variant intra- and interspecific scaling of tree crown structure and relevance for allometric theory. *Oecologia* 169: 637–649.
- Price CA et al. 2012. Testing the metabolic theory of ecology. *Ecol. Lett.* 15: 1465–1474.
- Poorter H, Remkes C. 1990. Leaf are ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553–559.
- Poorter H, Remkes C, Lambers H. 1990. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant. Physiol.* 94: 621–627.
- Poorter L, Kitajima K, Mercado P, Chubiña J, Melgar I, Prins HHT. 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91: 2613–2627.
- Pruyn ML, Harmon ME, Gartner BL. 2003. Stem respiratory potential in six softwood and four hardwood tree species in the Central Cascades of Oregon. *Oecologia* 137: 10–21.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Reich PB et al. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant Sci.* 164: 143–164.
- Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *J. Ecol.* 102: 275–301.
- Revell LJ. 2010. Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Met. Ecol. Evol.* 1: 319–329.

- Revell LJ. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Met. Ecol. Evol.* 1: 319–329.
- Ruf M, Brunner I. 2003. Vitality of tree fine roots: reevaluation of the tetrazolium test. *Tree Physiol.* 23: 257–263,
- Ryan MG. 1990. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinus contorta* and *Picea engelmannii*. *Can. J. For. Res.* 20: 48–57.
- Ryan MG et al. 1994. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. *Oecologia* 3: 213–220.
- Selaya NG, Anten NPR. 2010. Leaves of pioneer and later-successional trees have similar lifetime carbon gain in tropical secondary forest. *Ecology* 91: 1102–1113.
- Shinozaki K, Yoda K, Kazuo H, Kira T. 1964. A quantitative analysis of plant form—the pipe model theory. I. Basic analyses. *Jap. J. Ecol.* 14: 97–105.
- Shipley B et al. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535–541.
- Sibly RM, Brown JH, Kodric-Brown A. 2012. *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley & Sons, Oxford, England.
- Smith RJ. 2009. Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. *Am. J. Phys. Antr.* 140: 476–486.
- Spicer R, Holbrook NM. 2007. Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: does metabolic activity decline with cell age? *Plant, Cell & Environ.* 30: 934–943.
- Stephenson NL et al. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507: 90–93.
- Stockfors J. 2000. Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modelings and scale-up. *Tree Physiol.* 20: 1057–1062.
- Teskey RO et al. 2008. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytol.* 177: 17–32.
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. *Xylem structure and the ascent of sap*. 2nd edition. Springer, Germany.
- van der Sande MT, Zudeima PA, Sterck F. 2015. Explaining biomass growth of tropical canopy trees: the importance of sapwood. *Oecologia* 177: 1145–1155.
- Vierstra RD. 1993. Protein degradation in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 358–410.
- Villavicencio M, Pérez B, Marmolejo I, Pérez F. 1992. Programa de manejo del Parque Nacional El Chico. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Mexico.
- Warton DI, Weber NC. 2002. Common slope tests for errors-in-variables models. *Biom. J.* 44: 161–174.
- Warton DI et al. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol. Rev.* 81: 259–291.
- Warton DI, Duursma RA, Falster DS, Taskinen S. 2012. smatr 3 – an R package for estimation and inference about allometric lines. *Met. Ecol. Evol.* 3: 257–259.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics* 24: 2098–2100.
- West GB, Enquist BJ, Brown JH. 2009. A general quantitative theory of forest structure and dynamics. *PNAS* 106: 7040–7045.
- Wikström N, Savolainen V, Chase MW. 2001. Evolution of angiosperms: calibrating the family tree. *Proc. R. Soc. B* 268: 2211–2220.
- Williamson GB, Wiemann MC. 2010. Measuring wood specific gravity...correctly. *Am. J. Bot.* 97: 519:524.
- Wright IJ et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- Wright IJ et al. 2006. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiol. Plant.* 127: 445–456.

- Ziemińska K, Butler DW, Gleason SM, Wright IJ, Westoby M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *Ann. Bot.* 5: plt046; doi:10.1093/aobpla/plt046.
- Ziemińska K, Westoby M, Wright IJ. 2015. Broad anatomical variation within a narrow wood density range—A study of twig wood across 69 Australian angiosperms. *PLoS ONE* 10: e0124892. doi:10.1371/journal.pone.0124892.

Apéndice. Láminas de curvas radiales respiratorias de las 77 especies estudiadas. Todas las muestras de tejido seccionadas de los núcleos de la albura tuvieron el mismo volumen (véase Método). La escala de colores que está abajo en cada lámina representa la densidad de la albura. Las especies marcadas con una estrella tienen su mayor punto de respiración cerca del cámbium vascular, congruente con el patrón de ‘decaimiento’ documentado por trabajos previos (véase Discusión).

