

DIVERSIDAD ANATÓMICA DE LA MADERA DE ESPECIES EN UN BOSQUE CÁLIDO ESTACIONAL: UNA INTERPRETACIÓN DE RESISTENCIA A LA SEQUÍA

ROSALBA LUNA-CÉSPEDES¹, TERESA TERRAZAS², HORACIO PAZ³, J. DANIEL TEJERO-DÍEZ¹
Y SILVIA AGUILAR-RODRÍGUEZ^{1*}

¹ Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Tlalnepantla, México.

² Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México.

³ Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.

*Corresponding author: siagro@unam.mx

Resumen

Antecedentes: El bosque tropical caducifolio alberga una elevada diversidad de especies con características anatómicas en su madera sujetas a la marcada diferencia de precipitación a lo largo del año.

Pregunta: ¿Los caracteres anatómicos de la madera pueden revelar estrategias de las especies, asociadas a mecanismos de evasión o tolerancia a la sequía en un bosque tropical caducifolio?

Especies de estudio: Ochenta y tres especies de Eudicotiledóneas leñosas (árboles y arbustos) del bosque tropical caducifolio en Tonatico, Estado de México; durante 2019-2023.

Métodos: Las muestras se procesaron con las técnicas histológicas convencionales; se evaluaron nueve caracteres anatómicos y la densidad de la madera, a través de análisis de correlación y de componentes principales.

Resultados: El análisis de componentes principales explicó 65 % de la variación en los tres primeros componentes. Se reconocen dos posiciones extremas; en una de ellas se ubican principalmente especies que son arbustos con vasos numerosos (hasta 209 vasos/mm²), agrupados y angostos (< 48 µm); en contraste con las que se arreglan en el sentido opuesto; entre ambos se distribuyen especies con características intermedias en los rasgos mencionados.

Conclusiones: Los resultados sugieren que existen diferentes arreglos en los atributos anatómicos que muestran un continuo, en donde se definen en los extremos opuestos aquellas especies orientadas hacia la tolerancia vs la evasión. La densidad de la madera también se asocia con los grupos de especies, siendo las más pesadas las tolerantes, que corresponden principalmente a los arbustos de la parte alta de la barranca.

Palabras clave: Densidad específica, diámetro de vaso, frecuencia de vasos, seguridad, variación anatómica, evasión de la sequía, grupos funcionales.

Summary

Background: The tropical deciduous forest hosts high diversity of species with anatomical characteristics in their wood that are subject to marked differences in precipitation through the year.

Question: Can the wood anatomical characters reveal species strategies associated with drought avoidance or tolerance mechanisms in a tropical deciduous forest?

Study species: Eighty-three species of woody eudicots (trees and shrubs) from tropical deciduous forest in Tonatico, State of Mexico, during 2019-2023.

Methods: Methods: Samples were processed using conventional histological techniques; nine anatomical characters and wood density were evaluated through correlation and principal component analyses.

Results: Principal component analysis explained 65% of the variation in the first three components. Two extreme positions are recognized; one of them mainly contains species that are shrubs with numerous (up to 209 vessels/mm²) grouped and narrow (<48 µm) vessels, in contrast to those arranged in the opposite direction. Species with intermediate characteristics in the aforementioned traits are distributed between the two.

Conclusions: The results suggest that there are different arrangements of anatomical attributes that show a continuum, with species oriented toward tolerance versus avoidance at opposite extremes. Wood density is also associated with species groups, with the heaviest being tolerant, corresponding mainly to shrubs of the upper part of the ravine.

Key words: Anatomical variation, drought avoidance, functional groups, safety, specific density, vessel diameter, vessel frequency.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



Las especies vegetales se establecen en distintos climas, principalmente en función de la disponibilidad de agua bajo un marco histórico- adaptativo (Pittermann 2010, Bowles *et al.* 2022). En este sentido, el estudio de los rasgos anatómicos de la madera permite comprender y formular hipótesis sobre la respuesta de las especies a su capacidad de supervivencia al ambiente, así como su resiliencia ante cambios climáticos globales (Beeckman 2016, Hietz *et al.* 2017). Uno de estos ambientes extremos es el bosque tropical caducifolio (= bosque tropical estacionalmente seco, *sensu* Trejo & Dirzo (2000)). La anatomía del xilema secundario (= madera) relacionada con la conductividad hidráulica de especies que crecen en ambientes tropicales, se ha evaluado a nivel mundial y regional (Santiago *et al.* 2018, Fontes *et al.* 2020, Romero *et al.* 2022). Por lo tanto, los atributos de este tejido son cruciales en las estrategias de resistencia de las plantas al estrés hídrico, ya que contribuye a su evasión o tolerancia (Akinci & Lösel 2012); en cuyos casos dichos caracteres se adaptan para hacer frente a los déficits hídricos recurrentes (Baas *et al.* 2004, Rowland *et al.* 2015). Entre los ajustes en las características de la madera que minimizan el riesgo de embolia en las plantas leñosas de una comunidad, está el comportamiento plástico o modificaciones adaptativas en las dimensiones de los vasos (Martínez-Vilalta & Piñol 2003, Anfodillo & Olson 2021, Olson *et al.* 2023). También se han estudiado las compensaciones de los vasos junto con otros elementos celulares del xilema secundario, que impulsan la respuesta de resistencia a la sequía en árboles neotropicales; esto es, la relación que existe entre la pared de la fibra, su lumen y el parénquima (Janssen *et al.* 2020). De tal manera, que es la combinación de atributos anatómicos de la madera lo que contribuye a dicha compensación. Por ejemplo, un aumento en el grosor de las paredes de las fibras beneficia la resistencia a la embolia, mientras que el parénquima contribuye a una mayor conductividad hidráulica y crecimiento después de una sequía (Janssen *et al.* 2020, Zhang *et al.* 2024). En conjunto, los vasos, el parénquima y las fibras forman una red que se vincula significativamente con la conducción y almacenamiento de agua en el tallo, lo que conlleva a cambios simultáneos o combinaciones diferenciales que ofrecen compensaciones a la planta (Poorter *et al.* 2010). Otros aspectos no menos significativos, que pueden asociarse con rasgos anatómicos de la madera, son su densidad y la forma de crecimiento de las plantas. A pesar de que la relación entre la densidad de la madera y las medidas de seguridad y eficiencia hidráulica del xilema secundario son contradictorias (Janssen *et al.* 2020), se sabe que una elevada proporción de fibras, así como de su pared, resulta en una densidad alta (Aguilar-Rodríguez *et al.* 2001, Fortunel *et al.* 2014). De igual manera, los individuos más altos dentro de una especie o bosque tienden a ser más vulnerables a la mortalidad por sequía (Meakem *et al.* 2018, Stovall *et al.* 2019), lo que podría relacionarse con la propiedad de los vasos.

