

Universidad de Panamá
Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología

Escuela de Biología
Departamento de Ciencias Ambientales

Abundancia del parénquima y su relación con variables climáticas y ecológicas en el
Bosque Seco de Panamá

Presentado por
Roxana Lizbeth Alveo Rodríguez

Trabajo de graduación presentado
como requisito para optar por el título
de Licenciatura en Biología con
orientación en Biología Ambiental

Panamá, República de Panamá

2021



TRIBUNAL EXAMINADOR

Título

**Abundancia del parénquima y su relación con variables climáticas y ecológicas
en el Bosque Seco de Panamá**

Por

Roxana Lizbeth Alveo Rodríguez

8-902-2187

Proyecto de graduación presentado como requisito parcial para optar por el título de
Licenciada en Biología con orientación en Biología Ambiental

Profesora Oris Rodríguez Reyes PhD
Tutora (preside)

Profesor Ariel Magallón PhD
Jurado

Profesor Carlos Villareal
Jurado

DEDICATORIA

A mis padres Roberto Alveo y Elizabeth Rodríguez

A mis abuelos Juvencia Morán, Santos Rodríguez y Felicia Aguilar

AGRADECIMIENTOS

A Dios.

A la Dra. Oris Rodríguez Reyes por darme un tema de tesis, brindarme el material de estudio y por guiarme en el desarrollo de este proyecto. Agradezco por todos sus comentarios y enseñanzas profesora. Le agradezco infinitamente por la oportunidad de permitirme colaborar con usted y por su apoyo para participar en demás cursos y congresos. De verdad que muchas gracias Profe.

Al profesor Ariel Magallón por apoyarme en el desarrollo de mi proyecto de tesis, por brindarme su ayuda incondicional en los análisis estadísticos, por su confianza y también por su apoyo para participar en demás cursos. Infinitas gracias Prof.

Al profesor Carlos Villareal por su apoyo y comentarios, por mostrar mucho entusiasmo e interés cuando le propuse ser parte de mis asesores, agradezco por transmitirme esa alegría profesor. Muchas gracias.

A mis amigos y compañeros, primeramente, a Eduardo Leiva por recomendarme con la profesora. Ha sido la mejor oportunidad y te lo agradezco muchísimo.

A mis amigos, en especial a William, sin muchas palabras, eres de las mejores personas que conozco y más que mi amigo, eres mi hermano de otra madre. A Teresa, Dionel y Vargas, ustedes son personas grandiosas y los quiero bastante. A todos, gracias por ser los mejores amigos.

A mis padres Elizabeth y Roberto, a mis hermanos Vianca y Fabián, a mis abuelos Juvencia y Santos, a mi abuela Felicia. Gracias por todo. Infinitas gracias familia.

ÍNDICE

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
ÍNDICE.....	iii
ÍNDICE DE CUADROS.....	v
ÍNDICE DE FIGURAS.....	vi
RESUMEN.....	viii
ABSTRACT.....	xi
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Formación de la madera	1
1.2 Funciones de los tejidos en la madera	1
1.3 Caracteres anatómicos de la madera e interpretaciones ecológicas	2
1.4 Bosques secos tropicales.....	3
CAPÍTULO II. MARCO TEÓRICO	5
CAPÍTULO III. MATERIALES Y MÉTODOS	8
3.1 Características del sitio de estudio.....	8
3.2 Preparación de muestras	9
3.3 Recopilación de datos	9
3.3.1 Sección de análisis de imágenes	10
3.3.2 Datos físicos	11
3.4 Análisis estadísticos.....	12
3.4.1 Análisis de varianza unidireccional (ANOVA)	12
3.4.2 Comparación por pares de Tukey.....	12
3.4.3 Análisis de correlación	12
3.4.4 Análisis de componentes principales	12

CAPÍTULO IV. RESULTADOS	14
4.1 Rangos de precipitación en el Bosque Seco Tropical	14
4.2 El Bosque Seco de Panamá y la fracción de parénquima axial y radial.....	18
4.3 Distribución de los principales componentes en el xilema secundario	23
4.4 Análisis de componentes principales del Bosque Seco	27
4.5 Densidad de la madera	30
4.6 Gravedad específica	35
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN	37
5.1 Abundancia de parénquima axial y parénquima radial en los árboles del Bosque Seco de Panamá e interpretaciones ecológicas.....	37
5.2 El parénquima radial en las estrategias de vida de los árboles del Bosque Seco.	39
5.3 Distribución de células en el xilema secundario y análisis de las relaciones de compensación	41
5.4 Inferencias ecológicas de la estructura anatómica de los árboles del Bosque Seco	44
5.4.1 Respuestas hidráulicas.....	44
5.4.2 Relación entre el parénquima axial y radial y la densidad de la madera	46
5.5 La densidad de la madera como estrategia ecológica de los árboles del Bosque Seco	47
5.6 Gravedad específica	49
CONCLUSIÓN	51
RECOMENDACIONES	53
REFERENCIAS	54

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Lista de las familias y especies estudiadas en el Bosque Tropical de Panamá	13
Cuadro 2. Comparación por pares de Tukey	16
Cuadro 3. Composición florística presente en las localidades de estudios seccionadas en dos grupos de estaciones basados en sus rangos de precipitación.....	17
Cuadro 4. Correlación de rango de Spearman entre las fracciones de tejido de tres tipos principales de células de xilema, que se analizaron para cuatro localidades (Achetines, Coronado, Las Tablas y Sarigua)	25
Cuadro 5. Agrupación por categorías (IAWA Committee, 1989) de Frecuencia de vasos (FV), diámetro de vasos y longitud de elementos de los vasos	28
Cuadro 6. Tabla resumen del PCA para del BST	30

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de las zonas de vida de Panamá según Holdridge.....	8
Figura 2. Sección transversal del xilema del tronco de <i>Genipa americana</i> (L.).....	10
Figura 3. Prueba de conceptos para el área foliar de los árboles de bosque seco ..	11
Figura 4. Precipitación en el Bosque Seco de Panamá.....	14
Figura 5. Precipitación mensual y precipitación acumulada promedio de las localidades	15
Figura 6. Fracción de parénquima en las localidades	19
Figura 7. Gráfico de barras apiladas mostrando la contribución de parénquima radial y axial por familia en las localidades	20
Figura 8. Gráfico de barras apiladas mostrando la contribución de parénquima axial y radial por familia en el BST de Panamá	22
Figura 9. Distribución de parénquima radial (PR) y parénquima axial (PA) por estación	23
Figura 10. Distribución de los principales elementos que constituyen el xilema secundario de los árboles del bosque seco de Panamá	24
Figura 11. Diagrama ternario y la distribución de los tres tejidos principales en la madera	25

Figura 12. Arreglos de parénquima	26
Figura 13. Relación entre la seguridad y la eficiencia en el transporte del agua en el xilema de las plantas del Bosque Seco de Panamá.....	28
Figura 14. Análisis de componentes principales de las variables anatómicas de los árboles en el bosque seco tropical	29
Figura 15. Densidad de madera por familia para las especies del Bosque Seco de Panamá	32
Figura 16. Relación entre la densidad de madera y el porcentaje de parénquima radial	33
Figura 17. Relación entre la densidad de madera y el porcentaje de parénquima axial	34
Figura 18. Comparación entre la densidad de la madera en los árboles de BCI y las maderas del Bosque Seco de Panamá	35

RESUMEN

Abundancia del parénquima y su relación con variables climáticas y ecológicas en el Bosque Seco de Panamá

La madera es un tejido que nos proporciona información sobre las estrategias y respuestas adaptativas de los árboles. Estudiando anatomía de madera podemos conocer cómo responden las plantas a los cambios ambientales. Gracias a recientes estudios, sabemos que el parénquima juega un papel crucial en las estrategias de vida de un árbol para adaptarse a su ambiente. En este estudio, nuestro objetivo es estudiar la relación entre la proporción del parénquima axial y radial con distintos caracteres anatómicos y los índices de vulnerabilidad y mesomorfía en árboles del Bosque Seco de Panamá. Se colectaron núcleos de 10 mm de diámetro en árboles de cuatro localidades: Coronado, Achotines, Las Tablas y Sarigua. Se prepararon secciones permanentes transversales, tangenciales y radiales. Se tomaron fotografías de alta resolución para medir las variables cuantitativas, como diámetro tangencial de vasos, frecuencia de vasos, longitud y frecuencia de radios por milímetro lineal, diámetro tangencial de la pared y lumen de las fibras. Con el método de conteo de puntos, se calculó el porcentaje de parénquima en 27 especies (48 individuos). Se aplicaron análisis de Correlación de Pearson y Spearman para identificar asociación entre distintas variables anatómicas de la madera, variables físicas de los árboles (Altura, DAP) y su relación con las condiciones climáticas. De igual manera se aplicaron análisis multivariantes como ACP (Análisis de Componentes Principales). Los resultados obtenidos en este estudio enriquecen nuestro conocimiento sobre los bosques secos de Panamá, un bioma poco estudiado y altamente amenazado por la ocupación humana. Es importante llamar la atención sobre estos bosques y establecer prioridades en la conservación y protección de estos al mismo tiempo que comprender los posibles efectos del cambio climático en los bosques neotropicales.

ABSTRACT

Parenchyma abundance and its relationship with climatic and ecological variables in the Panamá Dry Forest

Wood is a tissue that provides us with information about the adaptive strategies and responses of trees to environmental changes. We can learn how plants respond to these changes, by studying wood anatomy. Thanks to recent studies, we know that the parenchyma plays a crucial role in the life strategies of a tree. In this study, our objective is to study the relationship between the proportion of axial and radial parenchyma with different anatomical characters and the vulnerability and mesomorphy indexes in trees from the Panama Dry Forest. 10 mm diameter cores were collected in four localities: Coronado, Achotines, Las Tablas, and Sarigua. Permanent radial, transverse, and tangential sections were prepared to measure quantitative variables such as vessel diameter, vessel frequency, length, and frequency of ray per linear millimeter, tangential wall diameter, and fiber lumen. The percentage of parenchyma was estimated in 27 species (48 individuals), using the point-counting method in high-resolution images. Pearson and Spearman Correlation analyses were applied to identify the association between different anatomical variables of the wood, physical variables of the trees (Height, DBH), and their relationship with climatic conditions. Similarly, multivariate analyses such as PCA (Principal Component Analysis) were applied. The results obtained in this study enrich our knowledge on the dry forests of Panama, a scarcely studied biome and highly threatened by human occupation. It is important to draw attention to these forests and to prioritize their conservation and protection, while understanding the potential effects of climate change on Neotropical forests.

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

La madera también conocida como xilema secundario es un tejido multifuncional, con tres funciones esenciales: proveer soporte mecánico a la planta (Zanne *et al.*, 2010; Rowe y Speck, 2005), almacenamiento de agua, azúcares y otros nutrientes esenciales (Hartmann y Trumbore, 2016; Martínez-Vilalta *et al.*, 2016; Sauter y van Cleve, 1994; Kozlowski, 1992) y se encarga de la conducción de estos desde el suelo a la superficie fotosintética (Sperry, 2003). Es por esto que, a través de la estructura anatómica de la madera se puede evidenciar como los árboles perciben los cambios ambientales.

1.1. Formación de la madera

La madera es resultado de la actividad del cambium vascular, que proporciona el crecimiento en diámetro como la lignificación de tejidos en el desarrollo secundario.

El cambium vascular se forma a partir del procambium situado entre el xilema y el floema primario de los haces vasculares. La división celular por el cambium produce células que se convierten en xilema y floema secundario. El xilema secundario está conformado por dos sistemas: el axial y el radial. El sistema axial está conformado por células iniciales fusiformes alargadas verticalmente y el sistema radial está compuesto por células iniciales alargadas horizontalmente (radialmente) (Esau, 1977; Evert, 2006). El sistema axial promueve el movimiento del agua a larga distancia y proporciona la mayor parte de la resistencia mecánica del árbol. El sistema radial funciona en una dirección de médula a corteza y proporciona un transporte lateral. La conducción es un proceso dinámico que está influenciado de manera compleja por la fisiología de todo el árbol, que a su vez está controlada por las condiciones ambientales (Fonti *et al.*, 2010).

1.2. Funciones de los tejidos en la madera

El sistema axial está compuesto principalmente por las fibras, los elementos de vasos y el parénquima axial. Los elementos del vaso son las células especializadas conductoras de agua. Las fibras funcionan casi exclusivamente como células de

soporte mecánico; el grosor de la pared celular de éstas es el factor demandante en la densidad y la resistencia mecánica de las maderas; por último, el almacenamiento se lleva a cabo por las células vivas como el parénquima.

El sistema radial está constituido por los radios y funcionan principalmente en el transporte de carbohidratos entre el floema y el xilema. En muchos casos, realiza una gran parte de la función de almacenamiento. El sistema radial también participa en el movimiento del agua a través de los radios.

1.3. Caracteres anatómicos de la madera e interpretaciones ecológicas

Inicialmente los estudios de eco-anatomía estaban dirigidos al estudio de los anillos de crecimiento; al conocer que el grosor del anillo estaba influenciado por las condiciones ambientales, particularmente en sitios donde la precipitación y la temperatura limitaban el crecimiento de los árboles, los anillos fueron pieza clave en el estudio y reconstrucción del clima.

Posteriormente, los anatomistas redirigieron el enfoque de los estudios eco-anatómicos y diversificaron los análisis a otras variables. Autores como Baas (1986); Wiemann *et al.*, 1998 y 1999; Carlquist (1975); Wheeler y Baas (1993) relacionaron las características anatómicas de la madera con una variedad de factores climáticos y ecológicos especialmente con aquellos asociados con la disponibilidad de agua.

Actualmente se conoce que las maderas de ambientes templados tienen elementos de vasos de menor diámetro, numerosos y cortos con una mayor incidencia de perforaciones escalariformes, así como una menor presencia de parénquima axial que las maderas de ambientes tropicales mientras que las maderas de ambientes más secos tienen elementos de vasos más cortos con menos perforaciones escalariformes que las maderas de los ambientes más húmedos.

En consecuencia, Chave *et al.*, (2009) y Medina *et al.*, (2013) consideran que la variación anatómica que se produce principalmente en los aspectos estructurales del tejido xilemático permiten evaluar el nivel de seguridad y eficiencia conductiva que presentan las especies (León, 2014), de forma tal que esta variación puede ser entendida desde una perspectiva ecológica como una estrategia de adaptación por el

árbol para lograr un equilibrio óptimo entre las necesidades competitivas de soporte, almacenamiento y transporte en condiciones ambientales cambiantes y restricciones filogenéticas en donde se desarrolla la especie.

Lo anterior se sustenta con trabajos de autores como Tyree *et al.*, (1994); Sperry *et al.*, (2006); McCulloh *et al.*, (2010); Meinzer *et al.*, (2010) quienes han evidenciado la relación entre el diámetro del vaso y la conductividad para muchas especies de árboles templados y tropicales.

Por otro lado, gracias a trabajos como el de Bucci *et al.*, (2003); Salleo *et al.*, (2004); Brodersen *et al.*, (2010); Brodersen y McElrone (2013) y más recientemente el de Morris *et al.*, (2016) sabemos que el parénquima juega un papel muy importante en las estrategias de vida de los árboles frente a los cambios ambientales; Ellos sugieren que grandes fracciones de parénquima axial y radial en la madera benefician a las plantas en condiciones secas al conferir una alta capacidad hidráulica lo que podría evitar la formación de embolismos o facilitar el rellenado de la embolia mediante la liberación de azúcares y agua en los conductos embolizados.

Estudiar las relaciones entre el tamaño del vaso y los rasgos del parénquima en el contexto de diferentes condiciones ambientales y su relación con el índice de vulnerabilidad y mesomorfía aportan información importante a la comprensión de las estrategias anatómicas de los árboles a diferentes condiciones ambientales.

1.4. Bosques secos tropicales

El Bosque Seco Tropical es un bioma caracterizado por presentar una estación seca de 5 a 8 meses y una precipitación inferior a 1500 mm anuales (Luttge, 2008; Murphy y Lugo 1996; Janzen, 1986), como respuesta a esta estacionalidad climática, las especies vegetales y animales han desarrollado estrategias adaptativas únicas que hacen al bosque seco, un bioma con elevado nivel de endemismo (Espinosa *et al.*, 2012). Como un mecanismo de resistencia a la sequía, los árboles pierden sus hojas para reducir la pérdida de agua (Eamus, 1999; Murphy y Lugo 1996), esta característica propicia en gran medida que los bosques secos tropicales estén

dominados por árboles caducifolios que coexisten con un pequeño grupo de árboles perennifolios (Holbrook *et al.*, 1995).

Este bosque es clave en los procesos de regulación del clima del planeta y varios autores han analizado su distribución a lo largo del continente americano. Empleando un sistema supervisado de imágenes de reflectancia superficial Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa (2010) estimaron que la extensión total del Bosque Seco Tropical en América abarca unos 519,597 km^2 . Según valores registrados por la Base de Datos Globales de Ecorregiones Terrestres, el Bosque Seco Tropical de Centroamérica posee una extensión aproximada de 9,350 km^2 , menos del 2 por ciento de la extensión original (Olson *et al.*, 2001; Miles *et al.*, 2006; Calvo-Alvarado *et al.*, 2009). En el caso particular de Panamá, la extensión del bosque seco ha pasado de unos 6,160 km^2 a unos 2,128 km^2 (Olson *et al.*, 2001 y Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa 2010).

Actualmente, el bosque seco de Panamá se extiende de forma fragmentada desde la provincia de Veraguas hasta Darién, estos parches de bosque seco se encuentran dispersos a lo largo de la vertiente del pacífico. En Veraguas se localiza un pequeño parche en la localidad de Cobachón; en la región del Arco Seco se observa la mayor parte de la extensión del bosque seco, esta región abarca la costa sureste de la península de Azuero e incluye partes de las provincias de Los Santos, Herrera y Coclé (Figura 1). En Panamá Oeste y Panamá Centro especialmente en la formación calcárea de Chagres se observa un fragmento de bosque seco y otro pequeño remanente se encuentra en Punta Garachiné en la provincia de Darién y en Isla Taboga (Ventocilla y González, 1985).

Las características del Bosque Seco lo han convertido en un bosque sumamente amenazado, actualmente es considerado el bosque más amenazado del mundo (Janzen, 1988) y numerosas actividades han acelerado la destrucción de los bosques secos (Gentry 1995; DRYFLOR 2016).

CAPÍTULO II. MARCO TEÓRICO

Varios son los caracteres anatómicos de la madera que se han asociado con tendencias ecológicas vinculadas a las estrategias en la evolución del xilema, por lo que existen muchas hipótesis bien definidas sobre las direcciones principales de la evolución del parénquima (Carlquist 1975 y 2001; Baas 1986).

Existe una creciente evidencia de coordinación funcional con respecto al parénquima del xilema secundario y su papel en la fisiología de las plantas y en las estrategias que estas utilizan para hacer frente a las condiciones climáticas. Morris *et al.*, (2016) relacionó la abundancia de parénquima con la temperatura encontrando que en las regiones tropicales se observaba una mayor proporción de parénquima que en las zonas templadas. Varias son las deducciones que se han elaborado para explicar esta variable desde patrones de distribución y diversidad de las especies hasta más recientemente en el proceso de rellenado de los vasos embolizados (Morris *et al.*, 2018).

Adicional a las investigaciones anteriores un proyecto realizado por Kotowska *et al.*, (2020) asoció la abundancia del parénquima con la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo y su relación con las funciones hidráulicas de las plantas. Esta clase de proyectos resaltan la importancia de incluir variables ecológicas en los estudios de anatomía comparada (Carlquist, 1975 y 1988). Un aspecto muy importante en base a la abundancia del parénquima es la relación existente en los procesos de compensación entre los distintos elementos que constituyen la madera en donde podemos destacar investigaciones como las de Janssen *et al.*, (2019) que explican el comportamiento de los elementos estructurales del xilema secundario en la resistencia a la sequía en los árboles neotropicales.