Todo lo anterior se reconoce como “rasgos funcionales” que influyen en el desempeño de las especies; entendiéndose que son aquellos “...rasgos morfo-fisio-fenológicos que afectan indirectamente la aptitud a través de sus efectos sobre el crecimiento, la reproducción y la supervivencia, los tres componentes del desempeño individual...” (Violle *et al.* 2007). Entender la evasión o tolerancia de las especies en función de su madera y forma de crecimiento, en una comunidad cálido-subhúmeda con contrastes en su régimen de lluvias, puede ayudar a revelar e interpretar estrategias funcionales y proporcionar información útil en escenarios de manejo y restauración para el bosque tropical caducifolio, así como predecir el posible comportamiento de una comunidad vegetal o la sustitución de especies de sus actuales áreas de distribución ante escenarios de cambio climático (Martínez-Vilalta & Piñol 2003, Romero *et al.* 2023). Con base en lo expuesto, el presente trabajo analiza la diversidad de rasgos anatómicos de la madera y la densidad de esta en árboles y arbustos con los objetivos de 1) describir patrones de covariación entre caracteres anatómicos de la madera y 2) reconocer posibles grupos funcionales entre las especies leñosas de un bosque tropical caducifolio.

Material y métodos

Área de estudio. El estudio se desarrolló en las cañadas que bordean el poblado de Los Amates, del municipio Tonatico, Estado de México (Figura 1). El centro del polígono se encuentra en la convergencia de los ríos y arroyos (“la junta de los ríos”) El Salado y Los Amates, con el río Tlapala. Las coordenadas centrales para un radio de un kilómetro son: 18° 46' N y 99° 39' O. Es un área de fisiografía heterogénea, con cañadas profundas (110 m) y cerros,

suelo somero de rendzinas y leptosoles principalmente, cuya altitud en la plataforma base es de 1,514 m snm. Se ubica en la parte superior de la cuenca del río Amacuzac, subsidiario del río Balsas, en los límites entre la Sierra Madre del Sur y la Faja Volcánica Transmexicana. El clima es semicálido subhúmedo con precipitación anual acumulada de 903 (± 242) mm, repartida entre los meses de junio a septiembre (verano-otoño) y 6 a 8 meses de sequía (octubre-mayo) en otoño-primavera. La temperatura promedio anual es de 20 (± 1) °C; la evaporación total anual es de 1,889 (± 170) mm (Sistema Meteorológico Nacional 2020). La vegetación corresponde a la del bosque tropical caducifolio (*sensu* Rzedowski 2006). En México esta vegetación es característica bajo regímenes de lluvia estacional (principalmente en la vertiente del océano Pacífico entre los 0 y 1,800 m snm), donde la cantidad de agua precipitada y, sobre todo, la cantidad de meses de sequía influyen en la sinecología de las plantas (Walsh & Newberry 1999, Poorter *et al.* 2004). Son bosques compuestos por árboles de baja altura y fustes tortuosos, con gran cantidad de especies sub-arbóreas y arbustivas que tiran sus hojas durante el otoño y primavera (Rzedowski 2006).

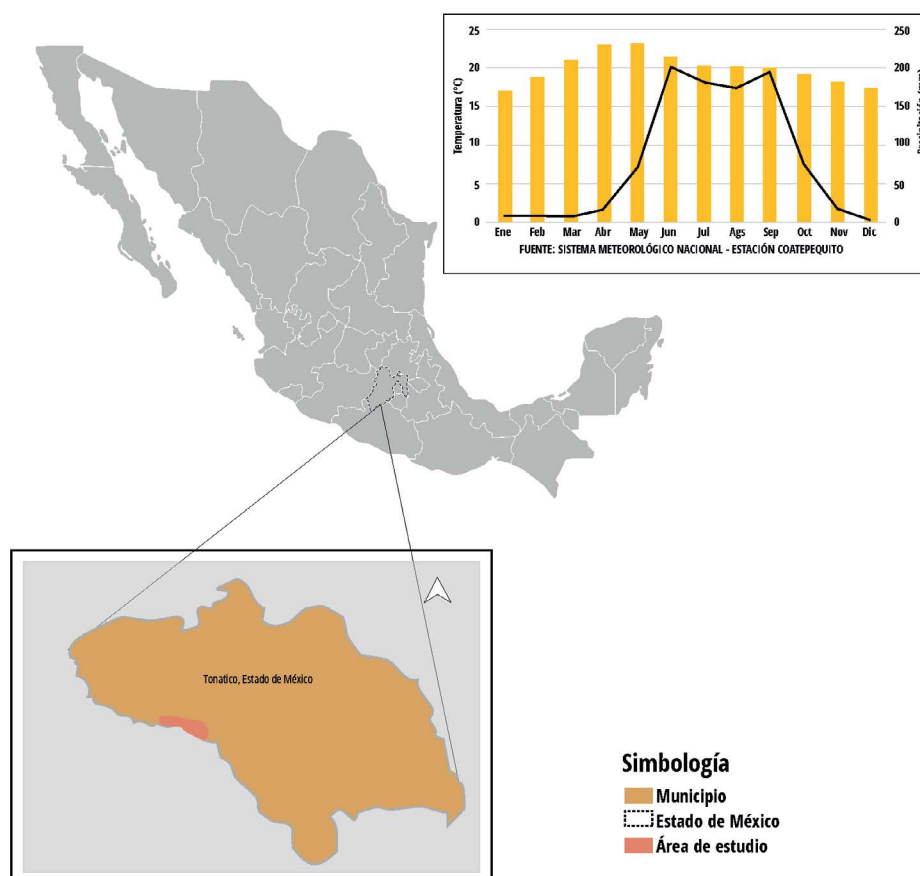


Figura 1. Área de estudio del bosque tropical caducifolio en el municipio de Tonatico, Estado de México, México. Precipitación mensual (línea negra) y temperatura mensual (barras amarillas) para el periodo 2000-2020.

Selección de especies y obtención de muestras. Se llevaron a cabo recolectas de especies leñosas que se desarrollan en el transecto de altitud de las cañadas, siguiendo un gradiente de humedad entre las partes expuestas y sus fondos surcados por ríos. De acuerdo con los trabajos de Gómez-Roa (2013) y Luna-Céspedes (2019), las especies seleccionadas son dominantes en el sitio de estudio. Las muestras de madera y de herbario se obtuvieron de un total de 108 individuos. Solo en pocos casos se pudo coleccionar más de un individuo por especie. Los ejemplares de referencia se determinaron y verificaron mediante comparación con ejemplares tipo en Jstor global plant (plants.jstor.org acceso 15 enero 2026); se enlistaron 83 especies (42 árboles y 41 arbustos; [Tabla S1](#)), que representan a 30

familias y 68 géneros. De cada individuo se tomaron dos trozos de madera con corteza; en el caso de los árboles a una altura de 1.20 m sobre el suelo y en los arbustos de la base de una de las ramas principales. Uno de los trozos se fijó en FAA (formaldehído, etanol 96°, ácido acético glacial, 10:50:5+35 % de agua); todo el material se transportó al laboratorio.

Trabajo de laboratorio. Después de una semana, el trozo de cada madera fijada, se lavó en agua corriente y se colocó en una solución de glicerina, etanol 96° y agua, en proporción 1:2:3 para su preservación y ablandamiento. De este material se obtuvieron piezas de aproximadamente 1 cm³ y de ellas se realizaron cortes con un grosor de 30 a 40 µm en los planos transversal, tangencial y radial, utilizando un micrótopo de deslizamiento (SM2010 R, LEICA, Alemania). De los tres planos, algunos cortes se aclararon con cloro comercial al 50 % y a continuación se lavaron con agua corriente para continuar con el proceso de tinción. Todas las secciones se tiñeron con safranina-verde rápido (Ruzin 1999) y finalmente se montaron en resina sintética. Además, se obtuvieron elementos celulares disociados a partir de astillas de 2 × 0.5 cm aprox., colocadas previamente en solución de Jeffrey por 24 horas y lavadas en agua corriente (Ruzin 1999); los disociados se montaron en gelatina safranina.

Las imágenes de los cortes histológicos y de los elementos celulares disociados se obtuvieron empleando el analizador Nikon NIS-Elements Br software para Windows, versión 2.33 (Nikon Corporation 1996-2006 NIS- Elements, version 2.33. Tokio, Japón) conectado a un microscopio óptico (Nikon Eclipse E200, Tokio, Japón). Para el análisis anatómico se utilizó el software ImageJ 1.46r (Ferreira & Rasband 2012).

Rasgos anatómicos evaluados. Se valoró la frecuencia de vasos (vasos/mm²; FrecV), diámetro de vaso (µm, DimV), longitud de elemento de vaso (µm, LongV), diámetro de punteaduras intervasculares (µm, DimP), longitud de fibras (µm, LongF), porcentaje de grosor de pared de fibra (GrosF%), porcentaje de parénquima axial (ParA%), porcentaje de parénquima radial (ParR%), porcentaje de parénquima total (PAT%); además de la densidad específica de la madera (g/cm³, DenM; [Tabla 1](#)). Los valores cuantitativos de los elementos de vaso y fibras se obtuvieron promediando 25 mediciones por carácter, excepto el número vasos /mm² que se calculó en 10 campos, de acuerdo con las propuestas de la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committee 1989). El cálculo del porcentaje de grosor de la pared de la fibra (GrosF%), así como su clasificación, se realizaron de acuerdo con Ramírez-Martínez (2017); en donde: < 25 % = muy delgadas, 26-35 % = delgadas, 36-50 % = gruesa, > 50 % = muy gruesa; para lo cual se aplicó la siguiente relación: $2gp/DT \times 100$. Para calcular la proporción porcentual de área ocupada por el parénquima axial y radial, en relación con los demás elementos celulares, cada uno se midió por separado en cuatro cuadrantes de 1 mm² seleccionados aleatoriamente en la vista transversal. El (PAT%) fue la suma de ambos parénquimas.

La densidad específica de la madera (DM) se estimó por el método de máximo contenido de humedad (Smith 1954). De las muestras (sin fijar) se elaboraron cubos de aproximadamente 2 cm de lado; estos se secaron en horno durante 72 h a 105 °C; pasado este tiempo, se pesaron consecutivamente durante las siguientes 2-3 h hasta que el peso anhidro (Pa) fue constante. A continuación, los cubos se rehidrataron colocándolos en un recipiente con agua hasta lograr la saturación total; el peso saturado (Ps) se midió en una balanza con un límite de lectura de 0.001 g. Se calculó la densidad de la madera utilizando la siguiente fórmula (Smith 1954):

$$DM = \frac{1}{\frac{Ps - Pa}{Pa} + 1.53}$$

Análisis estadísticos. De cada uno de los caracteres cuantitativos se determinó la estadística descriptiva (mínimo y máximo, la media, mediana, desviación estándar) y el coeficiente de variación. Para probar los supuestos de regresión y elegir los métodos para el análisis de datos, se realizó la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk. Debido a que los datos no cumplieron con los supuestos de normalidad, las correlaciones se realizaron utilizando estadísticas no paramétricas y se calculó el coeficiente de Spearman (ρ , $P \leq 0.05$). Para dilucidar posibles combinaciones de los atribu-

tos evaluados y seleccionar las variables que más contribuyen al agrupamiento de especies, se realizó un análisis de componentes principales (PCA). El análisis estadístico descriptivo, la matriz de correlación y el PCA se realizaron utilizando el software Infostat (versión 2017) (Di Rienzo *et al.* 2017) y JASP Team (2025).