De modo integral sabemos que la arquitectura hidráulica de las plantas es esencial en la velocidad a la cual el agua es transportada desde las raíces a la copa de los árboles (Choat *et al.*, 2007) sin embargo, con el cambio climático y el consecuentemente aumento de la temperatura y sequías más prolongadas diversos investigadores han estudiado los efectos de la sequía en la estructura vascular de las

plantas (Qaderi, 2019). Por su parte Carlquist (1977 y 2001) desarrolló los índices de vulnerabilidad y mesomorfía con los cuales es posible determinar la vulnerabilidad de una especie a la cavitación. Sobre este punto, estudiar las relaciones entre la vulnerabilidad anatómica de las especies, los eventos de estrés por sequía y las consecuencias en la estructura hidráulica de las plantas causadas principalmente por la cavitación del xilema han mostrado ser una línea de investigación de gran interés particularmente por las implicaciones que esto podría ocasionar en la alteración de la actividad fotosintética y los procesos de captación de carbono.

JUSTIFICACIÓN

Este es el primer estudio que se realiza en Panamá relacionando la importancia de los caracteres anatómicos, particularmente el parénquima, con la variabilidad de otros caracteres y su incidencia en las estrategias de vida de los árboles en el bosque seco tropical. Los estudios eco-anatómicos de la madera nos proporcionan información muy valiosa sobre las respuestas adaptativas de los árboles frente a los cambios que ocurren en el ambiente. Actualmente es posible hacer reconstrucciones paleoclimáticas y conocer sobre las influencias potenciales de contaminación atmosférica en los bosques a través de la estructura de la madera.

Basados en las inferencias climáticas y ecológicas que se obtienen a partir del análisis de los caracteres anatómicos de la madera, un estudio en el bosque seco tropical de Panamá es clave para comprender mejor las señales y respuestas de los árboles en condiciones de menor precipitación y estaciones secas más prolongadas. Adicionalmente este proyecto de investigación tiene un componente de conservación ya que busca llamar la atención sobre este amenazado bioma.

Hipótesis

- Hipótesis nula (H_0): La abundancia y patrón de parénquima no se relacionan a estrategias de los árboles de bosque seco de Panamá para adaptarse al estrés hídrico.
- Hipótesis alterna (H_a): La abundancia y patrón de parénquima se relacionan a estrategias de los árboles de bosque seco de Panamá para adaptarse al estrés hídrico.

Objetivos

- Objetivo General

Estudiar la relación entre la proporción del parénquima axial y radial con distintos caracteres anatómicos y los índices de vulnerabilidad y mesomorfía en árboles del Bosques Secos de Panamá.

- Objetivos específicos
 - Analizar la proporción de parénquima axial y radial en los árboles de las distintas localidades del Arco Seco y estudiar la relación con los parámetros climáticos.
 - Analizar la relación entre el parénquima y las demás células del xilema secundario
 - Analizar el carácter mesomórfico de las maderas del Bosque Seco y estudiar el papel del parénquima en función de la vulnerabilidad a la cavitación.
 - Dar a conocer la importancia de los estudios eco-anatómicos en las maderas del Bosque Seco Tropical de Panamá

CAPÍTULO III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Características del sitio de estudio

Se incluyeron 4 localidades en el proyecto: Coronado, Achotines, Las Tablas y Sarigua. En Coronado el bosque seco cubre aproximadamente 45 hectáreas (ha) y presenta una precipitación media anual (PMA) de 1170 mm, Achotines, con un PMA de 1400 mm y 70 ha de bosque seco, en Las Tablas se estudió un parche boscoso de 5 ha y un PMA de 1090 mm. También colectamos muestras del Parque Nacional Sarigua; Sarigua es un área única en Panamá, que los lugareños llaman "desierto"; sin embargo, es un área semidesértica llamada "albina" que se desarrolló en Panamá debido a la combinación de menor precipitación y deforestación intensa durante años. La PMA en la zona es de 1100 mm.

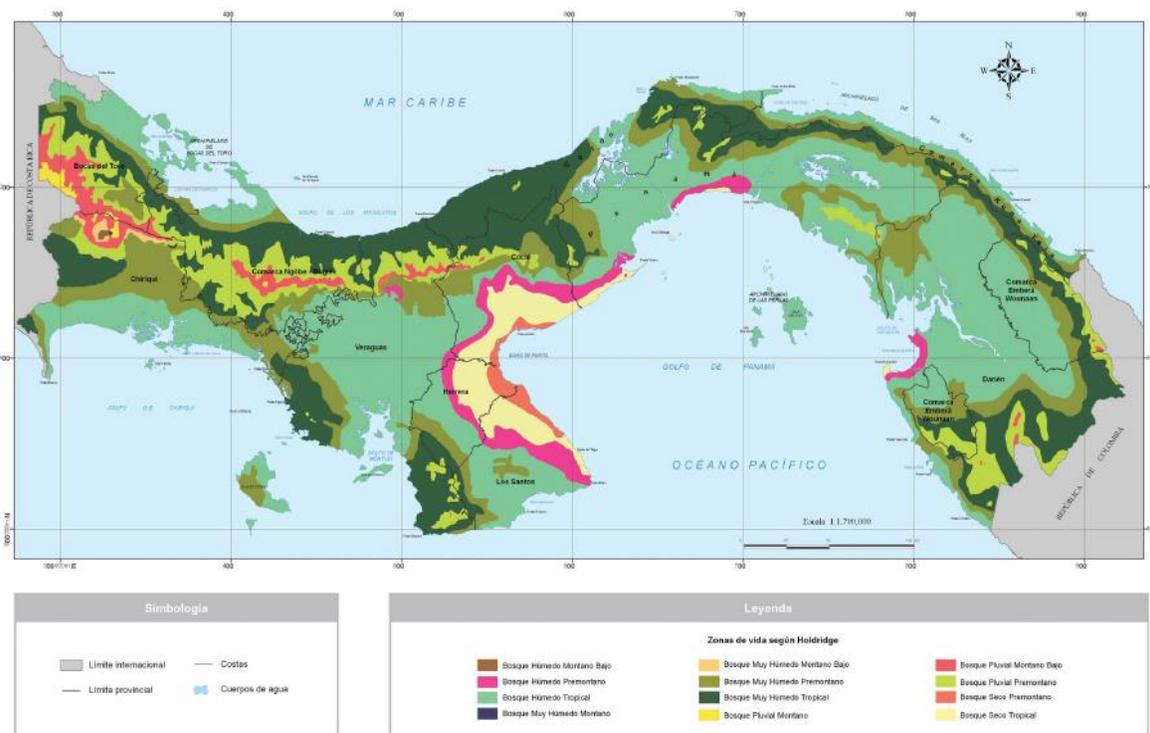


Figura 1. Mapa de las zonas de vida de Panamá según Holdridge. Tomado del Atlas ambiental de Panamá, 2010. La zona demarcada en amarillo representa el bosque seco de Panamá. Esta área constituye lo que conocemos como el "Arco Seco".

Los valores de precipitación y temperatura promedio se obtuvieron de las estaciones meteorológicas con la mayor proximidad a las localidades de estudio. Estos

datos se adquirieron a través de las estaciones meteorológicas de ETESA (Empresa de Transmisión Eléctrica, S.A.).

3.2. Preparación de muestras

Las muestras de las maderas se obtuvieron con núcleos de madera, estos núcleos fueron colectados durante un proyecto avalado por la Embajada Británica en Panamá y el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (Dra. Oris Rodríguez com. pers.). Las muestras se dividieron en trozos de al menos 15 cm de largo. Las secciones delgadas se obtuvieron con un micrótopo deslizante de congelación del Laboratorio Jodrell, Royal Botanic Gardens, Kew. Las secciones transversales (ST), longitudinales tangenciales (SLT) y longitudinales radiales (SLR) se realizaron y tiñeron con safranina y azul de metileno.

3.3. Recopilación de datos

Utilizamos la lista de características microscópicas para la identificación de la maderas de angiospermas propuesta por el *IAWA Hardwood List* (IAWA Committee 1989) para elaborar las descripciones anatómicas de las especies. Los rasgos anatómicos se midieron en áreas que cubrían al menos 2 anillos de crecimiento de las mismas muestras de tallos basales.

Se tomaron fotografías de alta resolución en las secciones transversales, radiales y tangenciales para medir los caracteres. Para calcular el área de los rasgos anatómicos, utilizamos una combinación de Photoshop y un programa de análisis de imágenes. Algunas de las mediciones se obtuvieron directamente utilizando el software Zeiss Axio Vision del microscopio en Kew Gardens. Las microfotografías se tomaron con un binocular Olympus BH-5, una cámara Leica DM LB Zeiss AxioCam HRc y un software Zeiss Axiovision. Algunas de las características analizadas son cualitativas y se registraron como caracteres presentes o ausentes.

Adicionalmente calculamos variables como la densidad de la madera y gravedad específica de las especies. Usamos datos registrados por distintas fuentes (Wright *et al.*, 2010 y Zanne *et al.*, 2009) y datos proporcionados por la Dra. Oris Rodríguez-Reyes.

Calculamos los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) los cuales muestran una alta confiabilidad porque están fuertemente correlacionados con la lluvia y la temperatura (Carlquist 1977 y 2001). Usamos las ecuaciones descritas de la siguiente manera:

$$IV = V_d/V_f$$

$$IM = IV \times \text{Longitud de vasos}$$

Donde V_d es el diámetro de los vasos y V_f es la frecuencia de vasos en una sección transversal.

3.3.1 Sección de análisis de imágenes

Se usó el método de conteo de puntos para determinar el porcentaje de vasos, fibras, parénquima axial y radial en 34 especies distribuidas en las cuatro localidades de estudio (Figura 2, Tabla 1). Para medir las fracciones de tejido hicimos uso de un macro de 25 puntos en ImageJ el cual se aplicó aleatoriamente sobre cada imagen. Para estimar las fracciones de tejido dividimos el número de puntos de un tejido dado dividido por el total ($n = 25$). Aplicamos entre 3 y 4 réplicas por muestra.

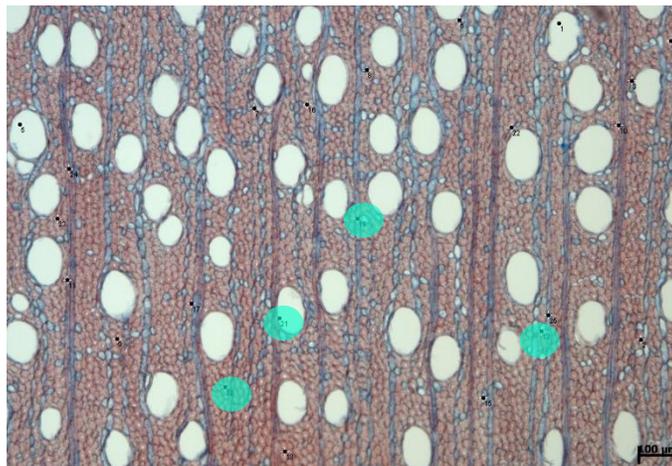


Figura 2. Sección transversal del xilema del tronco de *Genipa americana* (L.), un árbol decíduo del Bosque seco Tropical de Panamá. Los círculos señalan los números aleatorios e indican las células analizadas. (13) Parénquima axial (PA), (19) parénquima radial (PR), (21) vasos (V) y (20) fibras (F). La barra de escala es de 100 micras.

3.3.2. Datos físicos

Se midieron datos de otros rasgos ecológicos (altura del árbol, diámetro a la altura del pecho (DAP) y área foliar). Determinamos la altura de los árboles por estimación ocular. El DAP lo determinamos usando una cinta métrica y medimos el diámetro a una altura de 1.50 metros. Colectamos muestras foliares y empleamos un trípode de cartón para estimar el área de cada una colocándolas en la base y para asegurarnos de medir toda el área hicimos uso de una lámina de vidrio con la finalidad de hacer presión sobre cada muestra. Usando el programa ImageJ determinamos el área de las hojas. Realizamos una prueba de conceptos para determinar la veracidad de nuestra metodología por lo que medimos el área de las hojas a 24, 34 y 44 cm de altura y así comparar los resultados con valores registrados para las distintas especies. Determinamos que la altura ideal es la de 34 cm (Figura 3).

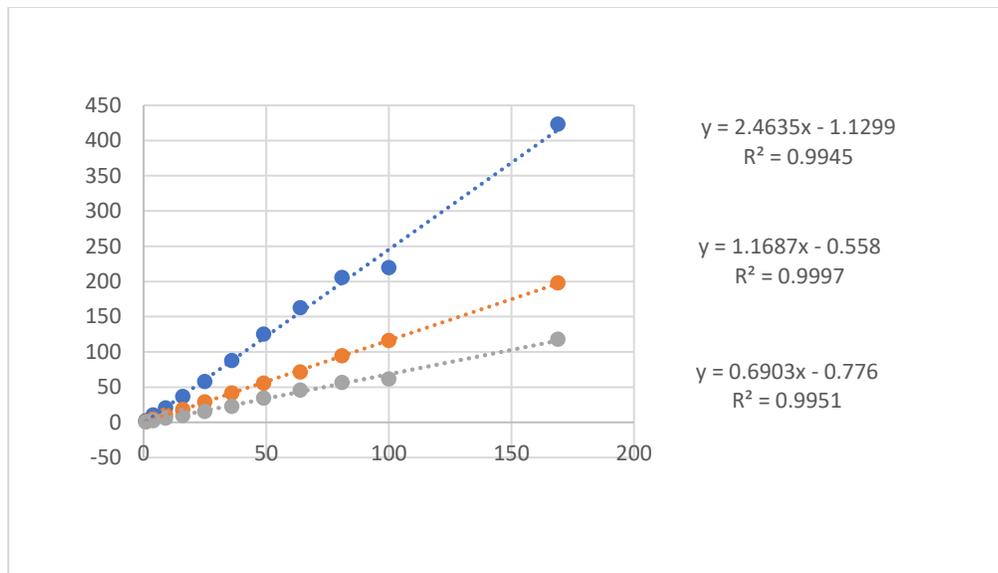


Figura 3. Prueba de conceptos para el área foliar de los árboles de bosque seco. Altura de 24 cm (línea color gris), altura de 34 cm (línea color naranja), altura de 44 cm (línea color azul).

3.4. Análisis estadísticos

3.4.1 Análisis de varianza unidireccional (ANOVA)

Se aplicó un ANOVA para determinar la presencia o ausencia de diferencias significativas entre los valores de precipitación promedio de las distintas localidades. Este análisis compara los datos de precipitación de cada localidad y nos permite establecer similitudes entre cada una.

3.4.2 Comparación por pares de Tukey

La prueba Honestamente significativa de Tukey es un complemento del ANOVA.

3.4.3 Análisis de correlación

Un análisis de correlación se realizó para medir la compensación entre los principales elementos que integran el xilema secundario en los árboles del bosque seco tropical. Se analizaron trazando estas tres secciones en un diagrama ternario, incluido un número total de 51 muestras individuales. El coeficiente de correlación de Spearman se calculó para analizar la relación entre las fracciones.

3.4.4 Análisis de componentes principales

El primer Análisis de Componentes Principales (ACP) se desarrolló haciendo uso de caracteres anatómicos de las maderas de bosque seco para determinar la relación entre los estados de carácter y el ambiente al cual se adaptan. Examinamos los rasgos de xilema asociados con la eficiencia del transporte de agua y la tolerancia al estrés hídrico. El ACP se obtendrá utilizando el paquete *FactoMiner* y *Factoextra* de R.

Los análisis estadísticos se realizaron con PAST 3.26 (Palaeontological Statistics) y R 4.0.2

Cuadro 1. Lista de las familias y especies estudiadas en el Bosque Seco Tropical de Panamá. La nomenclatura de especies y familias de www.worldfloraonline.org.

Espece	Familia
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae
<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.	Rubiaceae
<i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae
<i>Cordia panamensis</i> L.Riley	Boraginaceae
<i>Hyperbaena tonduzii</i> Diels	Menispermaceae
<i>Pachira quinata</i> (Jacq.) W.S.Alverson	Malvaceae
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotaceae
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	Euphorbiaceae
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	Bignoniaceae
<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O.Grose	Bignoniaceae
<i>Ximenia americana</i> L.	Olacaceae
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae
<i>Bursera tomentosa</i> (Jacq.) Triana & Planch.	Burseraceae
<i>Genipa americana</i> L.	Rubiaceae
<i>Guapira</i> sp	Nyctaginaceae
<i>Lonchocarpus velutinus</i> Benth.	Fabaceae
<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	Fabaceae
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae
<i>Casearia guianensis</i> (Aubl.) Urb.	Salicaceae
<i>Andira inermis</i> (Wright) DC.	Fabaceae
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Cochlospermaceae
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Fabaceae
<i>Zanthoxylum panamense</i> P. Wilson	Rutaceae
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	Fabaceae
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	Capparaceae
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	Salicaceae

CAPÍTULO IV. RESULTADOS

4.1 Rangos de precipitación en el Bosque Seco Tropical

Para poder entender mejor las relaciones entre los caracteres anatómicos y sus variaciones en las estaciones de muestreo, analizamos las localidades de estudio en función del nivel de precipitación para evaluar la similitud significativa entre ellas. Basados en un registro de datos provenientes de ETESA representamos los niveles de precipitación mensualmente y el nivel de lluvia acumulada para cada localidad. Los resultados muestran la duración de la temporada seca que inicia en diciembre y culmina en abril y donde el promedio de lluvia es aproximadamente 475 mm. La temporada lluviosa inicia en mayo y culmina en noviembre. El nivel de precipitación acumulada durante esta temporada es de 4930 mm. Observamos que entre ambas temporadas existe una diferencia de aproximadamente 4455 mm de lluvia.

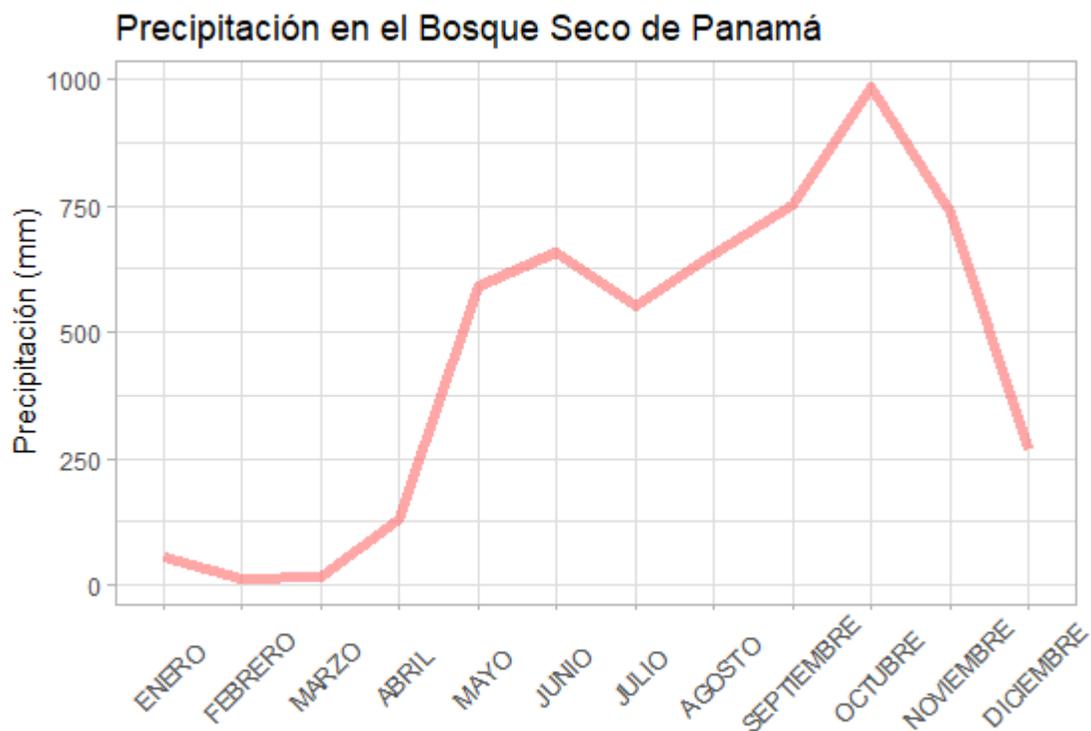


Figura 4. Precipitación en el Bosque Seco de Panamá. Se observa la variación en la cantidad de lluvia a lo largo de los meses, siendo mayo hasta noviembre los meses de más lluvia y diciembre a abril los meses más secos.

Graficamos la precipitación acumulada para cada localidad y obtuvimos un valor de 1608 mm (± 101.4) para Ahotines, 1580 mm (± 91.1) para Coronado, 1066 mm en Las Tablas (± 71.8) y 1151 mm (± 75.6) para Sarigua (Figura 5).

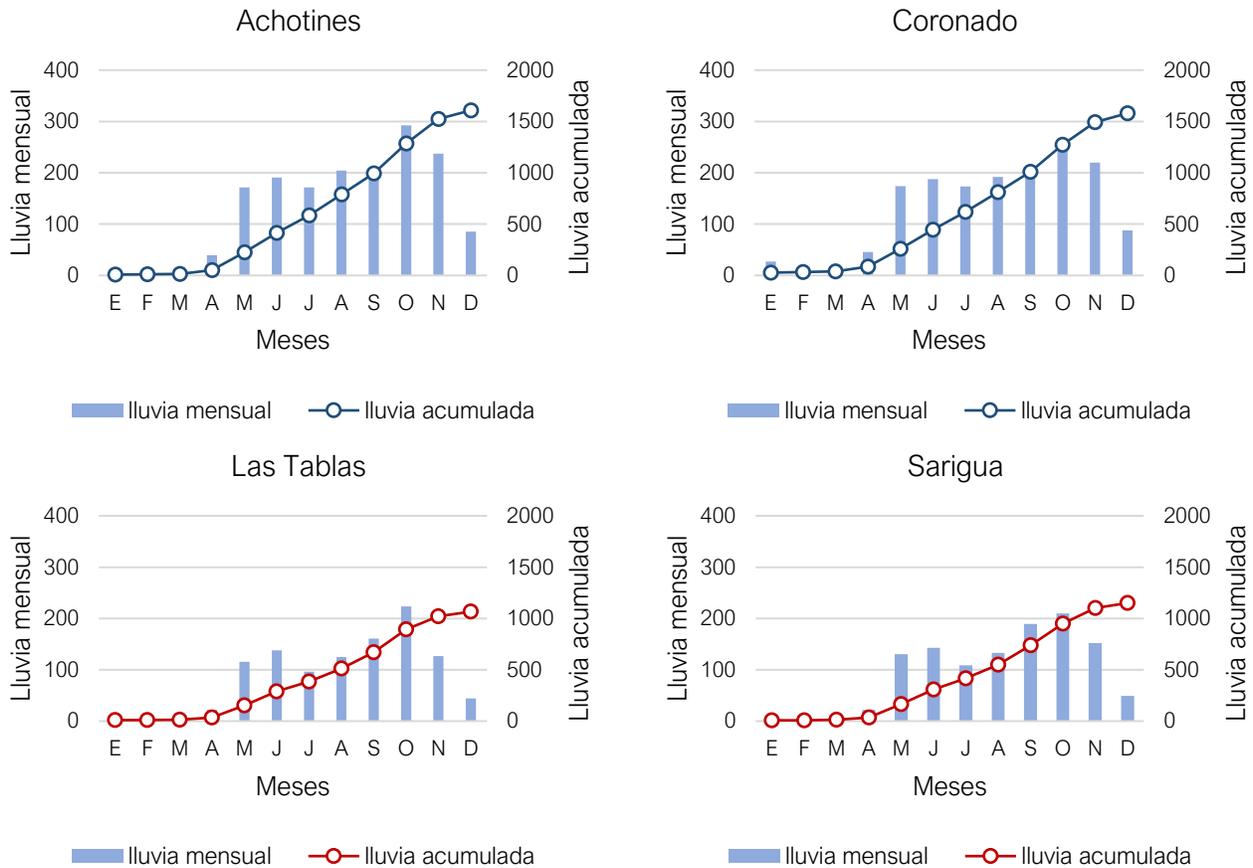


Figura 5. Precipitación mensual (mm) y precipitación acumulada (mm) promedio de Ahotines, Coronado, Las Tablas y Sarigua de una serie de tiempo de 42, 51, 56 y 54 años de registro respectivamente de acuerdo con la EMPRESA DE TRANSMISIÓN ELÉCTRICA, S.A. La lluvia promedio es 134.03 mm para Ahotines, 131.67 mm para Coronado, 88.86 mm para Las Tablas y 95.88 mm para Sarigua.

Los estadísticos de comparación entre las localidades estudiadas sugieren diferencias significativas entre las estaciones de muestreo. Debido a que el ANOVA unidireccional reveló que existe una diferencia estadísticamente significativa entre las localidades ($P = 1.196E-07$) realizamos las comparaciones post hoc utilizando la prueba de diferencia significativa (HSD) de Tukey.

Los resultados sugieren que en cuanto a los niveles de precipitación las localidades de estudio son estadísticamente distintas entre ellas de tal manera que Las Tablas y Sarigua muestran ser las estaciones con menor precipitación contrario a Achotines y Coronado que muestran ser las estaciones con niveles de precipitación más altos (Figura 5 y Tabla 2).

No obstante, a pesar de las diferencias estadísticas encontradas en los puntos de muestreo nuestras localidades no presentan un gradiente de precipitación, confirmando que estamos analizando todas las especies que habitan zonas con menor rango de precipitación, clasificadas dentro de la zona de vida de Bosque Seco Tropical (Atlas Ambiental de la República de Panamá 2010; Holdridge, 1964).

Cuadro 2. Comparación por pares de Tukey

<i>P</i> value	Achotines	Coronado	Las Tablas	Sarigua
Achotines		0.988	3.999E-06	6.469E-05
Coronado	0.451		1.018E-05	0.0001641
Las Tablas	8.647	8.196		0.778
Sarigua	7.304	6.852	1.343	

Las comparaciones significativas están en rojo. Ver Fig. 1, ***, $P < 0.001$

En función de lo mencionado anteriormente elaboramos un listado de las especies colectadas comparativamente en la estación más húmeda y en la estación más seca (Tabla 3). Las familias con el mayor número de individuos en la estación húmeda son Fabaceae y Bignoniaceae mientras que la familia con el mayor número de individuos en la estación seca es Fabaceae. Observamos que Meliaceae, Boraginaceae, Burseraceae, Cochlospermaceae y Fabaceae cubrieron ambas estaciones. Las Fabaceae estuvieron representadas con el mayor número de especies en ambas estaciones. Todas las especies analizadas crecen en el Bosque Seco Tropical (López *et al.*, 2014; Mendoza, 1999)

Cuadro 3. Composición florística presente en las localidades de estudios seccionadas en dos grupos de estaciones basados en sus rangos de precipitación

Estación	Localidad	Familia	Especie
Más húmeda	ACHOTINES	Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>
		Bignoniaceae	<i>Handroanthus guayacan</i>
		Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i>
		Boraginaceae	<i>Cordia panamensis</i>
		Euphorbiaceae	<i>Sapium glandulosum</i>
		Malvaceae	<i>Pachira quinata</i>
		Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>
		Menispermaceae	<i>Hyperbaena tonduzii</i>
		Olacaceae	<i>Ximenia americana</i>
		Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i>
		Sapotaceae	<i>Pouteria campechiana</i>
	CORONADO	Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i>
		Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>
		Burseraceae	<i>Bursera tomentosa</i>
		Cochlospermaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i>
		Fabaceae	<i>Dalbergia retusa</i>
		Fabaceae	<i>Lonchocarpus velutinus</i>
		Fabaceae	<i>Machaerium biovulatum</i>
		Fabaceae	<i>Pterocarpus</i>
		Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i>
Nyctaginaceae		<i>Guapira sp.</i>	
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>		
Más seca	LAS TABLAS	Araliaceae	<i>Aralia excelsa</i>
		Boraginaceae	<i>Cordia panamensis</i>
		Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>
		Cochlospermaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i>
		Fabaceae	<i>Andira inermes</i>
		Fabaceae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>
		Fabaceae	<i>Lonchocarpus velutinus</i>
		Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i>
		Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>
		Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>
		Rutaceae	<i>Zanthoxylum panamensis</i>
	Salicaceae	<i>Casearia guianensis</i>	
	SARIGUA	Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>
		Capparaceae	<i>Capparis indica</i>
		Fabaceae	<i>Caesalpinia coriaria</i>
		Salicaceae	<i>Xylosma flexuosa</i>

4.2 El Bosque Seco de Panamá y la fracción de parénquima axial y radial

Analizamos la diferencia en la fracción de parénquima total (axial + radial) en los árboles que crecen en el bosque seco de Panamá para 15 individuos en Achotines, 14 en Coronado, 16 en Las Tablas y 6 en Sarigua cada una con un valor promedio de parénquima de 32.06% (± 15.0), 27.85% (± 11.2), 41.87% (± 16.6), 25% (± 11.4) respectivamente (Figura 6a). No existe diferencia estadísticamente significativa en la abundancia de parénquima entre las localidades. Pese a ello observamos que la localidad de Las Tablas es la localidad que presenta una mayor proporción de parénquima total (PAR_t) seguido de Achotines, Coronado y Sarigua.

Analizamos la distribución de la fracción de parénquima axial (PA) por localidad fue 19.68% (± 16.3) en Las Tablas, 14.33% (± 10.6) en Sarigua, 14.13% (± 9.8) en Achotines y 13.14% (± 11.1) en Coronado mientras que la distribución de la fracción de parénquima radial promedio fue de 22.1% (± 9.4) en Las Tablas, 17.9% (± 13.8) en Achotines, 14.7% (± 5.1) en Coronado y 10.66% (± 6.0) en Sarigua (Figura 6b).

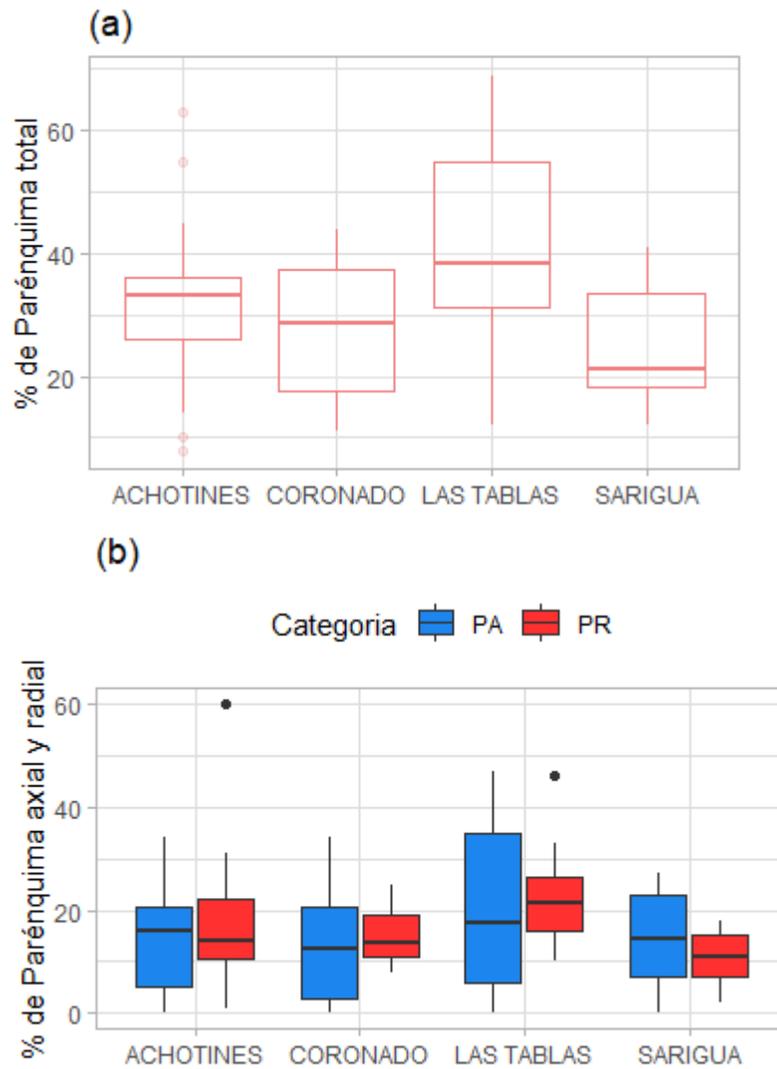


Figura 6. Fracciones de tejido de parénquima en los árboles del BST clasificados de acuerdo con los sitios de estudio, mostrando la fracción de parénquima total (a) y la contribución individual de parénquima radial y axial (b).

Representamos además la contribución de parénquima axial y radial por familia estudiada y localidad (Figura 7).

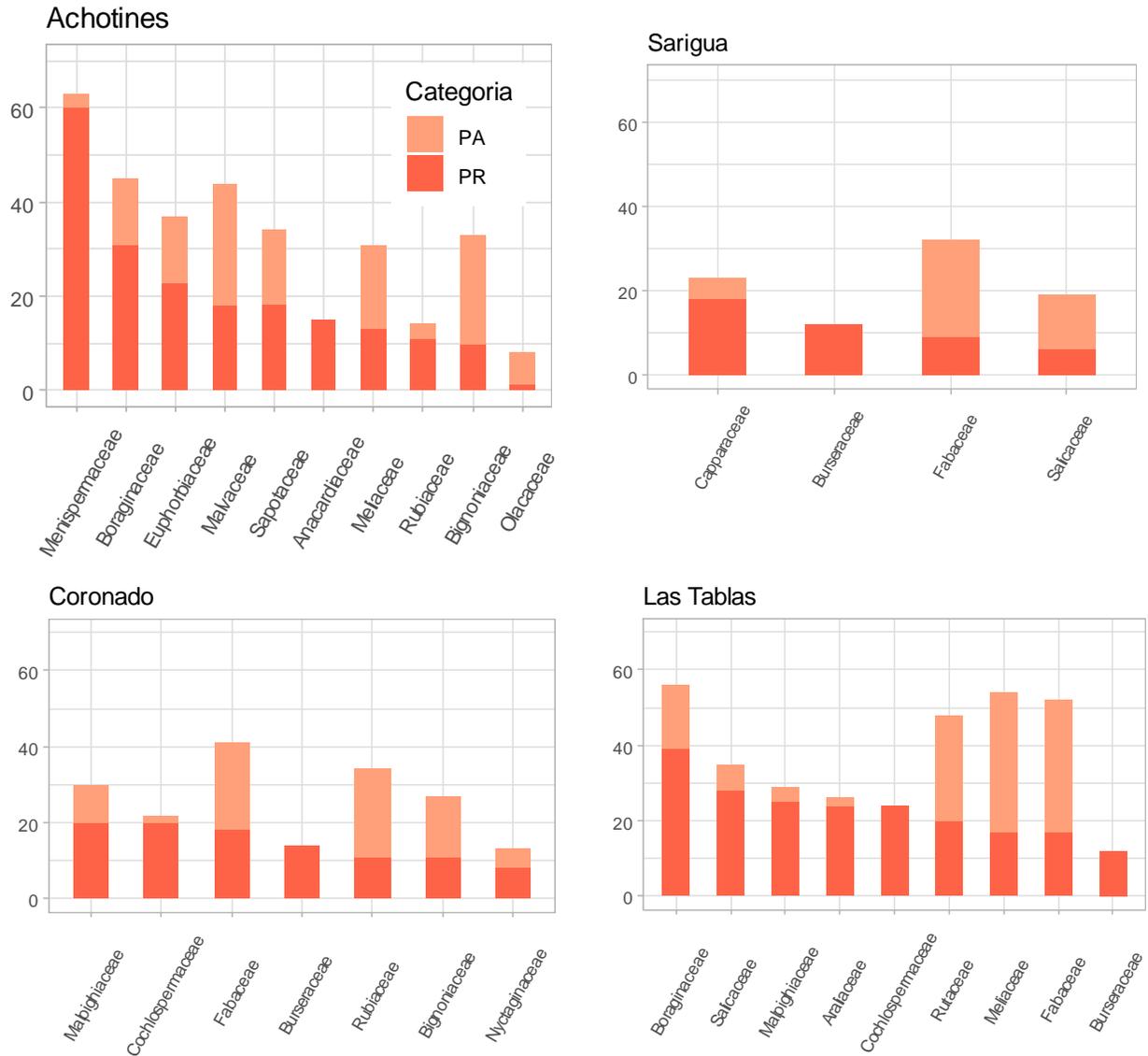


Figura 7. Gráfico de barras apiladas mostrando la contribución de parénquima radial y axial por familia en las localidades

Analizamos la abundancia de parénquima axial y parénquima radial en el Bosque Seco de Panamá (incluyendo todas las localidades) y observamos que el parénquima radial con un valor promedio de 17.52% (± 0.10) parece ser más abundante que el parénquima axial con un valor promedio de 15.62% (± 0.12) respectivamente. Lo que sugiere que posiblemente el parénquima radial sea más importante en las estrategias de adaptación de los árboles, o quizás la conservación de caracteres en algunos géneros influya en los resultados.

Los árboles estudiados que parecen influir más en esta diferencia son *Hyperbaena tonduzii* (Menispermaceae) seguido por *Cordia panamensis* (Boraginaceae) y *Aralia excelsa* (Araliaceae) mientras que las especies *Zanthoxylum panamensis* (Rutaceae), *Pachira quinata* (Malvaceae) y las Fabaceae *Andira inermis*, *Lonchocarpus velutinus*, *Dalbergia retusa* tienen la principal contribución de parénquima axial en el Bosque Seco Tropical (Figura 8).

Por otra parte, las especies que presentan la menor contribución de parénquima radial son *Ximenia americana* (Olacaceae), y *Guapira* sp (Nyctaginaceae) mientras que *Bursera simaruba* y *Bursera tomentosa* (Burseraceae), *Astronium graveolens* (Anacardiaceae) y *Cochlospermum vitifolium* (Cochlospermaceae) presentan menor cantidad de parénquima axial (Figura 8).

Debido a la disimilitud en los valores de precipitación de las localidades analizamos la abundancia del parénquima axial y radial por estaciones para determinar si esta variable expresaba variación en la abundancia del parénquima. No encontramos diferencia estadísticamente significativa en la fracción de parénquima entre ambas estaciones, pero si observamos que la cantidad de parénquima radial promedio es mayor ($x = 39.8$) que la proporción de parénquima axial ($x = 24.9$) en la estación húmeda y en la estación seca (Figura 9). Este resultado sugiere que la precipitación no determina precisamente la abundancia de parénquima radial en los árboles del Bosque Seco.

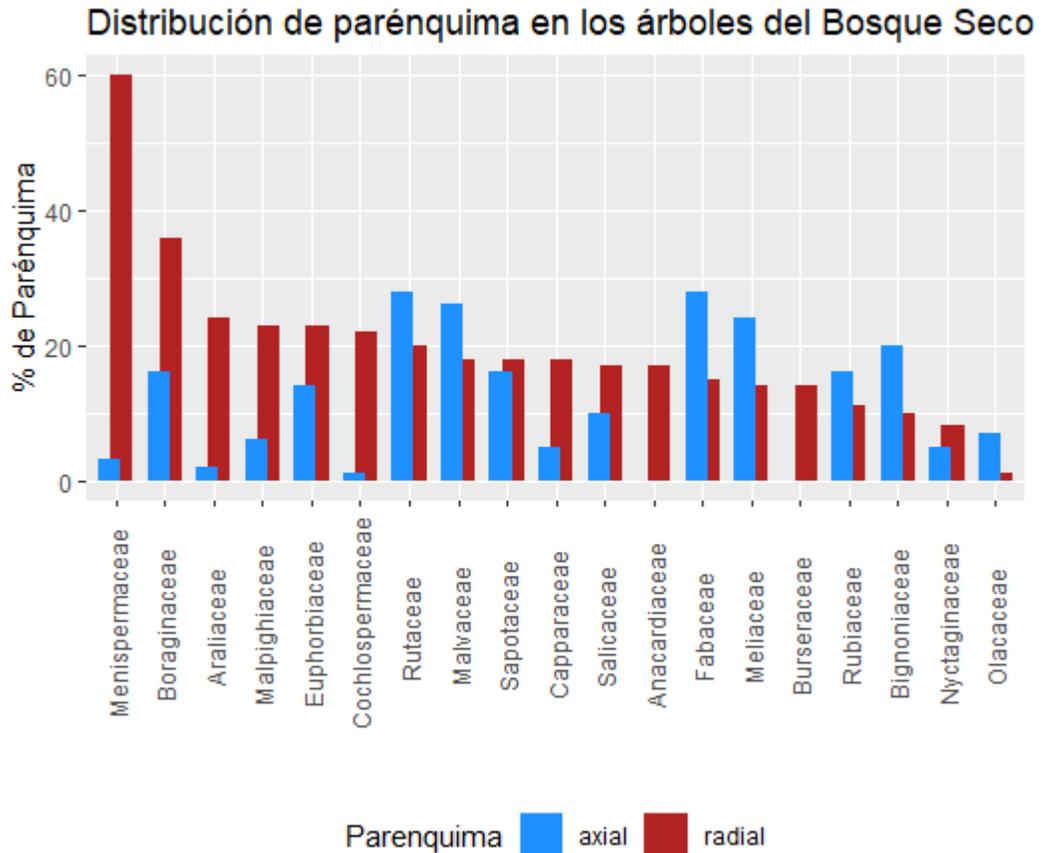


Figura 8. Gráfico de barras apiladas mostrando la contribución de parénquima axial y radial por familia en el BST de Panamá

En tanto que la fracción de parénquima axial promedio en la estación seca es superior ($x = 13$) que en la estación húmeda ($x = 11$) lo que indica que el parénquima axial puede ser impulsado por la diferencia en los niveles de precipitación de las localidades estudiadas (Figura 9) de manera que la abundancia de parénquima axial representa una ventaja en las estrategias de vida de los árboles de zonas más secas.