Tabla 1. Estadísticos descriptivos, coeficiente de variación y prueba de normalidad de Shapiro-Wilk de rasgos de la madera y densidad específica. FrecV: Frecuencia de vasos (vasos/mm²), DimV: Diámetro de vaso (μm), LongV: Longitud de elemento de vaso (μm), DimP: Diámetro de punteaduras intervasculares (μm), LongF: Longitud de fibras (μm), GrosF%: Porcentaje de grosor de pared de fibra, ParA%: Porcentaje de parénquima axial, ParR%: Porcentaje de parénquima radial, DenM: Densidad específica de la madera (g/cm³), Me: Mediana, Med: Media, Dest: Desviación estándar, CV: Coeficiente de variación. En negritas se señalan los valores mínimos y máximos de la variación reportados para los caracteres evaluados.

Rasgos	Me	Med	Dest	CV %	Mín	Máx	Shapiro-Wilk	P
FrecV	28.6	41.66	42.74	1.03	1.50	209.00	0.76	< .001
DimV	70.61	88.69	65.51	0.74	19.00	332.38	0.832	< .001
LongV	339.05	360.31	146.50	0.41	133.00	941.00	0.897	< .001
DimP	5.5	6.33	2.76	0.44	2.02	14.05	0.926	<.001
LongF	841	958.71	470.46	0.49	258.00	2,535.53	0.918	< .001
GrosF%	46.5	45.76	17.98	0.39	14.00	83.00	0.97	0.052
ParA%	6	10.76	12.50	1.16	0.00	61.00	0.817	< .001
ParR%	14.55	16.11	11.79	0.73	2.00	73.00	0.833	< .001
DenM	0.63	0.64	0.15	0.23	0.33	0.95	0.98	0.276

Resultados

Diversidad anatómica. En las [Figuras 2 y 3](#) se presentan secciones transversales de la madera de algunas especies. Los valores de la estadística descriptiva por especie se muestran en la [Tabla S2](#), los porcentajes de parénquima y densidad específica en la [Tabla S3](#) y los coeficientes de variación por carácter en la [Tabla 1](#). A partir de dicha información, a continuación se muestran los valores más frecuentes, así como los extremos de los caracteres evaluados.

Con respecto a la frecuencia de vasos, 36 % de las especies tuvo entre 20-40/mm², en 34 % fue < a 20/mm²; mientras que 30 % tuvo entre 40-201 vasos/mm²; los extremos se observaron en *Ficus obtusifolia* (2/mm²) y *Russelia sarmentosa* (209/mm²). El diámetro de vasos presentó valores ≤ 100 μm, en donde 71 % de las especies tienen vasos entre 19-99 μm, de las cuales *Capsicum annuum* y *Russelia sarmentosa* presentaron los valores más bajos (≈ 19 μm); *Ficus* (*F. obtusifolia*, *F. petiolaris* y *F. velutina*) exhibió los vasos más amplios (> 300 μm). La longitud del elemento de vaso menor a 350 μm se registró en 54 % de las especies, con el valor más bajo en *Indigofera* sp (133 μm), mientras que 42 % de las especies los tuvo medianos (350-800 μm); *Oreopanax peltatus* presentó los más largos (941 μm). El diámetro de la punteadura intervascular fluctuó entre 2 μm (*Baccharis salicifolia*) y 15 μm (*Oreopanax peltatus*), pero en el 70 % de las especies fueron pequeñas, con valores entre 2 y 7 μm, en 18 % medianas (7-10 μm) y en 12 % grandes (> 10 μm).

La longitud de fibra fue menor a 900 μm (cortas) en 55 % en las especies, donde *Russelia sarmentosa* tuvo los valores más bajos (258 μm) y *Fraxinus uhdei* con el más alto (2,536 μm). El 71 % de las especies tuvo pared gruesa a muy gruesa (GrosF% > 36 %), mientras que en el resto en general fueron delgadas (GrosF% ≤ 35 %); *Ficus cotinifolia* (16 %) y *Randia thurberi* (83 %) representan los extremos.

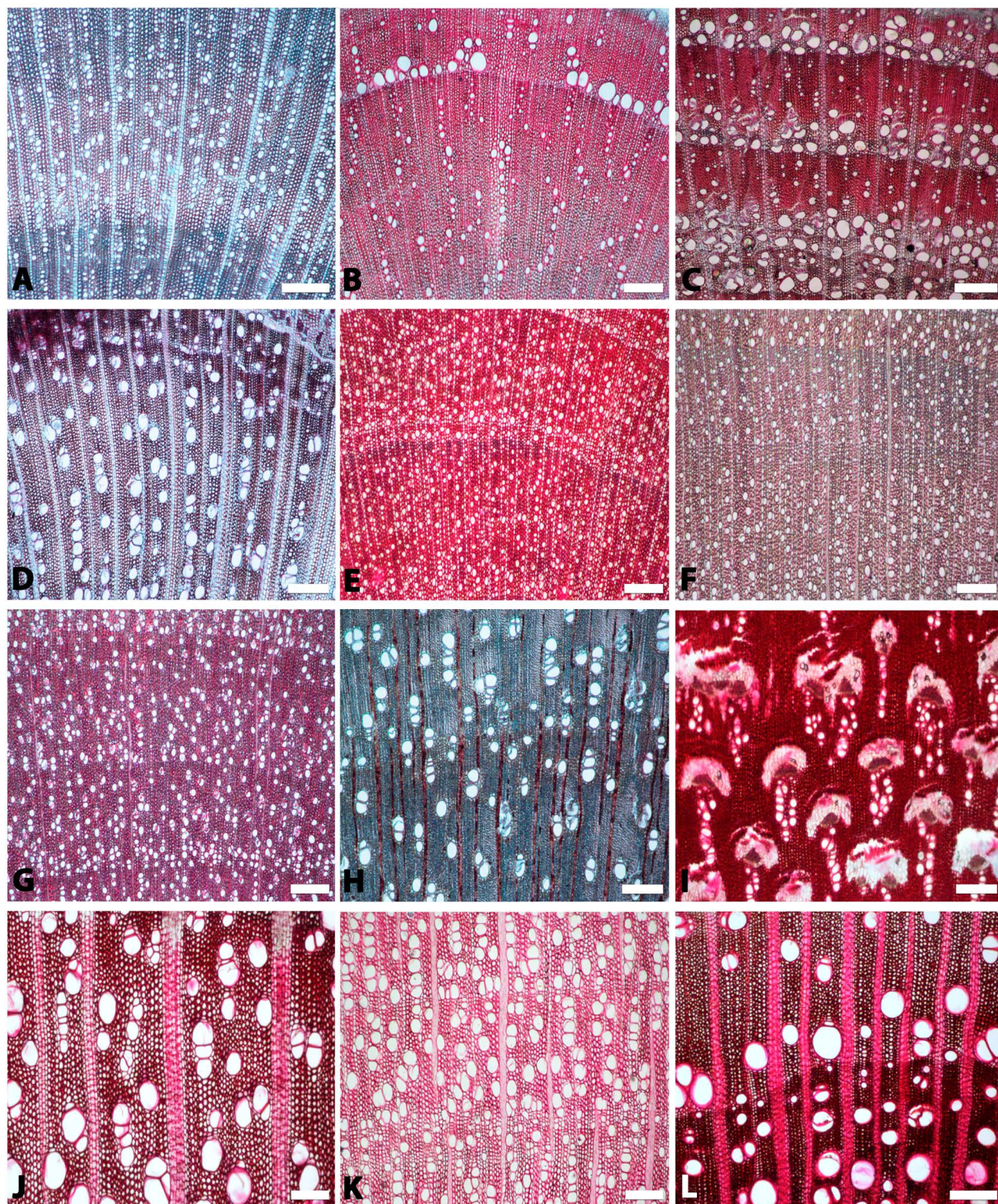


Figura 2. Vista transversal de la madera de especies organizadas por grupos funcionales (los números entre paréntesis corresponden a los de la [Figura 5](#). A-H. Especies “tolerantes”. A. *Barleria oenotheroides* (1); B *Mandevilla tubiflora* (10); C. *Lasianthaea crocea* (16); D. *Salvia mexicana* (48); E. *Bouvardia multiflora* (67); F. *Chiococca alba* (68); G. *Randia thurberi* (69); H. *Dodonaea viscosa* (74). I-L. Especies “intermedias”. I. *Iresine pringlei* (5); J. *Sinclaria caducifolia* (21); K. *Tabernaemontana glabra* (12); L. *Montanoa bipinnatifida* (18). Barra: 250 μ m.



Figura 3. Vista transversal de la madera de especies organizadas por grupos funcionales (los números entre paréntesis corresponden a los de la [Figura 5](#)). A-E. Especies “intermedias” (cont...). A. *Piper scabrum* (65); B. *Asterohyptis mociniana* (76); C. *Iresine interrupta* (4); D. *Alnus acuminata* (22); E. *Agonandra racemosa* (64); F-L. Especies “evasivas”. F. *Cnidoscopus urens* (34); G. *Inga eriocarpa* (41); H. *Leucaena esculenta* (42); I. *Sinclairia glabra* (17); J. *Fraxinus uhdei* (63); K. *Ficus pertusa* (58); L. *Vachellia farnesiana* (47). Barra: 250 µm.