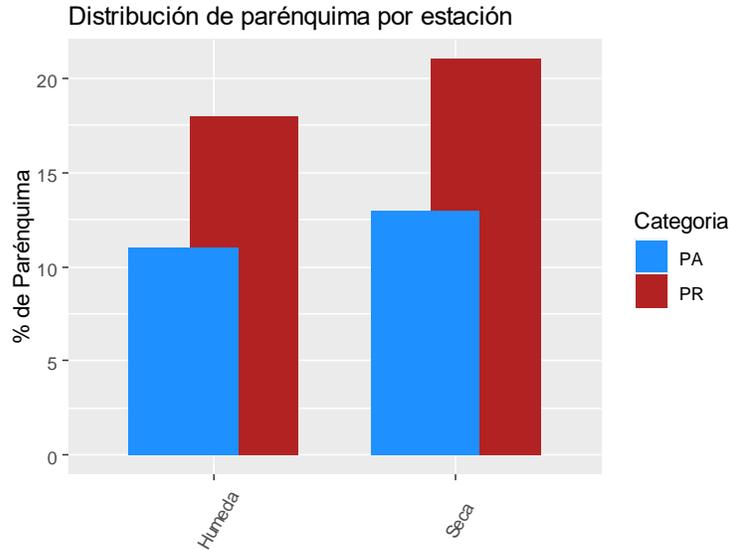


Figura 9. Distribución de parénquima radial (PR) y parénquima axial (PA) por estación

4.3 Distribución de los principales componentes en el xilema secundario

Analizamos la distribución de los principales elementos que constituyen el xilema de las especies del bosque seco a través de una representación de barras y un diagrama ternario.

Los resultados de ambas representaciones muestran en que en los árboles del bosque seco las fibras son las células que abarcan mayor área en el xilema de estas especies, estas cubren en promedio el 50 por ciento del área, seguido del parénquima que en promedio presentan el 33 por ciento (Figura 10). Observamos que algunas especies pueden presentar una mayor cantidad de vasos y escaso parénquima, mientras que otras disponen de gran cantidad de fibras combinado con poco parénquima. Algunas especies presentan una razón considerable de parénquima, en especial de parénquima axial como en *Andira inermis* y *Zanthoxylum panamense* con respecto a la cantidad de fibras mientras que en especies como *Aralia excelsa* en donde las fibras cubren un 57% del área del xilema.

Distribución de células en el xilema secundario

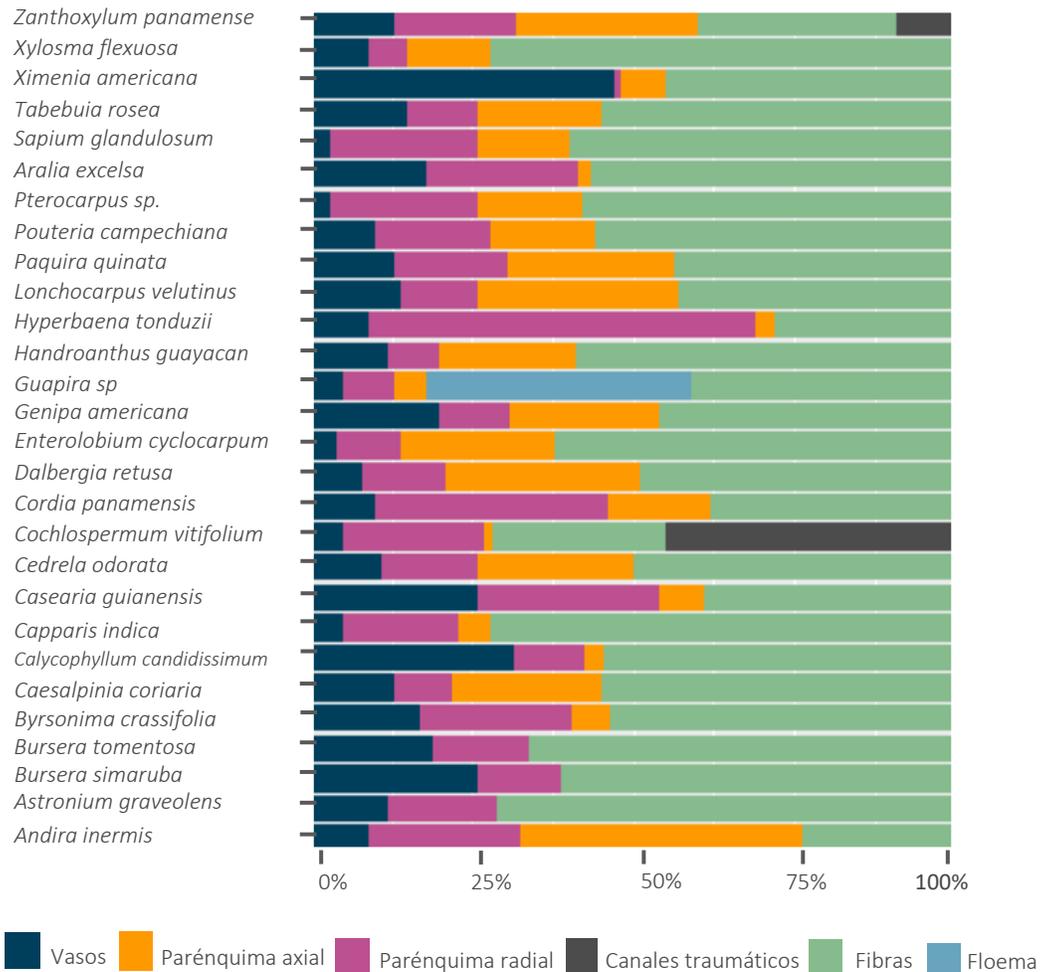


Figura 10. Distribución de los principales elementos que constituyen el xilema secundario de los árboles del bosque seco de Panamá. Se observa que las fibras cubren en gran medida el área del xilema.

Por medio del diagrama ternario podemos visualizar las relaciones de compensación en los árboles del bosque seco. Los resultados muestran que una mayor proporción de fibras se relaciona con una menor proporción de PAR (Spearman $r = -0.642, P < 0.001$, Figura 11), observamos esta relación principalmente en las localidades de Achotines y Las Tablas. A la vez encontramos que en el bosque seco el PAR se correlaciona negativamente con los vasos ($r = -0.322, p = 0.021$) especialmente en las especies de Achotines ($r = -0.66, p = 0.007$). No observamos una correlación significativa entre F y V.

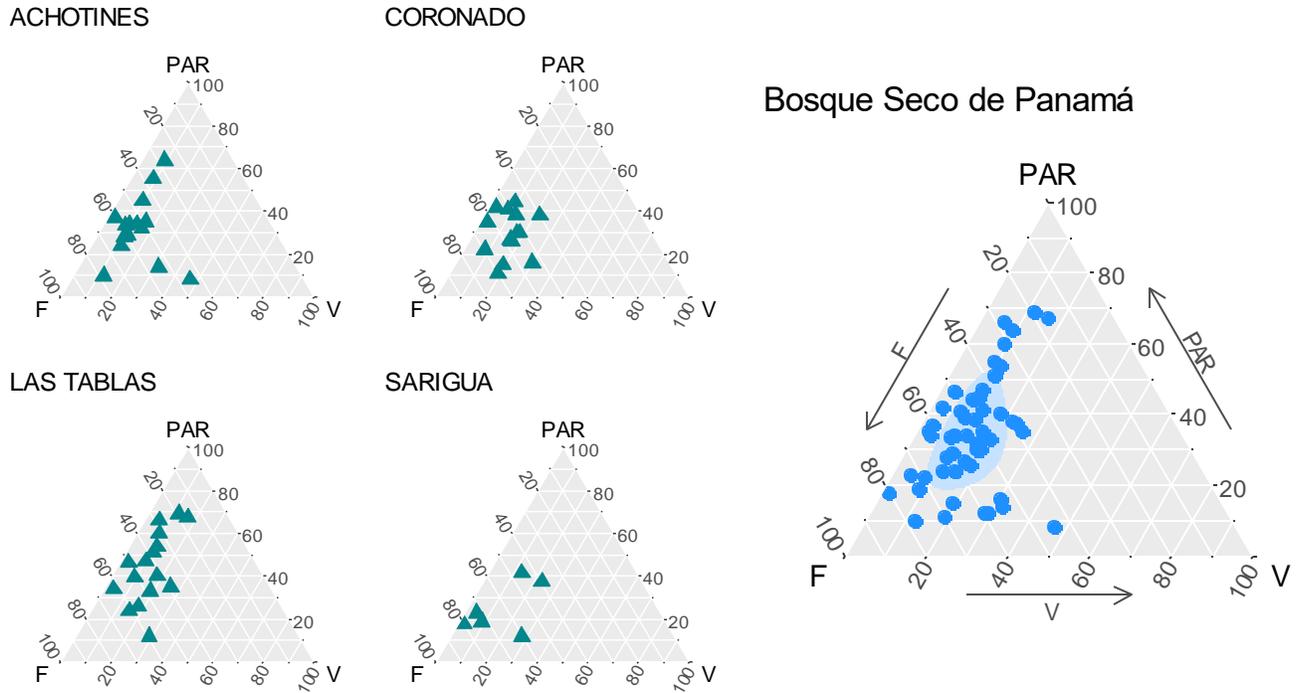


Figura 11. Diagrama ternario y la distribución de los tres tejidos principales en la madera: Parénquima radial y axial, vasos y fibras. Cada punto representa un espécimen.

Cuadro 4. Correlación de rango de Spearman entre las fracciones de tejido de tres tipos principales de células de xilema, que se analizaron para cuatro localidades (Achotines, Coronado, Las Tablas y Sarigua)

Correlación	Todos los sitios	Achotines	Coronado	Las Tablas	Sarigua
PAR vs F	-0.642***	-0.551*	-0.306	-0.703**	-0.58
PAR vs V	-0.322*	-0.663**	-0.357	-0.325	0.029
F vs V	0.021	-0.037	0.162	0.282	-0.812

Ver Fig. 2 para un diagrama visual. PAR, F, V. ***, P<0.0001.

La correlación entre fibras y parénquima sugiere que los árboles del Bosque Seco Tropical de Panamá invierten más en funciones de estructura mecánica y en almacenamiento.

Las correlaciones entre los vasos y parénquima podrían sugerir que ambas células están implicadas en el proceso de relleno de vasos embolizados. Sobre este punto es importante analizar la disposición de parénquima en los árboles del bosque

seco. Encontramos que los principales arreglos en el xilema de las maderas son el parénquima paratraqueal aliforme, el parénquima de bandas mayor a 3 células, parénquima vasicéntrico y parénquima confluyente. Los arreglos que se presentan con menos frecuencia son el parénquima reticulado, parénquima escaso, parénquima difuso y escalariforme (Figura 12).

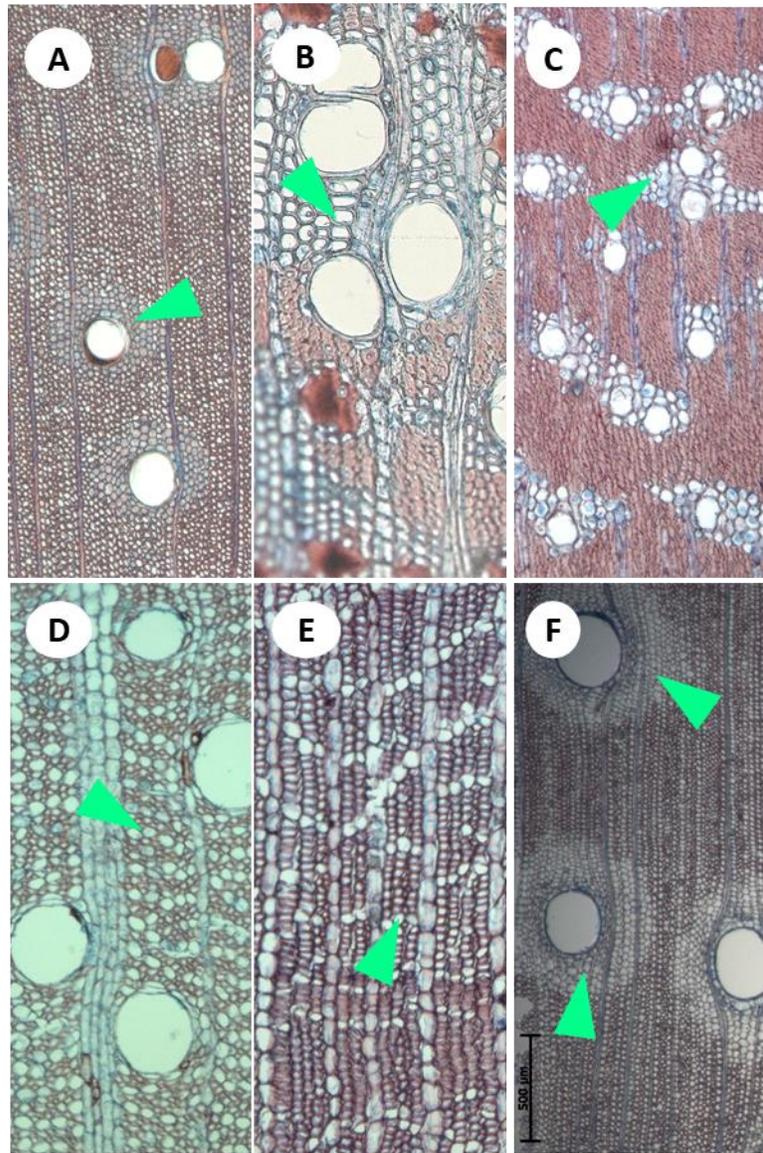


Figura 12. *Xylosma flexuosa* con arreglo de parénquima aliforme (A). *Zanthoxylum panamense* con parénquima de bandas mayor a 3 células (B). *Handroanthus guayacan* con parénquima vasicéntrico (C). *Pachira quinata* con parénquima axial escalariforme (D). *Sapium glandulosum* con parénquima reticulado (E). *Enterolobium cyclocarpum* con parénquima axial paratraqueal vasicéntrico (F). El triángulo indica las células de parénquima.

4.4 Análisis de componentes principales del Bosque Seco

A partir de la premisa de que las especies desarrollan distintas estrategias para adaptarse a las distintas condiciones climáticas analizamos la relación entre los caracteres asociados con las propiedades hidráulicas de los árboles del BST de Panamá, combinado con las respuestas anatómicas de las plantas a distintas condiciones ambientales a través del índice de vulnerabilidad y el índice de mesomorfía, así como algunos caracteres estructurales y variables anatómicas asociadas a la densidad de la madera usando un análisis de componentes principales (Figura 14). Los vectores revelan la influencia de las variables individuales a la variación de los componentes de manera que el 63% de la variación explicada corresponde a los 3 primeros componentes. El primer componente explicó el 29% de la variación en los caracteres y hace referencia a una relación positiva entre las variables que describen la seguridad y la eficiencia en el movimiento del agua en las maderas de bosque seco y el carácter de las plantas mediante el índice de vulnerabilidad y mesomorfía.

Este componente describe la compensación entre eficiencia y seguridad hidráulica en el movimiento del agua de manera que la correlación positiva entre las variables indica que las especies de bosque seco presentan un xilema mesomórfico. En estas especies el aumento del diámetro de los vasos incrementa en gran medida la eficiencia de la conducción del agua a expensas de la seguridad y hace que los vasos sean más vulnerables a la cavitación (Figura 13). Curiosamente la Rubiaceae *Calycophyllum candidissimum* es la única especie que presentó un índice de vulnerabilidad menor a 1.

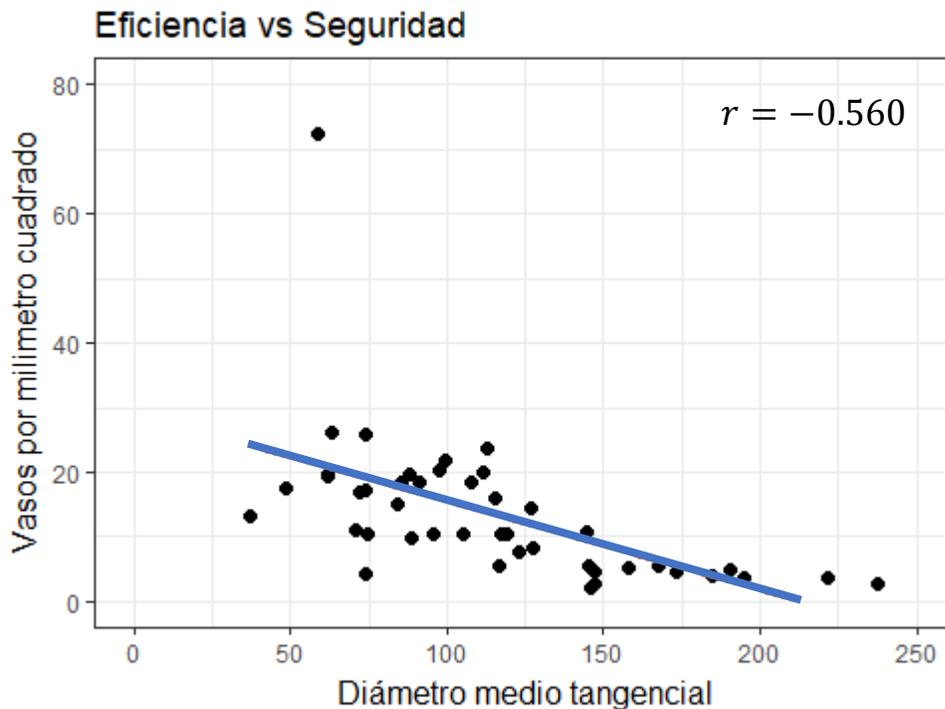


Figura 13. Relación entre la seguridad y la eficiencia en el transporte del agua en el xilema de las plantas del Bosque Seco de Panamá. Cada círculo representa un individuo.

Cuadro 5. Agrupación por categorías (IAWA Committee, 1989) de Frecuencia de vasos (FV), diámetro de vasos y longitud de elementos de los vasos

Categorías de frecuencia de vasos	Categorías de diámetro de vasos	Categorías de LEV
I (<5)	I (<50)	I (<350)
II (5-20)	II (50-100)	II (350-800)
III (20-40)	III (100-200)	III (>800)
IV (40-100)	IV (>200)	
V (>100)		

El segundo componente principal describe una correlación negativa entre el parénquima axial y la densidad de la madera. Este segundo componente además describe una correlación positiva con el lumen de las fibras y el área foliar. La correlación positiva con el lumen de las fibras puede estar relacionado con la

capacitancia de la albura el cual a su vez está relacionado con la transpiración de la superficie de las hojas como se ha registrado en otras investigaciones.

El tercer componente principal hace énfasis en una correlación entre la densidad de la madera y el parénquima radial. Adicionalmente destaca una relación positiva con la cantidad de fibras y la pared de las fibras.

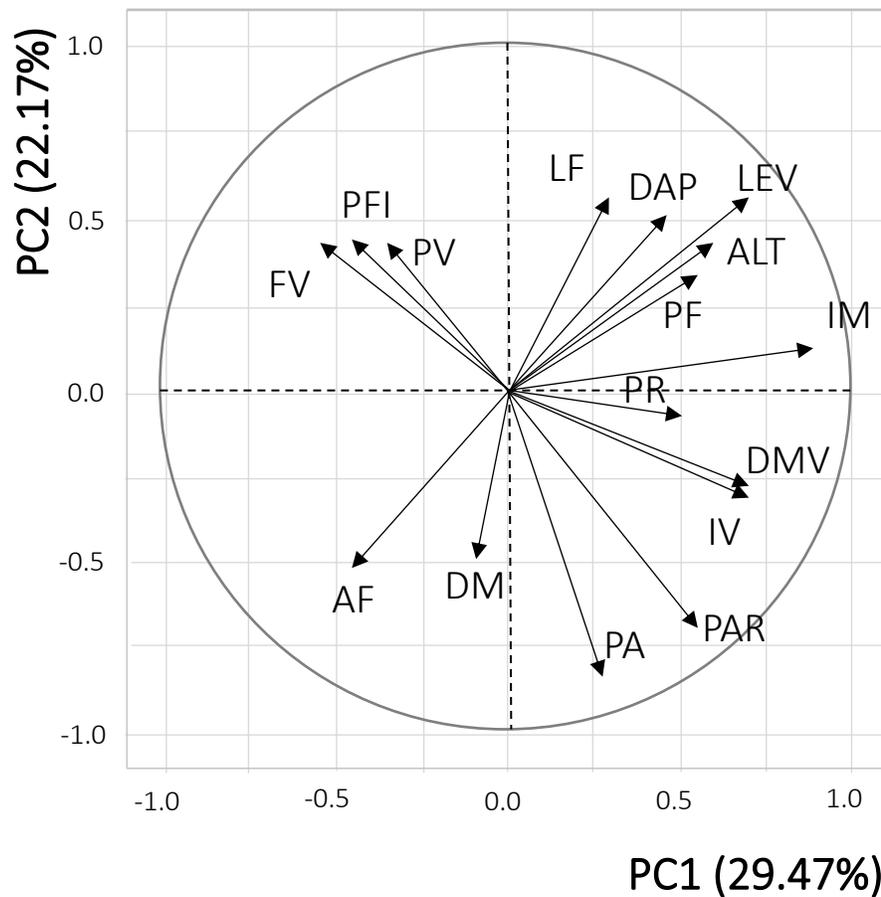


Figura 14. Análisis de componentes principales de las variables anatómicas de los árboles en el bosque seco tropical. Los caracteres incluidos en el PCA son: frecuencia de vasos (FV), porcentaje de vasos (PV), pared de las fibras (PF), parénquima axial (PA), parénquima axial y radial (PAR), porcentaje de radios (PR), diámetro a la altura del pecho (DAP), altura de los árboles (ALT), densidad de la madera (DM), índice de vulnerabilidad (IV), índice de mesomorfía (IM), diámetro promedio de los vasos (DMV), porcentaje de fibras (PFI), longitud de los elementos del vaso (LEV), área foliar (AF), lumen de las fibras (LF). Los valores entre paréntesis son los porcentajes explicados por los componentes.

Cuadro 6. Tabla resumen del PCA para del BST. Se muestran los primeros seis componentes principales, sus eigenvalores, el porcentaje de variación explicada por cada componente y el porcentaje acumulado.

Componente principal	Eigenvalor	Porcentaje de variación explicada	Porcentaje acumulado
PC1	5.2862	33.039	33.039
PC2	3.1331	19.582	52.621
PC3	1.6012	10.008	62.629
PC4	1.2166	7.6037	70.233
PC5	1.0306	6.4409	76.674
PC6	0.8829	5.5184	82.192

4.5 Densidad de la madera

La densidad de la madera es una variable asociada con la cantidad de carbono invertido en soporte y está ampliamente vinculada con las estrategias del ciclo de vida de los árboles (King *et al.*, 2005 y 2006; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). Esta variable expresa la variación en las propiedades ecológicas de las especies y puede estar guiada por la variación ontogénica (Woodcock y Shier, 2002; Nock *et al.*, 2009; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). Analizamos el comportamiento de la densidad de la madera en los individuos de bosque seco, para ello agrupamos los individuos empleando 2 categorías basados en la lista de características microscópicas para la identificación de madera blanda (IAWA Committee 2004), maderas de alta densidad ($> 0.60 \text{ g/cm}^3$) y maderas de baja densidad ($< 0.48 \text{ g/cm}^3$).

Nuestros resultados sugieren que (26) de los individuos de bosque seco presentan una densidad superior a 0.60 g/cm^3 (19) presentan una densidad inferior a 0.48 g/cm^3 . En promedio, las maderas del bosque seco presentan una densidad de 0.60 g/cm^3 . Las especies con las maderas de mayor densidad son *Lonchocarpus velutinus* y *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae), ambas con una densidad de 0.89 g/cm^3 , mientras que las especies con maderas de densidades más bajas son

Guapira sp (Nyctaginaceae) e *Hyperbaena tonduzii* (Menispermaceae), ambas con una densidad de 0.35 g/cm^3 .

Adicionalmente realizamos un análisis a nivel de familias y observamos que (8) presentaron una densidad mayor a 0.60 g/cm^3 siendo Bignoniaceae la que presentó la mayor densidad promedio (0.79 g/cm^3) seguido en un orden descendente de Euphorbiaceae, Olacaceae, Meliaceae, Malvaceae, Rubiaceae, Boraginaceae y Fabaceae. Por el contrario (7) familias presentaron una densidad de madera inferior a 0.48 g/cm^3 siendo Menispermaceae la de menor densidad (0.35 g/cm^3) (Figura 15).

La densidad de la madera es una variable que responde a diversos factores. Por ejemplo, la densidad puede variar en base a la cantidad de agua de una localidad e inclusive entre los individuos de una especie (Ziemska *et al.*, 2013). En este sentido observamos que la densidad de *Cordia panamensis* en Achotines es de (0.38 g/cm^3) mientras que en Las Tablas es de (0.80 g/cm^3) por otra parte la variación en la estructura anatómica de las maderas generalmente se manifiesta en los valores de densidad de la madera. Zhang y Morgenstern, 1995 y Hannrup *et al.*, (1998) encontraron variación genética y ambiental en la densidad debido a diferencias en el tamaño de las células y el grosor de la pared celular. En nuestra investigación observamos que *Astronium graveolens* presenta valores distintos en la densidad. El individuo de menor densidad (0.38 g/cm^3) presenta un DAP de 17.5 cm mientras que el individuo de mayor densidad (0.61 g/cm^3) presenta un DAP de 42.3cm, esta diferencia puede estar relacionada con la cantidad de parénquima radial al conferir resistencia mecánica radialmente. Estos resultados sugieren que la variación en la estructura anatómica de las especies se puede expresar en los valores de densidad, así como también pudiese estar relacionado a la ontogenia del árbol, de manera que un árbol más longevo, habrá desarrollado madera más densa.

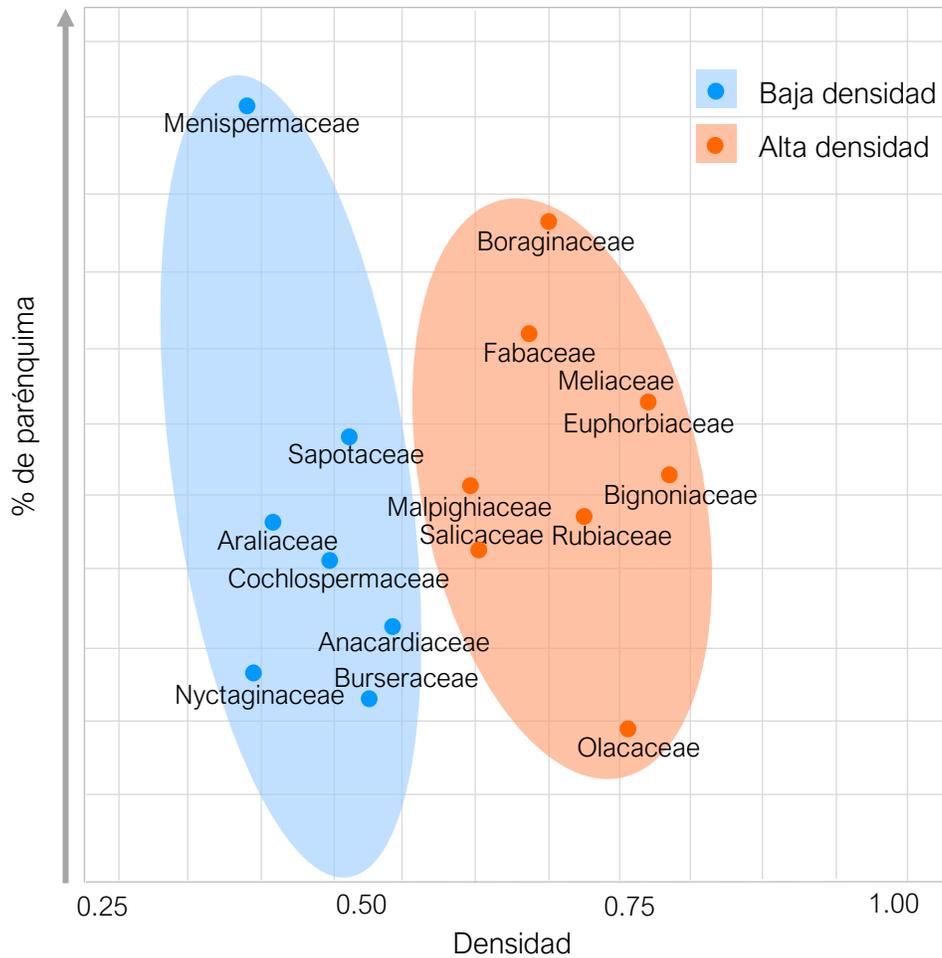


Figura 15. Densidad de madera por familia para las especies del Bosque Seco de Panamá. Maderas de alta densidad ($> 0.60 \text{ g/cm}^3$), Maderas de baja densidad ($< 0.48 \text{ g/cm}^3$).

Relacionamos además la cantidad de parénquima con la densidad de la madera, observamos que la densidad de la madera se correlaciona positivamente con el parénquima axial ($r = 0.41$) y negativamente con el parénquima radial ($r = -0.26$). Nuestros resultados muestran que las maderas de menor densidad presentan una cantidad significativa de parénquima radial mientras que las maderas de mayor densidad menor parénquima radial (Figura 16). En cuanto al parénquima axial observamos que los individuos de menor densidad presentan menor PA y los individuos con mayor densidad de madera presentan una mayor cantidad de PA (Figura 17).

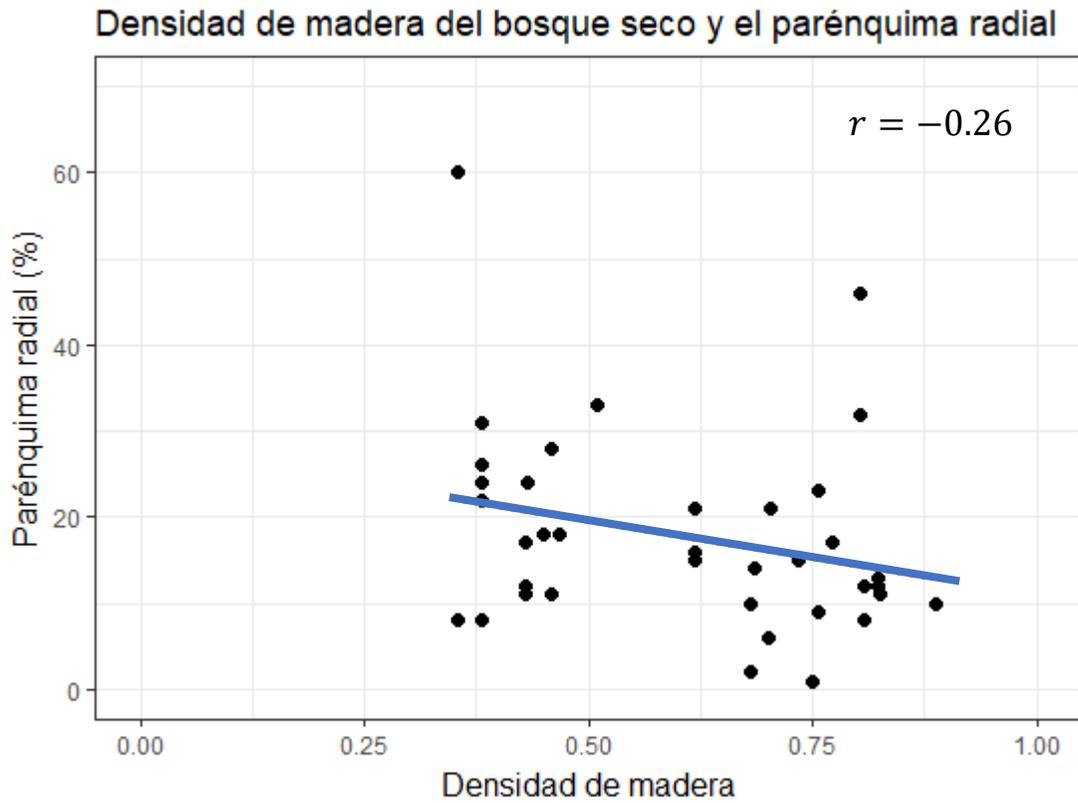


Figura 16. Relación entre la densidad de madera y el porcentaje de parénquima radial (PR) en los árboles del Bosque Seco. Cada punto representa un individuo y la línea es la línea de tendencia.

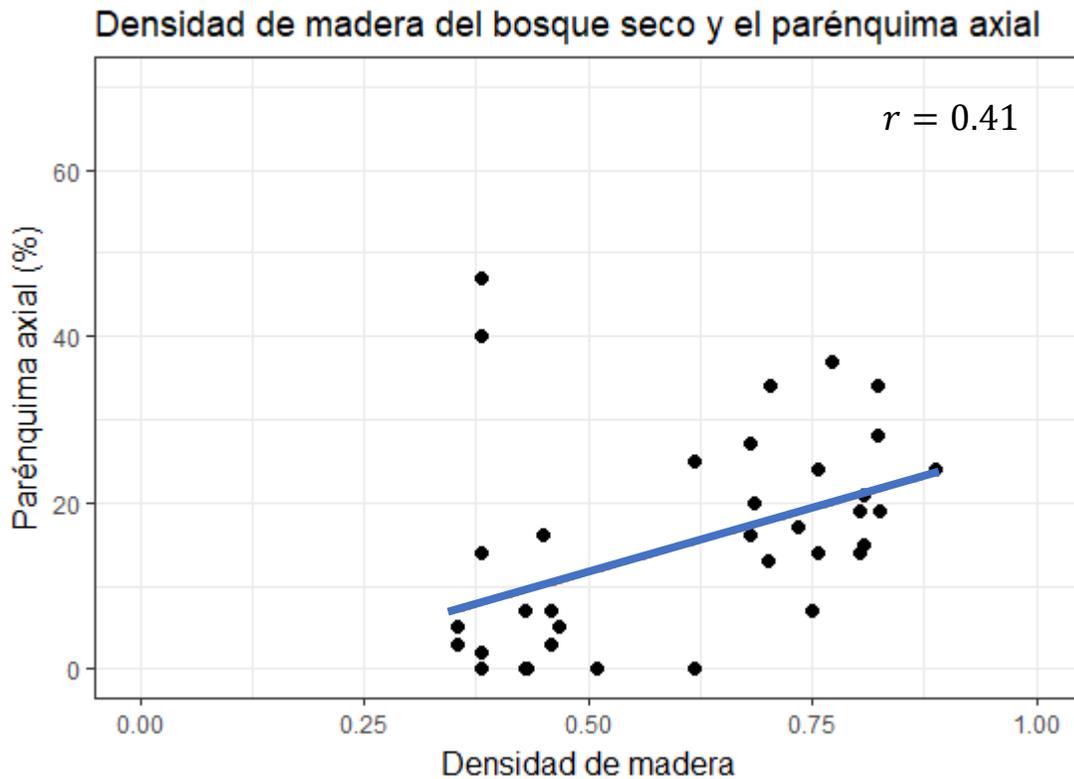


Figura 17. Relación entre la densidad de madera y el porcentaje de parénquima axial (PA) en los árboles del Bosque Seco. Cada punto representa un individuo y la línea es la línea de tendencia.

A modo de comparación, contrastamos la densidad de algunas especies haciendo uso de una base de datos de la Isla de Barro Colorado (Bosque húmedo) y las maderas del Bosque Seco de Panamá. Observamos que la densidad promedio en los árboles del Bosque Seco es mayor que en las maderas de Barro Colorado. La disimilitud se debe principalmente a las diferencias en las condiciones ambientales, así como por la competencia entre especies y la disponibilidad de nutrientes en ambas condiciones (Figura 18).

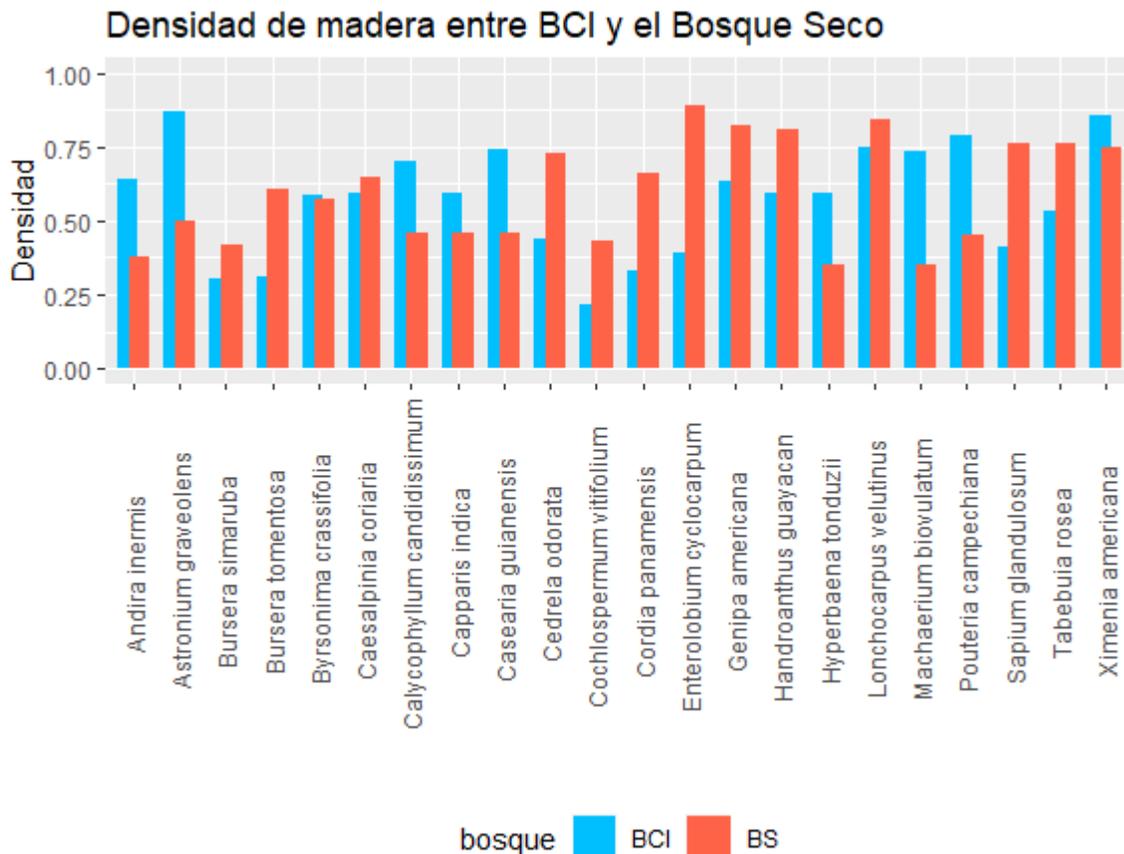


Figura 18. Comparación entre la densidad de la madera en los árboles de BCI y las maderas del Bosque Seco de Panamá

4.6 Gravedad específica

La gravedad específica ha sido descrita como una variable importante en los estudios de eco-fisiología destacando la importancia de su cálculo debido a que puede proporcionar información importante sobre las características ecológicas de las plantas. Se ha demostrado que existe una compensación entre el volumen de madera producida y la gravedad específica básica de la madera. Esta compensación está relacionada con otras características como las tasas de crecimiento, la primera edad de reproducción, las tasas de mortalidad, la longevidad y la altura máxima del árbol (Williamson, 1975; Putz *et al.*, 1983; Poorter y Markesteijn, 2008; King *et al.*, 2006; Chave *et al.*, 2009).