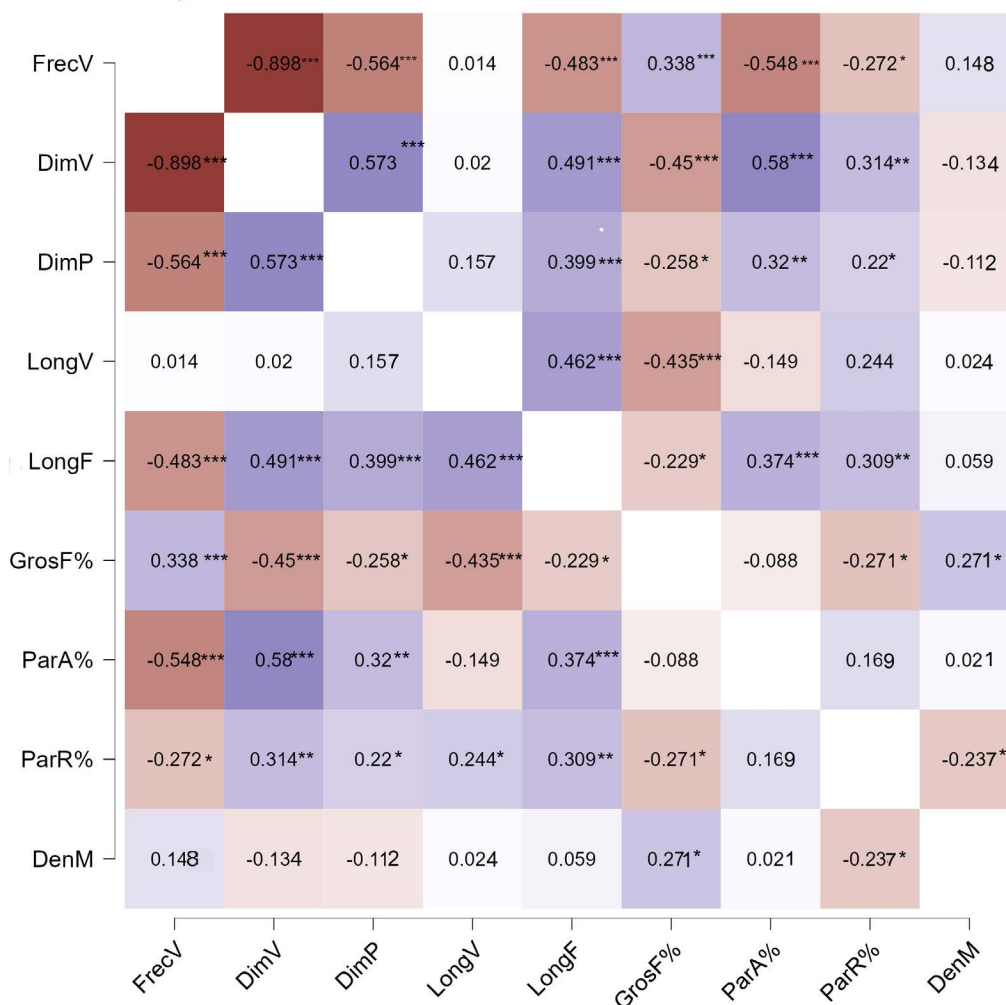


Figura 4. Matriz de coeficientes de correlación de Spearman entre nueve rasgos evaluados de la madera. Café oscuro: correlaciones negativas; azul: correlaciones positivas. Nivel de significación: $P < 0.05$, $** P < 0.01$, $*** P < 0.001$. FrecV: frecuencia de vasos (vasos/mm²); DimV: diámetro de vaso (μm); LongV: longitud de elemento de vaso (μm); DimP: diámetro de punteaduras intervasculares (μm); LongF: longitud de fibras (μm); GrosF%: porcentaje de grosor de pared de fibra; ParA%: porcentaje de parénquima axial; ParR%: porcentaje de parénquima radial; DenM: densidad específica de la madera (gr/cm³).

La proporción de parénquima total con respecto al xilema fue muy variable en los taxa ([Tabla S3](#)); *Mimosa albida* exhibió el valor más bajo (3 %), mientras que *Erythrina americana* tuvo el más alto (77 %). En general, los arbustos presentaron menor proporción de PAT% que los árboles; en los primeros, el 85 % de las especies no sobrepasó el 40 % (con excepciones como en *Asterohyptis mociniana* (68 %), mientras que en los árboles 32 % de ellos fue mayor al 40 %); solo en *Alnus acuminata* fue del 7 %. Cuando se evalúa por separado la proporción de parénquima axial con respecto a la del parénquima radial, el ParA% presentó menos del 30 % en el 76 % de los arbustos, en el resto de ellos fue ausente. En el caso de los árboles, el 12 % del ParA% es > 30 %, como en *Erythrina americana* con el 61 %; y a diferencia de los arbustos, se encuentra presente en todas las especies. Por otra parte, 49 % de los arbustos mostró menos del 10 % de ParR%, como en *Acaciella angustissima* (2 %); en los árboles, 79 % presenta más del 10 %, donde *Ceiba aesculifolia* tuvo el valor más alto (73 %); ciertas excepciones como en *Leucaena macrophylla* (5 %) tienen menos del 10 %.

La densidad de la madera tuvo un intervalo entre 0.34 y 0.99 gr/cm³ ([Tabla S3](#)). En los árboles, el 48 % mostró una densidad alta (> 0.75 gr/cm³) y en el 43 % fue mediana (0.40 a 0.75 gr/cm³); solo en *Bursera roseana*, *Erythrina*

americana, *Cnidocolus urens* y *Trichilia americana* fue baja ($< 0.40 \text{ gr/cm}^3$). En los arbustos, el 51 % tuvieron densidades medianas y en el 41 % altas; únicamente *Triumfetta lappula*, *Barleria oenotheroides* y *Solanum cardiophyllum* las mostraron más bajas (0.34-0.38; [Tabla S3](#)).

Variación en los rasgos. La variación más evidente entre los rasgos estudiados de las especies se presentó en FrecV y ParA%, los cuales fueron del 103 y 116 % respectivamente; mientras que la DenM y GrosF% mostraron las variaciones más bajas con 23 y 39 % ([Tabla 1](#)).

Análisis de componentes principales (ACP). Este análisis permitió reconocer un continuo ([Figura 5](#)). El CP1 explica el 35 % de la variación de la madera ([Tabla 2](#)). En el extremo derecho de la ordenación se agruparon las especies arbóreas con pocos vasos/mm² (< 29), de diámetros amplios ($> 80 \mu\text{m}$) y generalmente punteaduras intervasculares también de diámetro amplio ($> 10 \mu\text{m}$). En el extremo izquierdo de esta ordenación se ubicaron las especies que en su mayoría son arbustos y tienen en su madera el diámetro de los vasos $< 80 \mu\text{m}$, mayor frecuencia de vasos ($> 40 \text{ vasos/mm}^2$) y grosor de la pared de la fibra ($> 50 \%$). Entre ambos extremos del diagrama las especies tienen valores intermedios a los mencionados ([Tablas S2, S3](#)). La frecuencia de vasos y el grosor de la pared de la fibra tienen una correlación negativa y significativa con el CP1 (el diámetro de los vasos), mientras que para el diámetro de la punteadura intervascular, el porcentaje de parénquima axial y la altura de los individuos es positiva ([Figura 6; Tabla 2](#)).

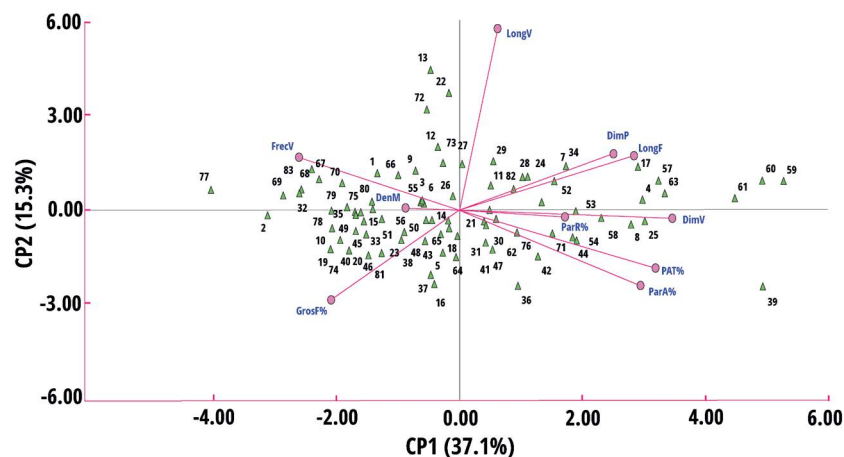


Figura 5. Análisis de Componentes Principales (ACP). Distribución de especies en los dos primeros componentes (las abreviaturas de los rasgos se presentan en la [Figura 4](#) y los números de las especies en la [Tabla S1](#)).

Discusión

Este trabajo documenta la diversidad de combinaciones de los caracteres anatómicos de la madera y los ejes de covariación entre estos, que presenta un conjunto de especies leñosas propias de los bosques cálido-estacionales de altitudes medias tropicales. Los resultados obtenidos sugieren que la madera de las especies responde al aprovechamiento y adquisición de agua disponible en dicha comunidad.

Resistencia de las especies al estrés hídrico. Bajo un escenario complejo entre el ambiente y las plantas, la resistencia de estas al estrés hídrico conlleva un conjunto de estrategias que incluyen mecanismos de evasión y/o tolerancia (Bandurska 2022), en donde los tejidos vegetales se ven involucrados. Con respecto al xilema, las plantas tienen la capacidad de resistir en mayor o menor grado la escasez hídrica, evitando tensiones excesivas en el xilema secundario (=xilema) y manteniendo un potencial hídrico elevado que apuesta a una eficiencia en el suministro de agua,

o bien, que soporta excesivas tensiones osmóticas sin sufrir daños, logrando una seguridad en el transporte de agua. Méndez-Alonzo *et al.* (2012) mencionan que las especies del BTC varían ampliamente a lo largo de un continuo, con un extremo representado por especies que “evitan la sequía” vs aquellas “tolerantes a la sequía”, patrón que también es apoyado por otros autores (Méndez-Toribio *et al.* 2017). Las especies en Tonatico no escapan a dicho continuo; debido a que no se observa la formación clara de grupos de especies, pero sí una distribución amplia de ellas, que se extienden hacia dos extremos opuestos, relacionada con las zonas de menor y mayor humedad. En ese continuo probablemente se presentan diferentes grados ambientales en la cañada y, por ende a la disponibilidad del agua en el suelo. De acuerdo con Luna-Céspedes (2019), las partes altas son más secas en el suelo (5 % en sequía) y las bajas más húmedas (14 %). Lo que posiblemente también influya en el tamaño de las especies. En general, árboles y arbustos de mayor altura se presentan conforme la humedad aumenta hacia el fondo de la cañada (Luna-Céspedes 2019). Ambos (posición espacial asociada con el tamaño de las especies) conllevan la combinación de rasgos anatómicos similares en especies que cohabitan microambientes con diferentes grados de escasez hídrica, como lo sugiere el ACP; en el que se reconocen conjuntos de especies en los extremos y un continuo de ellas entre ambos.

Tabla 2. Análisis de componentes principales. Variación explicada en porcentaje de cada componente (CP1, CP2 y CP3) y autovectores (e1, e2 y e3) de las variables evaluadas. En negritas se muestran los valores más altos.

Correlaciones con las variables originales						
Variables	CP 1	CP 2	CP 3	Autovectores		
Variación explicada %	35.4	16.4	13.4	e1	e2	e3
Valor	3.19	1.48	1.2			
Frecuencia de vasos (FrecV)	-0.68	0.42	0.1	-0.38	0.34	0.09
Diámetro de vaso (DimV)	0.88	-0.18	0.06	0.49	-0.15	0.05
Diámetro de punteadura (DimP)	0.67	0.17	-0.02	0.38	0.14	-0.02
Longitud de elemento de vaso (LongV)	0.22	0.92	0.17	0.13	0.76	0.15
Longitud de fibra (LongF)	0.72	0.22	0.42	0.40	0.18	0.39
Porcentaje de grosor de pared de fibra (GrosF%)	-0.58	-0.35	0.38	-0.33	-0.29	0.35
Porcentaje de parénquima axial (ParA%)	0.67	-0.43	0.3	0.37	-0.35	0.27
Porcentaje de parénquima radial (ParR%)	0.29	0.19	-0.35	0.16	0.16	-0.32
Densidad de la madera (DenM)	-0.23	0.06	0.79	-0.13	0.05	0.72

Especies resistentes a la sequía. Uno de los extremos, el de mayor estrés hídrico, está representado por especies con características de la madera con una elevada frecuencia de vasos angostos, agrupados y con punteaduras pequeñas, además de elementos de vaso cortos y parénquima axial escaso. Dichos caracteres o, parte de ellos, se comparten en *Barleria oenotheroides* (1), *Mandevilla tubiflora* (10), *Russelia sarmentosa* (77), *Tetramerium glandulosum* (3) y las Rubiaceae (67, 68, 69). De acuerdo con Gleason *et al.* (2016), los caracteres mencionados determinan directamente niveles altos de seguridad hidráulica, pero ofrecen baja eficiencia en el transporte de agua (Loepfe *et al.* 2007). Sin embargo, representan una estrategia para compensar la pérdida de agua en los vasos cavitados, ya que su agrupación promueve el aumento de rutas de transporte a través de las punteaduras intervasculares, mejorando la resistencia a la embolia masiva (Tyree & Zimmermann 2002, Lens *et al.* 2011). Por su parte, las punteaduras intervasculares de diámetro pequeño, al reducir la posibilidad de entrada de burbujas de aire y/o disminuir su tamaño, también garantizan un aumento en la conductividad hidráulica, logrando una mayor resistencia y eficiencia (Lens *et al.* 2011, Dória *et al.* 2018). En estas especies también es frecuente que las fibras presenten paredes gruesas [p. ej. *Lantana urticoides*

(81) y *Tetramerium glandulosum* (3)]. Ello sugiere una compensación mecánico-funcional que favorece la resistencia al colapso de los vasos, reforzándolos al situarse en torno a ellos (Chave *et al.* 2009, Pratt & Jacobsen 2017); a su vez, la magnitud de dicho refuerzo se refleja en una mayor densidad de la madera (Poorter *et al.* 2010, Zieminska *et al.* 2013). En este conjunto de especies se segregan hacia el extremo izquierdo del ACP aquellos arbustos de talla baja (< 1.50 m) que se localizan principalmente en las partes altas de la barranca; al respecto diferentes estudios han mostrado que el estrés por sequía o altas temperaturas puede afectar el crecimiento de la planta (Sharp *et al.* 1993, Zhou *et al.* 2023) alterando rasgos morfológicos de la misma; lo que posiblemente se refiera a la talla.