A modo exploratorio, comparamos la densidad de los árboles y la gravedad específica para las distintas especies registrada en diversas publicaciones. Los resultados muestran que el promedio de la densidad de las maderas y la estimación de la gravedad específica para los individuos de bosque seco es bastante similar. La estimación varía de 0.60 empleando la densidad a 0.62 con los datos de gravedad específica.

Encontramos una variación entre los valores registrados para los individuos de bosque seco, por ejemplo, la densidad de la madera de *Enterolobium cyclocarpum* en el bosque seco es de 0.88 g/cm^3 pero presenta una gravedad específica básica de 0.44. Por el contrario, *Hyperbaena tonduzii* presenta una gravedad específica de 0.75 y una densidad de 0.35 g/cm^3 . Estos resultados son interesantes pues sugieren que una mayor densidad está asociada con un mayor contenido de humedad en la madera lo cual puede estar relacionado con la cantidad de parénquima como principal reservorio de agua en el xilema de las plantas.

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN

5.1 Abundancia de parénquima axial y parénquima radial en los árboles del Bosque Seco de Panamá e interpretaciones ecológicas.

Las Tablas y Sarigua (estación más seca) presentaron una mayor proporción de parénquima axial entre sus maderas que las localidades de Achotines y Coronado (estación más húmeda) (Figura 6b) esta diferencia en la proporción de parénquima entre ambas estaciones constata el hecho de que el parénquima es impulsado por la variación en las condiciones climáticas (Plavcová y Jansen, 2015; Morris *et al.*, 2016; Zheng *et al.*, 2019). Los taxones que mostraron una mayor cantidad de PA en esta estación incluyen *Cedrela odorata* (Meliaceae), *Andira inermis*, *Lonchocarpus velutinus*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Caesalpinia coriaria* (Fabaceae), *Zanthoxylum panamense* (Rutaceae), *Cordia panamensis* (Boraginaceae) y *Xylosma flexuosa* (Salicaceae) (Figura 7), esta relación entre el PA y las características de la estación sugiere en primera instancia, un vínculo con las propiedades hidráulicas de las plantas (Zheng y Martínez-Cabrera 2013; Borchert y Pockman, 2005; Nardini *et al.*, 2018; Pratt; Jacobsen, 2017). Sabemos que las células de parénquima están involucradas en el almacenamiento de agua, es posible que al disponer de una mayor fracción de parénquima axial estas especies presenten mayor eficiencia hidráulica (Janssen *et al.*, 2019; Amy Ny *et al.*, 2020) así como se ha reportado en especies de Fabaceae, Malvaceae y Rutaceae quienes presentan un xilema con una conducción de agua altamente eficiente (Zheng y Martínez-Cabrera, 2013; Morris *et al.*, 2018a) y recientemente como se ha observado en especies de magnólicas en Madagascar (Amy Ny *et al.*, 2020). Una segunda explicación sugiere que la abundancia de parénquima axial en las especies de Las Tablas y Sarigua podría estar vinculada con la vulnerabilidad de los árboles a la cavitación del xilema (Kiorapostolou *et al.*, 2019; Trifilò *et al.*, 2015; McCulloh *et al.*, 2014; Meinzer *et al.*, 2009). En los árboles del bosque seco el índice de vulnerabilidad se correlacionó positivamente con el parénquima axial ($r = 0.42$), esta relación es consistente con el hecho de que el parénquima es importante en la capacidad de los árboles para revertir las embolias (Morris *et al.*, 2016; Secchi *et al.*, 2011). Esto además puede interpretarse como un

mecanismo para garantizar la sobrevivencia de los árboles especialmente cuando la sequía es muy prolongada (Trifilò *et al.*, 2015; Bucci *et al.*, 2003; Sakr *et al.*, 2003; Salleo *et al.*, 2004). Por otra parte, una de las variantes que además contribuye a la variación en la abundancia de parénquima es la señal filogenética o conservación de caracteres anatómicos en ciertas especies. Esta variable puede explicar aproximadamente el 50% de la variación en la ocupación de las células del xilema (Zheng *et al.*, 2019; Carlquist 1975). Observamos que una menor presencia de PA se observó en las localidades de Achotines y Coronado, estas localidades estuvieron representadas principalmente por familias como Anacardiaceae, Rubiaceae, Burseraceae y Nyctaginaceae que presentan parénquima axial ausente o escaso lo cual puede influir en la disimilitud de parénquima entre las estaciones. Ahora bien, para compensar una menor presencia de parénquima autores como Wheeler *et al.*, (2007); Morris (2016) y Carlquist (1975) han analizado esta característica en diversas especies y sugieren que la abundancia de otras células como las F y PR pueden reemplazar las funciones de las células de parénquima axial. Adicional a ello es posible que los árboles de Achotines y Coronado sean más susceptibles al ataque de insectos u organismos patógenos razón por la cual una mayor presencia de PR en las localidades de Las Tablas y Achotines puede ser interpretada como una respuesta de los árboles al estrés causado por la herbivoría y los patógenos (Morris *et al.*, 2016) sin embargo es necesario analizar con más detalle esta variable. Los taxones que presentaron mayor parénquima radial en estas localidades incluyen *Hyperbaena tonduzii* (Menispermaceae), *Cordia panamensis* (Boraginaceae), *Casearia guianensis* (Salicaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae), *S. excelsum* (Araliaceae) y *Sapium glandulosum* (Euphorbiaceae) (Figura 7). Una explicación al porqué estas localidades presentaron mayor PR que las localidades de Sarigua y Coronado hace énfasis a la presencia de radios heterocelulares, no se conoce con exactitud la funcionalidad de radios anchos, sin embargo, Novruzova (1972) observó una mayor cantidad de células de PR en especies xerófitas en comparación con las especies de sitios méxicos probablemente indicando que éste está involucrado con un aumento en el almacenamiento de agua. En algunas investigaciones se ha analizado el efecto de la aridez sobre la abundancia de PR, esta observación puede estar relacionada con

una mayor presencia de PR en los árboles de Las Tablas. Lo anterior también se apoya con lo postulado en investigaciones de Esteban *et al.*, (2012) quienes han vinculado la intensidad de la sequía con una predominancia de células de PR en especies del Mediterráneo principalmente al encontrar fuertes correlaciones negativas entre la precipitación mínima mensual de verano y la abundancia de parénquima radial. A pesar de la relación descrita en el párrafo anterior la influencia de las variables climáticas sobre el PR no ha sido totalmente esclarecida. Morris *et al.*, (2016) observó que el PR no responde en gran medida a la variación en la precipitación, por el contrario, Olano *et al.*, (2013) y Martínez-Cabrera *et al.*, (2009) hacen énfasis en el valor de la precipitación sobre la abundancia de PR. Todas estas investigaciones convergen en que una gran cantidad de células del parénquima de radial implica una gran cantidad de células metabólicamente activas capaces de sintetizar una gran cantidad de productos y acumular metabolitos de reserva importantes en las estrategias de vida de los árboles del Bosque Seco de Panamá.

5.2 El parénquima radial en las estrategias de vida de los árboles del Bosque Seco.

En los árboles del Bosque Seco de Panamá el parénquima (PAR) ocupa el 35% del volumen en las maderas. De este 35% el parénquima radial es más abundante con respecto al parénquima axial (Figura 9 y 10). Esta disimilitud en la abundancia de PA y PR en los árboles del bosque seco sugiere que posiblemente el PR posee un papel más importante sobre las estrategias de vida de los árboles. A lo largo de los taxones analizados el PR se presentó con mayor homogeneidad con respecto al PA (Figura 8). La presencia de PR puede estar asociada con diversas respuestas al estrés hídrico y ecológico, en primera instancia al conferirle a los árboles una mayor capacidad de almacenamiento de carbohidratos (Romero *et al.*, 2019; Sauter y van Cleve, 1994) lo cual puede ser importante en la reparación de los embolismos (Zwieniecki y Holbrook 2009, Nardini *et al.*, 2011) ya que el llenado de vasos embolizados esta mediado por la movilización de carbohidratos no estructurales solubles. La abundancia de células de PR y el vínculo con los carbohidratos se ha relacionado con los procesos de

formación de nuevas hojas en los árboles caducifolios pasada la estación seca, así como para el crecimiento vegetativo y reproductivo antes de que sus nuevas hojas sean productivas (Sperling *et al.*, 2017). Por otra parte, una mayor presencia de parénquima también puede estar relacionada con el margen de seguridad de los árboles (Johnson *et al.*, 2012) al conferirles mayor capacidad para responder a la recuperación hidráulica (Trifilò *et al.*, 2019) así como una mayor tolerancia a la sequía (Dickman *et al.*, 2014; Sevanto, 2014; Mitchell *et al.*, 2013; Galiano *et al.*, 2011).

La abundancia de PR en los árboles del bosque seco también puede estar relacionada con los mecanismos de defensa contra organismos patógenos y con los procesos de regeneración después de una herida (Morris *et al.*, 2016). Comúnmente se cree que las plantas sometidas a estrés son más vulnerables a perturbaciones. La sequía generalmente resulta en concentraciones incrementadas de metabolitos secundarios (Gershenzon, 1984; Mattson y Haack, 1987). Diversas investigaciones han estudiado cómo los espacios de aire consecuencia de las embolias propician un ambiente ideal para la propagación de organismos patógenos (Morris *et al.*, 2018; Bréda *et al.*, 2006; Sturrock *et al.*, 2011; Anderegg *et al.*, 2012; Choat *et al.*, 2012; Nardini *et al.*, 2013; Sevanto *et al.*, 2014) por lo que el parénquima radial al asociarse con el almacenamiento de agua, azúcares y otros compuestos antimicrobianos que pueden actuar para inhibir la propagación de hongos puede ofrecer una respuesta dinámica a la infección (Morris *et al.*, 2018; Morris *et al.*, 2016; Boddy y Rayner, 1983; Biggs, 1986).

El parénquima radial además se ha relacionado con la dinámica en el balance de carbono y agua especialmente en árboles que se encuentran en condiciones de variabilidad ambiental (Fonti *et al.*, 2015; Esteban *et al.*, 2012; Carlquist, 2007). El hecho de que los árboles del bosque seco estén sometidos a un mayor estrés hídrico durante la estación seca puede sugerir que la abundancia de las células de parénquima radial confiere una mayor capacidad de almacenamiento de agua en la albura, lo que podría amortiguar tensiones excesivas en la columna de agua en situaciones de alta transpiración (Esteban *et al.*, 2012). Además de lo mencionado anteriormente y como una estrategia para compensar la vulnerabilidad del xilema de

los árboles del bosque seco a la cavitación, el parénquima radial además puede asistir al parénquima axial en los procesos de relleno de vasos embolizados ya que sabemos que es un medio para las interacciones entre floema y xilema (van Bel, 1990; Spicer y Holbrook, 2007; Hearn *et al.*, 2013; Pfautsch *et al.*, 2015).

5.3 Distribución de células en el xilema secundario y análisis de las relaciones de compensación

La estructura del xilema de la madera está estrechamente relacionada con sus funciones (Zheng *et al.*, 2019). En los árboles del bosque seco las fibras ocuparon aproximadamente el 50% del volumen en las maderas mientras que el parénquima ocupó un 35% y los vasos ocuparon un 15%. La presencia de gran cantidad de fibras sugiere que estas células contribuyen en gran medida al sistema de almacenamiento en el xilema y poseen un papel importante en el soporte mecánico de los árboles. Esta observación es consistente con investigaciones de Sperry (2000); Jacobsen *et al.*, (2005); Carlquist (1988) quienes han analizado las respuestas funcionales de las fibras en la estructura anatómica de las plantas.

Investigaciones anteriores han establecido que el parénquima puede alcanzar valores superiores al 40% del volumen de la madera (Spicer 2014; Morris *et al.*, 2016). En los árboles del bosque seco el volumen de parénquima está dentro de los valores establecidos. Este resultado sugiere que el parénquima axial como radial posee un papel importante en la supervivencia de los árboles durante largos períodos de sequía a fin de evitar disfunciones funcionales y mecánicas.

Todas las células en el xilema secundario están interconectadas en una red tridimensional dando lugar a las relaciones de compensación (Pratt y Jacobsen, 2017). Similar a las investigaciones de Ziemińska *et al.*, (2015) y Morris *et al.*, (2016) observamos una correlación negativa entre el PAR y F ($r = -0.64$) en los árboles del bosque seco, no obstante, aunque en investigaciones previas se ha mostrado que las especies de zonas tropicales exhiben una mayor proporción de parénquima (Baas, 1982; Morris *et al.*, 2016) nuestro resultado sugiere que en el bosque seco se da un aumento en la proporción de F en la medida en que disminuye la proporción de PAR.

Esta relación parece observarse en la mayoría de las especies de nuestro análisis a excepción de *Andira inermis*, *Cordia panamensis*, *Hyperbaena tonduzii* y *Zanthoxylum panamensis* en donde la proporción de PAR es mayor a la proporción de F (Figura 10), esta relación puede ser interpretada como una estrategia orientada a crear un sistema óptimo para aumentar la capacidad de almacenamiento y movilización de fotosintatos en los árboles caducifolios durante la estación seca (Carlquist, 2014 y 1988; Baas, 1982), esto sería importante ya que con la sequía las plantas experimentan una reducción en la fotosíntesis lo que se traduce en una reducción en la absorción de carbono (Urli *et al.*, 2013; Martínez-Vilalta *et al.*, 2002). Por otra parte, es probable que un aumento en el área invertida en parénquima en los árboles pueda lograrse a expensas de las fibras especialmente para mantener la conductancia (Zheng y Martínez-Cabrera, 2013); recientemente se ha relacionado el parénquima axial y el lumen de las fibras con su capacidad de contribución a la capacitancia de la albura (Borchert y Pockman, 2005; Plavcová y Jansen 2015; Hillabrand *et al.*, 2019; Jacobsen *et al.*, 2005; Pratt y Jacobsen, 2017; Pratt *et al.*, 2007; Tyree y Zimmermann, 2002; Meinzer *et al.*, 2003), un elemento capaz de amortiguar la caída del potencial hídrico del xilema durante momentos de gran demanda de evaporación. En los árboles del bosque seco ambas variables se correlacionaron negativamente ($r = -0.51$).

A pesar de la disimilitud en la abundancia de PAR y F, el parénquima se ha relacionado con diversas estrategias ecológicas en los árboles y como previamente hemos descrito en la sección 5.1 y 5.2 tiene un papel fundamental en los mecanismos de respuesta a las distintas tensiones abióticas al que están expuestos los árboles del bosque seco. Al mismo tiempo estas variables de estrés abiótico representan precursores importantes que impulsan la abundancia de PAR.

Adicional a las relaciones entre PAR y F, la eficiencia en el transporte y la capacitancia hidráulica de los árboles se ha relacionado con el parénquima (De Boer y Volkov, 2003; Secchi *et al.*, 2017; Johnson *et al.*, 2012; Schenk *et al.*, 2017; Olano *et al.*, 2017). En los árboles del bosque seco el PAR_t se correlacionó negativamente con los vasos ($r = -0.322$), este resultado es similar a lo reportado por Morris *et al.*, (2016) y hace énfasis primeramente en el tamaño de los vasos indicando que los vasos más

grandes pueden contribuir a una mayor eficiencia en el desplazamiento del agua. Por otra parte, esta correlación también sugiere que existe una relación entre la fracción de parénquima y la conducción como ha expresado Morris *et al.*, (2018) al proponer que las células de parénquima asociadas a los vasos participan en el desplazamiento del agua a larga distancia y en la prevención o incluso la reparación de la embolia (Braun, 1984; Brodersen y McElrone, 2013; Secchi *et al.*, 2017; Morris *et al.*, 2018b). Nuestros resultados además muestran una correlación positiva entre el PA y los vasos ($r = 0.41$) que apoya lo expuesto anteriormente; sobre esta línea, las disposiciones de parénquima pueden evidenciar la relación fisiológica con los vasos. En los árboles del Bosque Seco observamos que los arreglos paratraqueales de parénquima predominaron con respecto a los arreglos apotraqueales, esta observación es consistente con Morris *et al.*, (2018) en donde se indica que el arreglo paratraqueal es significativamente mayor en las regiones tropicales. Holbrook y Zwieniecki, (1999) propusieron que la eliminación de las embolias es mediada por la asistencia de las células del parénquima axial que rodean los vasos ya que éstas pueden proveer el agua necesaria para la reparación (Secchi *et al.*, 2011; Bucci *et al.*, 2003). Adicionalmente Morris *et al.*, (2018) encontró una notable correlación entre el diámetro de los vasos y el parénquima paratraqueal en 3005 especies analizadas evidenciando que las disposiciones paratraqueales del parénquima axial son más frecuentes en vasos de gran diámetro lo que es común en las regiones tropicales, por ejemplo, este vínculo se ha visto en la especie *Laurus nobilis* en donde se mostró que los vasos rodeados por parénquima paratraqueal se aislaron del gas que se propaga desde los vasos llenos de aire (Amy Ny *et al.*, 2020).

5.4 Inferencias ecológicas de la estructura anatómica de los árboles del Bosque Seco

El análisis de componentes principales (Figura 14) revela que la estructura anatómica de los árboles del Bosque Seco de Panamá es propiamente de plantas sensibles a la sequía (Choat *et al.*, 2005; Rowland *et al.*, 2014). La presencia de vasos

de xilema de gran diámetro y menor número por mm^2 , el $IV > 1$ así como el índice de mesomorfía > 200 indican que estas especies presentan poca resistencia al estrés hídrico y sugiere que presentan un xilema mesomórfico.

5.4.1 Respuestas hidráulicas

La correlación negativa ($r = -0.56$) que observamos entre el DV y FV es similar al valor reportado por Hietz *et al.*, (2016) e indica una relación entre la conductividad de agua en las plantas dada por el diámetro de los vasos y la seguridad del xilema dada por el número de vasos por mm^2 (Tyree y Zimmermann 2002). En las especies del bosque seco de Panamá se observa que disponer de vasos de diámetros amplios les permite a los árboles conducir volúmenes más grandes de agua (Choat *et al.*, 2005) permitiendo así una conductancia más alta y, por ende una ganancia de carbono fotosintético más alta (Enquist *et al.*, 1999; Bucci *et al.*, 2004; King *et al.*, 2005; Chave *et al.*, 2009; O'Grady *et al.*, 2009) lo que eventualmente se expresa en la tasas fotosintéticas de los árboles (O'Grady *et al.*, 2009; Brodribb *et al.*, 2007; Wright *et al.*, 2004). Los valores del índice de mesomorfía revelan que los árboles del bosque seco disponen de una estructura anatómica orientada a la eficiencia en el transporte del agua. Esta característica sugiere que la eficiencia del transporte de agua permite el mantenimiento de una alta conductancia estomática sin pérdida de turgencia, especialmente durante la estación seca cuando la demanda evaporativa es mayor. Es posible que altos niveles en las conductancias sean críticas para el mantenimiento de un equilibrio favorable de carbono. El diseño hidráulico permite que los árboles conduzcan el agua del suelo y absorber carbono a través de la fotosíntesis cada año (Brodribb, 2009). Los árboles caducifolios generalmente tienen tasas fotosintéticas más altas y una mayor eficiencia hidráulica del tallo, o conductividad hidráulica por área de albura (Fu *et al.*, 2012; Werden *et al.*, 2017). Por otra parte, es posible que, aunque en Panamá estos bosques exhiban una menor precipitación, el nivel de lluvia es aún alta comparada a un bosque como Chamela, donde llueve 600 mm al año y otras regiones más secas (Barajas-Morales, 1987; Martínez-Cabrera y Estrada-Ruiz, 2014).

Con respecto a la seguridad, se ha observado que disponer de una mayor frecuencia de vasos por mm^2 reduce la posibilidad de que un número determinado de vasos embolizados dañe seriamente la conducción en una planta (Carlquist 1977) sin embargo, en las especies del Bosque Seco Tropical de Panamá se observa un menor número de vasos por mm^2 lo que hace a las especies más propensas a la cavitación. Resultados similares se han observado en las investigaciones de Lindorf (1994) en los Bosques Secos de Colombia, Venezuela y Costa Rica y Carlquist (1984) en los que se observa que plantas de zonas tropicales son muy eficientes desde el punto de vista conductivo y muy vulnerables a la cavitación. Por otra parte, es posible que un menor número de vasos por área esté vinculado con la estabilidad mecánica de las plantas (Sellin *et al.*, 2008). Pocos vasos grandes ayudan a maximizar el área y en consecuencia incrementar la conductancia especialmente durante las primeras lluvias pasada la estación seca mientras que a través de un menor número de vasos por mm^2 las plantas obtienen una mayor estructura mecánica al ocupar una mayor presencia de fibras (Sperry *et al.*, 2008). Adicional a lo descrito anteriormente la longitud de los vasos también se ha relacionado con la seguridad hidráulica del xilema. De acuerdo con los rangos de clasificación propuestos por el *IAWA Hardwood List* (IAWA Committee 1989) la longitud de los vasos en las maderas del Bosque Seco (en promedio ~299 μm) está dentro de la categoría I (<350) (Cuadro 5) sugiriendo que son vasos cortos consistente con las investigaciones de Lindorf (1994) para las especies de zonas más secas. Los vasos cortos son capaces de incrementar la resistencia al paso del agua brindando así una mayor resistencia estructural a fuertes presiones negativas en la columna de agua (Carlquist 1975), además son capaces de reducir el embolismo en mayor grado que los vasos largos ya que se rellenan de un modo más sencillo cuando ocurre una embolia e impiden que éstas no puedan extenderse más allá del vaso en el que ocurren (Canny, 2001; Comstock y Sperry, 2000; Tyree y Zimmermann 2002), adicionalmente son más resistentes al colapso o la deformación que los vasos largos debido al refuerzo proporcionado por las paredes de los extremos (Carlquist 1977).

5.4.2 Relación entre el parénquima axial y radial y la densidad de la madera

El análisis de componentes principales también muestra que en las maderas del bosque seco de Panamá el parénquima (PAR_t) está relacionado con la densidad ($r = 0.14$), el parénquima axial y el parénquima radial presentaron una relación opuesta con la densidad. El PA se correlacionó positivamente ($r = 0.41$) con esta variable y el PR negativamente ($r = -0.26$). La correlación negativa entre PR y la densidad contrasta con investigaciones previas en donde se ha encontrado que el PR es uno de los principales impulsores de la densidad al conferir estructura mecánica (Kotowska *et al.*, 2020; Ziemińska *et al.*, 2019; Zheng y Martínez-Cabrera 2013). A pesar de la contrariedad en los valores de correlación nuestros resultados son similares con Martínez-Cabrera *et al.*, (2009) quienes observaron esta relación en arbustos de áreas más secas sugiriendo que las variables climáticas pueden contribuir a la variación funcional del parénquima y consecuentemente en las relaciones de compensación del xilema. Distintas investigaciones también han sugerido que el parénquima axial lignificado muestra un engrosamiento de la pared celular (Oliveira *et al.*, 2013) y pueden estar más lignificadas que las fibras de madera (Schwarze *et al.*, 2000b) por lo que podría influir en la relación con la densidad de la madera, sin embargo es necesario realizar ensayos histoquímicos en las estructuras anatómicas de las maderas del Bosque Seco de Panamá para conocer a mayor precisión esta relación. Adicional a ello es posible que la relación opuesta sea debido a la estructura que se analizó para medir densidad ya que la mayoría de los estudios que relacionan el PR con la densidad se han realizado en ramas (Ziemińska *et al.*, 2013).

Los taxones que presentaron mayor densidad de madera (Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Olacaceae, Meliaceae, Malvaceae, Rubiaceae, Boraginaceae y Fabaceae) presentaron una mayor presencia de PA a excepción de Euphorbiaceae y Boraginaceae que presentan más PR. Generalmente el parénquima axial se ha asociado con la eficiencia en la conducción del agua, pero esta variable también se ha vinculado con la asimilación de carbono, es posible que la abundancia de parénquima axial y su relación con la densidad de los árboles esté relacionado con la eficiencia de los árboles en la captura de carbono así como también pueda proporcionarles a los árboles del bosque seco una vulnerabilidad reducida a los agentes de mortalidad de la

embolia inducida por la sequía (Hacke *et al.*, 2001; Jacobsen *et al.*, 2005; Kraft *et al.*, 2010), el ataque de patógenos (Augspurger y Kelly, 1984) y la rotura mecánica (Niklas, 1992).

5.5 La densidad de la madera como estrategia ecológica de los árboles del Bosque Seco

La densidad de madera promedio para las especies del Bosque Seco de Panamá es 0.603 g/cm^3 consistente a la media de las densidades de las maderas indicadas para este bioma (Álvarez *et al.*, 2013) pero inferior a los valores indicados para los bosques secos de Centro y Suramérica (0.69 y 0.71 g/cm^3 respectivamente) (Chave *et al.*, 2006), la diferencia podría estar relacionada con la cantidad de especies analizadas en cada investigación e inclusive con los niveles de precipitación de los distintos sitios debido a que la densidad de la madera es una variable sensible que responde a diversos elementos y es impulsada principalmente por los gradientes climáticos (Nabais *et al.*, 2018) especialmente por la precipitación (Barajas-Morales, 1987; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2001; Wiemann y Williamson, 2002; Swenson y Enquist, 2007). A modo comparativo y para sostener el hecho de que la precipitación es un elemento clave en los valores de densidad, en Panamá la densidad de la madera registrada en la Isla de Barro Colorado es de 0.54 g/cm^3 donde el nivel de precipitación es aproximadamente 2623 mm anualmente (Muller-Landau, 2004), esta disimilitud entre la densidad de la madera de los dos bosques sugiere como se ha indicado por Hacke *et al.*, (2001) y Hao *et al.*, (2008) que las especies con una mayor densidad de madera son más resistentes a la sequía.

La densidad promedio registrada para los árboles del Bosque Seco también es influenciada por la composición florística del bosque que parece estar dominada principalmente por especies de madera de alta densidad (Figura 15), lo que indica que además de la influencia climática en la densidad, la variación en la densidad podría en parte ser explicada por el conservacionismo filogenético (Chave *et al.*, 2006). A nivel de especies, *Lonchocarpus velutinus*, *Enterolobium cyclocarpum* y *Caesalpinia coriaria* (Fabaceae) fueron las especies con mayor densidad de madera, un resultado

congruente con Steege *et al.*, (2006) quienes observaron que los individuos de Fabaceae presentaban las maderas con densidades más altas en la Amazonia oriental y el escudo de Guayana. Las maderas de densidades más pequeñas de las especies restantes sugieren que presentan poca resistencia a la cavitación y sensibilidad fisiológica a la sequía como se ha observado por Hacke *et al.*, (2001) y Choat *et al.*, (2005).

Discutimos el caso particular de *Cordia panamensis* en Achotines y Las Tablas. Sabemos que la densidad de la madera puede variar entre los individuos de una misma especie. Resultados similares se observaron en La región de Tigray, en el norte de Etiopía en especies de acacia (Ubuy *et al.*, 2018). La variación intraespecífica puede estar relacionada con la fertilidad de los suelos que junto con la sequía estación al promueve menores tasas de crecimiento y mayor densidad de madera (Ter Steege *et al.*, 2006). En este aspecto se ha observado que una mayor disponibilidad de nutrientes reduce la densidad de la madera como se observó en *Eucalyptus grandis* una especie maderable en Brasil (Castro *et al.*, 2020). Se ha reportado una relación inversa entre el fósforo (P) y la densidad de la madera indicando que menor disponibilidad de P en la madera y la madera densa son rasgos asociados con la persistencia de especies de árboles en suelos de menor fertilidad (Heineman *et al.*, 2016). En Achotines la disponibilidad de P es superior que en Las Tablas (Mapa de contenido de P en los suelos de Panamá IDIAP 2018) por lo que sugerimos que la diferencia en la disponibilidad de P en ambas estaciones puede explicar la disimilitud en la densidad de *Cordia panamensis*.

En nuestra investigación además observamos que dos individuos de la especie *Astronium graveolens* presentan valores distintos en la densidad. El individuo de menor densidad (0.38 g/cm^3) presenta un DAP de 17.5 cm mientras que el individuo de mayor densidad (0.61 g/cm^3) presenta un DAP de 42.3cm de modo que la variación en la estructura anatómica de las especies se puede expresar en los valores de densidad. El individuo de mayor densidad presentó una mayor proporción de PR (21%) que el individuo de menor densidad (8%). El parénquima radial se correlacionó positivamente con el diámetro de los árboles ($r = 0.13$) lo que indica que debido a la

orientación PR puede aumentar la fuerza radial y en consecuencia tener un efecto sobre la densidad de la madera (Zheng y Martínez-Cabrera 2013).

Encontramos además que la densidad de las maderas se correlaciona con el lumen ($r = -0.20$) y la pared de las Fibras ($r = -0.28$). En las maderas del Bosque Seco de Panamá el 50% de las células que analizamos corresponde a la proporción de fibras, no obstante, en promedio, el diámetro en el lumen de las fibras es mayor que el diámetro de la pared. Se conoce que las fibras son los principales factores en la densidad, pero recientemente se ha descubierto que la relación entre la densidad de la madera y la anatomía es triangular (Zieminska *et al.*, 2015). Una primera variación hace énfasis en una relación inversamente proporcional entre la pared y el lumen de las fibras, por ejemplo, en especies con una alta densidad de madera como en *Genipa americana* (0.82 g/cm^3) y *Lonchocarpus velutinus* (0.88 g/cm^3) se observa que el grosor de las paredes de las fibras es mayor al diámetro del lumen. La segunda variación es independiente de la densidad y básicamente se logra a través de la compensación entre F y PAR, por ejemplo, *Cordia panamensis* presenta una mayor proporción de PAR a expensas de la proporción de fibras y presenta una alta densidad (0.80 g/cm^3). Estos resultados son consistentes con las hipótesis propuestas por Zieminska *et al.*, (2015).

5.6. Gravedad específica

La gravedad específica promedio en los árboles del Bosque Seco de Panamá es 0.63 este valor es consistente con lo observado por Barajas-Morales (1987) quién reportó valores más altos en la gravedad específica de los árboles del Bosque Seco de México en comparación con los árboles del Bosque Húmedo. De manera similar Wiemann y Williamson (2002) observaron una variación en los valores de gravedad específica a lo largo de distintos gradientes latitudinales especialmente entre los sitios tropicales. Ambos autores convergen en que las variables climáticas explican de manera significativa la variación en la gravedad específica.

La gravedad específica de la madera es un indicador rápido de las tendencias anatómicas de las plantas y se ha correlacionado con las estrategias de historia de

vida de las especies por ejemplo se ha correlacionado inversamente con la fertilidad del suelo y la tasas de mortalidad de árboles (Muller-Landau, 2004) igualmente con la resistencia a la cavitación (Hacke *et al.*, 2001) así como con la reserva de carbono en los árboles (Chave *et al.*, 2009). Valores más altos en la mayor gravedad específica en los árboles del Bosque Seco de Panamá puede estar relacionada con una ralentización en el proceso de descomposición de la madera (Chave *et al.*, 2009) asimismo con la cantidad de carbono que pueden almacenar los árboles del Bosque Seco (Pereira Júnior *et al.*, 2016).

CONCLUSIÓN

Los árboles del bosque seco de Panamá exhiben una variedad de estrategias anatómicas que les permiten compensar su vulnerabilidad al estrés hídrico al que están expuestos. El parénquima es un elemento fundamental en las estrategias de vida de los árboles ya que participa en numerosos procesos biológicos. Por mencionar algunos, asiste en el rellenado de vasos embolizados en el xilema, así como contribuye en la protección de los árboles al participar en la defensa de los árboles contra microorganismos y posee un papel importante en la fenología de los árboles. La disposición de parénquima también es parte importante en las estrategias de las plantas del bosque seco, aunque poco se ha investigado sobre la importancia funcional de estos arreglos, sabemos que un arreglo sobre otro le confiere a la plantas ventajas adaptativas en un área determinada, así como se ha observado en los procesos de diversificación de las angiospermas a través de los distintos periodos geológicos. Por otra parte, es evidente que las células que forman la estructura del xilema integran una red interconectada que posibilita el desempeño óptimo de los distintos elementos en las estrategias de los árboles, así como es determinante el rol del parénquima con respecto a la densidad de los árboles y como esta relación explica el desarrollo óptimo de las funciones del xilema. Nuestro proyecto de investigación brinda valiosas observaciones sobre la importancia de los estudios ecoanatómicos en los muy amenazados bosques secos de nuestro país. Al conocer como estas variables están interconectadas nos brindan una visión de las relaciones de compensación en el xilema y como de una forma global posibilitan la supervivencia de los árboles en condiciones hídricas estresantes. Basados en los estudios en la variación de las variables climáticas sabemos que el clima está cambiando y con ello se produce la alteración en los procesos ecológicos, es por ello por lo que determinar cómo las células de los árboles están respondiendo a estas alteraciones, en particular el parénquima que ha despertado el interés de eco fisiólogos y biólogos ambientales.

Estos resultados además sugieren que es necesario realizar más ensayos para comprender el papel del parénquima radial en la densidad de los árboles.

RECOMENDACIONES

- Estudiar grupos congénéricos y conespecíficos para un mejor control filogenético del estudio.
- Mejorar el control ontogenético de las especies estudiadas
- Colectar muestras de hojas al mismo tiempo que las colectas de núcleos de madera procurar tener una estimación de área de hoja por cada individuo estudiado
- Estimar valores de área de vasos para explorar otras variables cuantitativas
- Estudiar localidades en Darién, Coclé y otros parches de bosque seco en Panamá
- Calcular los valores de seguridad y eficiencia hidráulica para las especies del Bosque Seco.
- Estudiar la cantidad de carbohidratos en las células del parénquima
- Analizar cómo las punteaduras están relacionadas con la resistencia a la cavitación
- Calcular otras variables como la conectividad de vasos y parénquima (PA y PR) al igual que la fracción y conectividad del parénquima del xilema, así como el área de las distintas células.
- Investigar los mecanismos por el cual el parénquima axial ayuda en la eficiencia y seguridad hidráulica
- Estudiar la formación de tílides en los vasos del xilema

REFERENCIAS

- Aguilar-Rodríguez, S., Abundiz-Bonilla L., Barajas-Morales J., 2001. Comparación de la gravedad específica y características anatómicas de la madera de dos comunidades vegetales en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 72(2): 171–185.
- Álvarez, E., Benítez, D., Velásquez, C., Cogollo, A. 2013. Densidad básica del fuste de árboles del bosque seco en la Costa Caribe de Colombia. *Intropica* 8(1): 17–28.
- Amy Ny, A.A., Razakandraibe, V.M., Ramananantoandro, T., Gleason, S.M., Cao, K-F. 2020. Increasing axial parenchyma fraction in the Malagasy Magnoliids facilitated the co-optimisation of hydraulic efficiency and safety. *New Phytologist* 229(3): 1467–1480.
- Anderegg, W.R.L., Berry, J.A., Field, C.B. 2012. Linking definitions, mechanisms, and modeling of drought-induced tree death. *Trends in Plant Science* 17(12): 693–700.
- Atlas Ambiental de la República de Panamá. 2010. Producido por la ANAM y el Gobierno Nacional.
- Augspurger, C.K., Kelly, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings – experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211–217.
- Baas, P. 1986. Ecological patterns of xylem anatomy. En: Givnish, T. J. (Eds.), *On the Economy of Plant Form and Function*, Cambridge University Press, London, pp. 327–352.
- Baas, P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy. History and perspectives. En: Baas, P. (Eds.), *New Perspectives in Wood Anatomy. Forestry Sciences* 1, Springer, Dordrecht, pp. 23–58.

- Barajas-Morales, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forests in Mexico. *IAWA Bulletin New Series* 8(2): 143–148.
- Biggs, A.R., 1986a. Comparative anatomy of host response of two peach cultivars inoculated with *Leucostoma cincta* and *L. personii*. *Phytopathology* 76: 905–912.
- Biggs, A.R. 1986b. Wound age and infection of peach bark by *Cytospora leucostoma*. *Canadian Journal of Botany* 64(10): 2319–2321.
- Boddy, L., Rayner, A.D.M. 1983. Origins of decay in living deciduous trees: the role of moisture content and a re-appraisal of the expanded concept of tree decay. *New Phytologist* 94(4): 623–641.
- Borchert, R., Pockman, W.T. 2005. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* 25: 457–466.
- Braun, H.J. 1984. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *International Association of Wood Anatomists Bulletin* 5: 275–294.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of forest Science* 63: 625–644.
- Brodersen, C.R., McElrone, A.J. 2013. Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science* 4(108): 1–11.
- Brodersen, C.R., McElrone, A.J., Choat, B., Matthews, M.A., Shackel, K.A. 2010. The dynamics of embolism repair in xylem: In vivo visualizations using high-resolution computed tomography. *Plant Physiology* 154: 1088–1095.
- Brodribb, T.J. 2009. Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* 177(4): 245–251.

- Brodribb, T.J., Field, T.S., Jordan, G.J. 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant physiology* 144(4): 1890–1898.
- Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Scholz, F.G., Franco, A.C., Bustamante, M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree physiology* 24(8): 891–899.
- Bucci, S.J., Scholz, F.G., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Sternberg, L. Da S.L. 2003. Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant, Cell & Environment* 26(10): 1633–1645
- Calvo-Alvarado, L., McLennan, B., Sánchez, A.A., Garvin, T., 2009. Deforestation and forest restoration in Guanacaste, Costa Rica: Putting conservation policies in context. *Elsevier* 258: 931–940.
- Canny, M.J. 2001. Embolism and refilling in the maize leaf lamina, and the role of the protoxylem lacuna. *American Journal of Botany* 88(1): 47–51.
- Carlquist, S. 2014. Fibre dimorphism: cell type diversification as an evolutionary strategy in angiosperm woods. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174(1): 44–67.
- Carlquist, S. 2007. Bordered pits in ray cells and axial parenchyma: the histology of conduction, storage, and strength in living wood cells. *Botanical Journal of the Linnean Society* 153(2): 157–168.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer-Verlag, Berlin.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy*. Springer-Verlag, Berlin.
- Carlquist S. 1988. Tracheid dimorphism: a new pathway in evolution of imperforate tracheary elements. *Aliso* 12: 103–118.

- Carlquist, S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: Significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10(4): 505–525.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64(7): 887–896.
- Carlquist, S. 1975. Ecological Strategies of Xylem Evolution. University of California Press.
- Castro, V.R., Chambi-Legoas, R., Filho, M.T., Surdi, P.G., Zanuncio, J.C., Vinha Zanuncio, A.J. 2020. The effect of soil nutrients and moisture during ontogeny on apparent wood density of *Eucalyptus grandis*. *Scientific Reports* 10(2530): 1–9.
- Comstock, J.P., Sperry, J.S. 2000. Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytologist* 148: 195–218.
- 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.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., ter Steege, H. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16(6): 2356–2367.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752–755.
- Choat B., Sack, L., Holbrook M.N. 2007. Diversity of hydraulic trait in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist* 175: 686–698.
- Choat, B., Ball, M.C., Luly, J.G., Holtum, J.A.M. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* 19: 305–311.

- De Boer, A.H., Volkov, V. 2003. Logistics of water and salt transport through the plant: structure and functioning of the xylem. *Plant Cell Environ* 26: 87–101.
- Dickman, L.T., McDowell, N.G., Sevanto, S., Pangle, R.E., Pockman, W.T. 2014. Carbohydrate dynamics and mortality in a piñon–juniper woodland under three future precipitation scenarios. *Plant, Cell & Environment* 38(4): 729–739.
- DRYFLOR; Banda-R, K., et al. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383–1387.
- Eamus D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology & Evolution* 14(1): 11–16.
- Enquist, B.J., West, G.B., Charnov, E.L., Brown, J.H. 1999. Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants. *Nature (London)* 401: 907–911.
- Espinosa, C.I., de la Cruz, M., Luzuriaga, A.L., Escudero, A. 2012. Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 21(1-2): 167–179.
- Esteban, L., Martín, J., De Palacios, P., Fernández, F. 2012. Influence of region of provenance and climate factors on wood anatomical traits of *Pinus nigra* Arn. subsp. *salzmannii*. *European Journal of Forest Research* 131(3): 633–645.
- Esau, K., 1977. Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: their Structure, Function, and Development. John Wiley and Sons, New York, USA.
- Evert, R., 2006. Esau's Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: their Structure, Function, and Development. 3rd edn. RF Evert. New Jersey: John Wiley and Sons, Inc. 601 pp.
- Fonti, P., Tabakova, M.A., Kirilyanov, A.V., Bryukhanova, M.V., von Arx, G. 2015. Variability of ray anatomy of *Larix gmelinii* along a forest productivity gradient in Siberia. *Trees* 29: 1165–1175.

- Fonti, P., von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gartner, H., Eckstein, D., 2010. Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist* 185(1): 42–53.
- Fu, P.L., Jiang, Y.J., Wang, A.Y., Brodribb, T.J., Zhang, J.L., Zhu, S.D., Cao, K.F. 2012. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110(1): 189–199.
- Galiano, L., Martínez-Vilalta, J., Lloret, F. 2011. Carbon reserves and canopy defoliation determine the recovery of Scots pine 4 yr after a drought episode. *New Phytologist* 190(3): 750–759.
- Gentry, A.H., 1995. Patterns of diversity and floristic composition in Neotropical montane forest. En: Churchill, S., Balslev, H., Forero, E., y Luteyn, J. (Eds.), *Biodiversity and Conservation of Neotropical montane forests*. The New York Botanical Garden, New York. Pp. 89–102.
- Gershenson, J. 1984. Changes in the levels of plant secondary metabolites under water and nutrient stress. En: Timmermann, B., Steelink, C., Loewus, F. (Eds.), *Phytochemical adaptations to stress*. New York, NY, USA: Springer, 273–320.
- 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: 457–461.
- Hao, G.Y., Hoffmann, W.A., Scholz, F.G., Bucci, S.J., Meinzer, F.C., Franco, A.C., Cao, K.F., Goldstein, G. 2008. Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems. *Oecologia* 155(3): 405–415.
- Hartmann, H., Trumbore, S. 2016. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees — from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist* 211(2): 386–403.

- Hearn, D.J., Poulsen, T., Spicer, R. 2013. The evolution of growth forms with expanded root and shoot parenchymatous storage is correlated across the eudicots. *International Journal of Plant Sciences* 174(7): 1049–1061.
- Heineman, K.D., Turner, B.L., Dalling, J.W. 2016. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient. *New Phytologist* 211(2): 440–454.
- Hietz, P., Rosner, S., Hietz-Seifert, U., Wright, S.J. 2016. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. *New Phytologist* 213(1): 170–180.
- Hillabrand, R.M., Hacke, U.G., Lieffers, V.J. 2019. Defoliation constrains xylem and phloem functionality. *Tree Physiology* 39(7): 1099–1108.
- Holdridge, L.R. 1964. Life zone ecology. Edición provisional, Tropical Science Center, Costa Rica. 10 pp.
- Holbrook, N.M., Whitbeck, J.L., Mooney, H.A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A. 1999. Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? *Plant Physiology* 120(1): 7–10.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification *IAWA Bulletin* 10: 219–329.
- IAWA Committee. 2004. List of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal* 25(1): 1–707.
- Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock, W.A., Davis, S.D., 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance?. *Plant Physiology* 139, 546–556.
- Janssen, T.A.J., Hölttä, T., Fleischer, K., Naudts, K. 2019. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant, Cell & Environment* 43: 965–980.

- Janzen, D.H. 1988. Management of Habitat Fragments in a Tropical Dry Forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1): 105–116.
- Janzen DH. 1986. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E.O. (Eds.), *Biodiversity*. Washington D. C.: National Academy Press. p. 130–137.
- Johnson, D.M., McCulloh, K.A., Woodruff, D.R., Meinzer, F.C. 2012. Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different?. *Plant Science* 195: 48–53.
- King, D.A., Davies, S.J., Tan, S., Noor, N.S. 2006. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology* 94: 670–680.
- King, D.A., Davies, S.J., Nur Supardi, M.N., Tan, S. 2005. Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forests of Malaysia. *Functional Ecology* 19: 445–453.
- Kiorapostolou, N., Da Sois, L., Petruzzellis, F., Savi, T., Trifilò, P., Nardini, A., Petit, G. 2019. Vulnerability to xylem embolism correlates to wood parenchyma fraction in angiosperm but not in gymnosperms. *Tree physiology* 39: 1675–1684.
- Kotowska, M.M., Wright I.J., Westoby M. 2020. Parenchyma abundance in wood of evergreen trees varies independently of nutrients. *Frontiers in Plant Science* 11(86): 1–15.
- Kozlowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody plants. *The Botanical Review* 58(2): 107–122.
- Kraft, N.J.B., Metz, M.R., Condit, R.S., Chave, J. 2010. The relationship between wood density and mortality in a global tropical forest data set. *New Phytologist* 188(4): 1124–1136.
- León, W.J. 2014. Elementos xilemáticos de conducción en 69 especies leñosas de

- la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 37(2): 91–121.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15(4): 361–376.
- López, O.R., Pérez, R., Mariscal, E. 2014. Diversidad de árboles y arbustos en fragmentos de Bosque Seco Tropical en Río Hato, Panamá. *Colombia Forestal* 18(1): 105–115.
- Luttge, U. 2008. Physiological ecology of tropical plants. 2nd ed. Berlin (Germany): Springer-Verlag. p. 458.
- Martínez-Cabrera, H.I., Estrada-Ruiz, E. 2014. Wood anatomy reveals high theoretical hydraulic conductivity and low resistance to vessel implosion in a Cretaceous Fossil Forest from Northern Mexico. *PloS One* 9(10): 1–11.
- Martínez-Cabrera, H.I., Jones, C.S., Espino, S., Schenk, H.J. 2009. Wood anatomy and wood density in shrubs: Responses to varying aridity along transcontinental transects. *American Journal of Botany* 96(8): 1–11.
- Martínez-Vilalta, J., Sala, A., Asensio, D., Galiano, L., Hoch, G., Palacio, S., Piper, F., Lloret, F. 2016. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs* 86(4): 495–516.
- Martínez-Vilalta, J., Piñol, J., Beven, K. 2002. A hydraulic model to predict drought-induced mortality in woody plants: an application to climate change in the Mediterranean. *Ecological Modelling* 155(2–3): 127–147.
- Mattson, W.J., Haack, R.A. 1987. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience* 37: 110–118.
- 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 & Environment* 37(5): 1171–1183.

- McCulloh, K.A., Sperry, J.S., Lachenbruch, B., Meinzer, F.C., Reich, P.B., Voelker, S.L. 2010. Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *New Phytologist* 186: 439–450.
- Medina, A.A., Razquin, M., Andía, I.R. 2013. Estrategia conductiva del leño de *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae), cuenca Lacar, Neuquén, Argentina. *Bosque* 34(1): 81–88.
- Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., Lachenbruch, B., Woodruff, D.R. Johnson, D.M. 2010. The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. *Oecologia* 164: 287–296.
- Meinzer, F.C., Johnson, D.M., Lachenbruch, B., McCulloh, K.A., Woodruff, D.R. 2009. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* 23(5): 922–930.
- Meinzer, F.C., James, S.A., Goldstein, G., Woodruff, D. 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* 26(7): 1147–1155.
- Mendoza, C.H. 1999. Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21(1): 70–94.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S. Kapos, V., Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33(3): 491–505.
- Mitchell, P.J., O'Grady, A.P., Tissue, D.T., White, D.A., Ottenschlaeger, M.L. Pinkard, E.A. 2013. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* 197(3): 862–872.

- Morris, H., Plavcova, L., Gillingham, M.A.F., Coomes, D. 2018. Vessel diameter is related to amount and spatial arrangement of axial parenchyma in woody angiosperms. *Plant cell and environment* 41: 245–260.
- Morris, H., Plavcova, L., Gorai, M., Klepsch, M.M., Kotowska, M.M., Schenk, H.J., Jansen, S. Vessel-associated cells in angiosperm xylem: Highly specialized living cells at the symplast-apoplast boundary. *American Journal of Botany* 105(2): 1–10.
- Morris, H., Plavcová, L., Cvecko, P., Fichtler, E., Gillingham, M.A.F., Martínez-Cabrera, H.I., McGlenn, D.J., Wheeler, E., Zheng, J., Ziemińska, K., Jansen, S. 2016. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* 209, 1553–1565.
- Morris, H., Brodersen, C., Schwarze, F.W.M.R., Jansen, S. 2016. The parenchyma of secondary xylem and its critical role in tree defense against fungal decay in relation to the CODIT Model. *Frontiers in Plant Science* 7, 1665.
- Morris, H. 2016. The structure and function of ray and axial parenchyma in woody seed plants. Fakultät für Naturwissenschaften, Universität Ulm, Germany. 180p. 2016.
- Muller-Landau, H.C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36(1): 20–32.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. 1996. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E., editors. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge (England): Cambridge University Press. p. 9–34.
- Nabais, C., Hansen, J.K., David-Schwartz, R., Klisz, M., López, R., Rozenberg, P. 2018. The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us?. *Forest Ecology and Management*. 408: 148–156.
- Nardini, A., Savi, T., Trifilò, P., Lo Gullo, M.A. 2018. Drought stress and the recovery from xylem embolism in woody plants. *Progress in Botany* 79: 197–231.

- Nardini, A., Battistuzzo, M., Savi, T. 2013. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought. *New Phytologist* 200(2): 322–329.
- Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Salleo, S. 2011. Refilling embolized xylem conduits: Is it a matter of phloem unloading?. *Plant Science* 180(4): 604–611.
- Niklas, K. 1992. *Plant biomechanics*. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press.
- Nock, C.A., Geihofer, D., Grabner, M., Baker, P., 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.
- Novruzova, Z.A. 1972. The effect of ecological conditions on relation of ring width to solid matter in trees and shrubs. *For Abstr* 34: 4200.
- O'Grady, A.P., Cook, P.G., Eamus, D., Duguid, A., Wischusen, J.D.H., Fass, T., Worldege, D. 2009. Convergence of tree water use within an arid-zone woodland. *Oecologia* 160(4): 643-655.
- Olano, J. M., González-Muñoz, N., Arzac, A., Rozas, V., von Arx, G., Delzon, García-Cervigón, A.I. 2017. Sex determines xylem anatomy in a dioecious conifer: hydraulic consequences in a drier world. *Tree Physiology* 37(11): 1493–1502.
- Olano, J. M., Arzac, A., García-Cervigón, A. I., von Arx, G., and Rozas, V. (2013). New star on the stage: amount of ray parenchyma in tree rings shows a link to climate. *New Phytologist* 198: 486–495.
- Oliveira, G.L., Abreu, H.S., Elias, T.F., Silva, B.C., Gurge, M.M., Gonçalves, C.H.R., Soares, G.L.G. 2013. Histochemistry and infrared microspectroscopy of lignified tissue in young stems of *Struthanthus vulgaris* Mart. *Floresta e Ambiente* 20(2): 257–263.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E.D., Burgess, N., Powell, G.V.N., Underwood, E., D'amico, J.A., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P.,

- Kassem, K.R. 2001. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioScience* 51(11): 933–938.
- Pereira Júnior, L.R., de Andrade, Palácio, E.M., H.A., Raymer, P.C.L., Ribeiro Filho, J.C., Pereira, F.J.S. 2016. Carbon stocks in a tropical dry forest in Brazil. *Revista Ciência Agronômica* 47(1): 32–40.
- Pfautsch, S., Renard, J., Tjoelker, M.G., Salih, A. 2015. Phloem as capacitor: Radial transfer of water into xylem of tree stems occurs via symplastic transport in ray parenchyma. *Plant Physiology* 167: 963–971.
- Plavcová, L., Jansen, S. 2015. The Role of Xylem Parenchyma in the Storage and Utilization of Nonstructural Carbohydrates. *Functional and Ecological Xylem Anatomy*, 209–234.
- Poorter, L., Markesteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40(3): 321–331.
- Portillo-Quintero, C.C., Sánchez-Azoifeifa, G.A., 2010. Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation* 143: 144–155.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L. 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment* 40: 897–913.
- Pratt, R.B., Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Davis, S.D. 2007. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* 174: 787–798.
- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A., Aiello, A. 1983. Uprooting and snapping of trees: Structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research* 13(5): 1011-1020.
- Qaderi, M.M., Martel, A.B., Dixon, S.L. 2019. Environmental factors influence plant vascular system and water regulation. *Plants* 8(65): 2–23.

- Romero, E., Dávalos-Sotelo, R., Meave, J.A., Terrazas, T. 2019. Wood density, deposits, and mineral inclusions of successional tropical dry forest species. *European Journal of Forest Research* 139: 369–381.
- Rowe, N., Speck, T. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* 166: 61–72
- Rowland, L., Hill, T.C., Stahl, C., Siebicke, L., Burban, B., Zaragoza-Castells, J., Ponton, S., Bonal, D., Meir, P., Williams, M. 2014. Evidence for strong seasonality in the carbon storage and carbon use efficiency of an Amazonian forest. *Global Change Biology* 20: 979–991.
- Sakr, S., Alves, G., Morillon, R., Maurel, K., Decourteix, M., Guilliot, A., Fleurat-Lessard, P., Julien JL., Chrispeels, M.J. 2003. Plasma membrane aquaporins are involved in winter embolism recovery in walnut tree. *Plant Physiology* 133: 630–641.
- Salleo, S., Lo Gullo, M.A., Trifilò, P., Nardini, A. 2004. New evidence for a role of vessel-associated cells and phloem in the rapid xylem refilling of cavitated stems of *Laurus nobilis* L. *Plant, Cell and Environment* 27: 1065–1076.
- Sauter, J.J., van Cleve, B. 1994. Storage, mobilization and interrelations of starch, sugars, protein, and fat in the ray storage tissue of poplar trees. *Trees* 8, 297–304.
- Schenk, H.J., Espino, S., Romo, D.M., Nima, N., Do, A.Y.T., Michaud, J. M., et al. 2017. Xylem surfactants introduce a new element to the cohesion-tension theory. *Plant Physiology* 173: 1177–1196.
- Schwarze, F.M.W.R., Baum, S., Fink, S. 2000. Resistance of fibre regions in wood of *Acer pseudoplatanus* degraded by *Armillaria mellea*. *Mycological Research* 104(9): 1126–1132.

- Secchi, F., Pagliarani, C., Zwieniecki, M.A. 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant, cell & environment* 40(6): 858–871.
- Secchi, F., Gilbert, M.E., Zwieniecki, M.A. 2011. Transcriptome response to embolism formation in stems of *Populus trichocarpa* provides insight into signaling and the biology of refilling. *Plant Physiology* 157(3): 1419–1429.
- Sellin, A., Rohejårv, A., Rahi, M. 2008. Distribution of vessel size, vessel density and xylem conducting efficiency within a crown of silver birch (*Betula pendula*). *Trees* 22: 205–216.
- Sevanto, S. 2014. Phloem transport and drought. *Journal of Experimental Botany* 65(7): 1751–1759.
- Sevanto, S., McDowell, N.G., Dickman, L.T., Pangle, R., Pockman, W.T. 2014. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment* 37: 153–161.
- Sperling, O., Silva, L.C.R., Tixier, A., Th eroux-Rancourt, G., Zwieniecki, M.A. 2017. Temperature gradients assist carbohydrate allocation within trees. *Scientific Reports* 7: 3265
- Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A. 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment* 31: 632–645.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Pittermann, J. 2006. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany* 93(10): 1490–1500.
- Sperry, J.S. 2003. Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences* 164(3): 115–127.
- Sperry, J.S. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology* 104: 13–23.

- Spicer, R., Holbrook, N.M. 2007. Parenchyma cell respiration and survival in secondary xylem: does metabolic activity decline with cell age? *Plant, Cell & Environment* 30: 934–943.
- Spicer, R. 2014. Symplasmic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany* 65(7): 1829–1848.
- Sturrock, R.N., Frankel, S.J., Brown, A.V., Hennon, P.E., Kliejunas, J.T., Lewis, K.T., Worrall, J.J., Woods, A.J. 2011. Climate change and forest diseases. *Plant Pathology* 60: 133–149.
- 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.
- Ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.F., Prevoist, M.F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., Vásquez, R. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443(28): 444–447.
- Trifilò, P., Kiorapostolou, N., Petruzzellis, F., Vitti, S., Petit, G., Lo Gullo, M.A., Nardini, A., Casolo, V. 2019. Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: Relationship with parenchyma cells and non-structural carbohydrates. *Plant physiology and Biochemistry* 139: 513–520.
- Trifilò, P., Nardini, A., Lo Gullo, M.A., Barbera, P.M., Savi, T., Raimondo, F. 2015. Diurnal changes in embolism rate in nine dry forest trees: Relationships with species-specific xylem vulnerability, hydraulic strategy, and wood traits. *Tree Physiology* 35(7): 694–705.
- Tyree, M.T., Zimmermann, M.H. 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Revised Edition. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

- Tyree, M.T., Davis, S.D., Cochard, H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal* 15(4): 335–360.
- Ubuy, M.H., Eid, T., Bollandsås, O.M. 2018. Variation in wood basic density within and between tree species and site conditions of exclosures in Tigray, northern Ethiopia. *Trees* 32: 967–983.
- Urli, M., Porté, A.J., Cochard, H., Guengant, Y., Burlett, R., Delzon, S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. *Tree Physiology* 00: 1–12.
- Van Bel, A.J.E. 1990. Xylem–Phloem exchange via the rays: The undervalued route of transport. *Journal of Experimental Botany* 41(227): 631–644.
- Ventocilla, J.L., González, A. 1985. "Los pelícanos de Taboga." in *Agonía de la Naturaleza Ensayos sobre el costo ambiental del desarrollo panameño*, edited by Heckadon-Moreno, Stanley and Espinosa González, Jaime., 251– 256. Panamá: Instituto de Investigación Agropecuaria de Panamá and Smithsonian Tropical Research Institute.
- Werden, L.K., Waring, B., Smith-Martin, C.M, Powers, J.S. 2017. Tropical dry forest trees and lianas differ in leaf economic spectrum traits but have overlapping water-use strategies. *Tree Physiology* 38(4): 1–14.
- Wheeler, E.A., Baas, P., Rodgers, S. 2007. Variations in diet wood anatomy: a global analysis based on the Insidewood database. *Iawa Journal* 28(3): 229–258.
- Wheeler, E.A., Wiemann, M.C., Fleage, F.G. 2007. Woods from the Miocene Bakate Formation, Ethiopia: anatomical characteristics, estimates of original specific gravity and ecological inferences. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146(1-4): 193–207.
- Wheeler, E.A., Baas, P. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19(4): 487–498.

- 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.
- Wiemann, M.C., Manchester, S.R., Wheeler, E.A. 1999. Paleotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characters. *Palaios* 14: 459–474
- Wiemann, M.C., Wheeler, E.A., Manchester, S.R., Portier, K.M. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139: 83–100
- Williamson, G.B. 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. *Ecology* 56(3): 727-731.
- Woodcock, D., Shier, A. 2002. Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. *Trees* 16(6): 437–443.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M. et al. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–827.
- 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.
- Zhang, S.Y., Morgenstern, E.K. 1995. Genetic variation and inheritance of wood density in black spruce (*Picea mariana*) and its relationships with growth: implications for tree breeding. *Wood Science and Technology* 30: 63–75
- Zheng, J., Zhao, X., Morris, H., Jansen, S. 2019. Phylogeny best explains latitudinal patterns of xylem tissue fractions for woody angiosperm species across China. *Frontiers in Plant Science* 10(556): 1–12.
- Zheng, J., Martínez-Cabrera, H.I. 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the

functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany* 112(5): 927–935.

Ziemińska, K., Rosa, E., Gleason, S., Holbrook, M.N. 2019. Wood day capacitance is related to water content, wood density, and anatomy across 30 temperate tree species. *Plant, Cell & Environment* 43(12): 3048–3067.

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): 1–25.

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.

Zwieniecki, M.A., Holbrook, N.M. 2009. Confronting Maxwell's demon: biophysics of xylem embolism repair. *Trends in Plant Science* 14(10): 530–534.