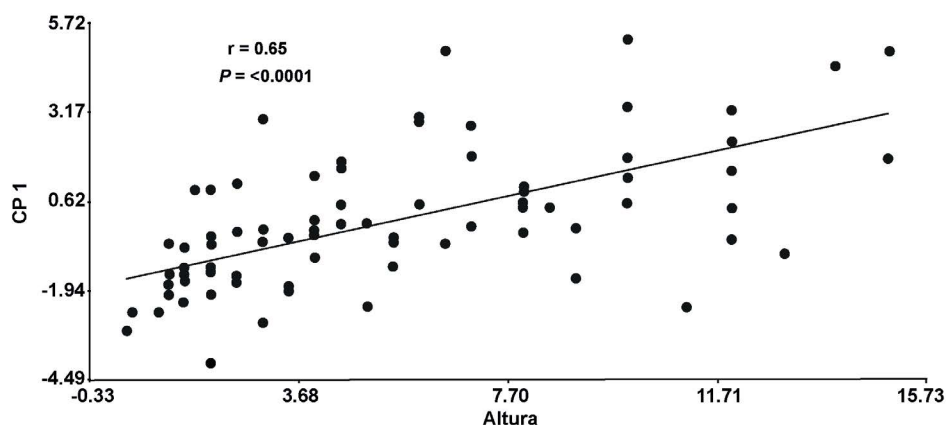


Figura 6. Correlación de la altura de las especies con el Componente Principal 1.

Especies evasoras a la sequía. En el otro extremo del ACP se ubicaron las especies de menor estrés hídrico, que se distinguen por tener madera con vasos amplios y ser pocos, parénquima radial abundante y fibras de paredes delgadas. Los lúmenes de vaso amplios y menos numerosos son atributos bien conocidos como estrategia que contribuye a una baja resistencia a la embolia y mayor eficiencia en la conducción del agua (Santiago *et al.* 2018) como se observó en *Fraxinus uhdei* (63), *Sinclairia glabra* (17) y *Ficus petiolaris* (59). La presencia de parénquima radial abundante (25 %) y parénquima axial (27 %) principalmente apotraqueal, fue evidente en *Annona cherimola* (8). De acuerdo con Jupa *et al.* (2016), el parénquima radial juega un papel en el almacenamiento y liberación de agua hacia los vasos. Al respecto, se menciona que la capacidad en la conducción corresponde con mayor cantidad de parénquima axial debido a que este puede almacenar agua, mientras que un aumento en el número de radios proporciona mejor soporte mecánico a la planta, además del transporte radial del agua hacia los vasos evitando su cavitación (Zheng & Martínez-Cabrera 2013); condición que se observa en las especies que se encuentran en el fondo de la barranca. En este sitio, las especies presentan mayor altura y diámetro de sus tallos y son árboles o arbustos altos. De acuerdo con varios autores, el parénquima xilemático también contribuye a mitigar el aumento de tensión hidráulica que el sistema vascular de los árboles puede sufrir durante un ciclo diario de transpiración, incluso cuando el agua del suelo es abundante (Secchi *et al.* 2017). En este sentido, aunque las especies que se encuentran en los sitios más húmedos tienen poca demanda de agua durante la estación seca debido a la pérdida de sus hojas, las elevadas temperaturas, intensa radiación solar y déficits de presión de vapor que se presentan a mediodía, pueden provocar la cavitación de los vasos (Goldstein *et al.* 1998, Brodribb *et al.* 2003). En dichos casos de alta demanda de agua, las especies consiguen usar aquella que se almacena en el parénquima axial, evitando presiones negativas extremas en el xilema. Además, también pueden desarrollar su sistema radical para alcanzar los horizontes más profundos del suelo (Larcher 2003) o extenderse lateralmente (Fowler 1986). En las especies de este grupo las fibras son de paredes delgadas (< 36 %) y con madera de densidad baja (< 0.699 gr/cm³); por ejemplo, *Spondias purpurea* (7) y *Cnidioscolus urens* (34). Una mayor eficiencia hidráulica es probable que resulte en un crecimiento rápido con un menor costo de

construcción y mantenimiento del xilema que se ve reflejado en tallos menos densos (Gleason *et al.* 2016) como en los arbustos y árboles que crecen en las zonas más húmedas de la barranca.

Especies intermedias. Las especies que se distribuyen entre los dos extremos del ACP presentan diferentes combinaciones. En algunas, los vasos son agrupados (2-3) con valores intermedios en sus dimensiones (diámetros de vasos y punteaduras y longitud de los elementos). Otras presentan entre 22 y 25 % de parénquima axial, como *Agonandra racemosa* (64) y *Desmodium infractum* (36); lo que sugiere que en ellas hay un patrón hacia el almacenamiento de agua en el parénquima axial. Al considerar que, para revertir la embolia en un vaso, las células de este tipo de parénquima pueden actuar como una bomba osmótica (Salleo *et al.* 2004, Morris *et al.* 2015), lo que hace posible que las especies retrasen la pérdida de agua. Por ello, es posible que el parénquima axial contribuya a que las especies como las mencionadas sobrevivan a la temporada de estiaje en el BTC. Otras especies que también se distribuyen en el centro, como *Bursera roseana* y *B. fagaroides* (26 y 27), *Pistacia mexicana* (6) y *Triumfetta lappula* (55), presentan PaA% < 10 o está ausente. Sin embargo, con base en estudios previos, todas ellas se describen con fibras septadas o vivas (Ruíz-Valencia *et al.* 2022). Para especies con tales características, este tipo de fibras podrían estar funcionando en sustitución del parénquima axial (Plavcová *et al.* 2023). Se sabe que las fibras septadas y vivas almacenan agua y participan en la recarga de los vasos para mantener el flujo de agua, por lo que tienen una función similar al parénquima axial y a menudo actúan en lugar de él cuando este es escaso (Carlquist 2015, Plavcová *et al.* 2023). Recapitulando, este conjunto de especies intermedias sugiere que existen dentro del grupo dos configuraciones en el almacenamiento de agua; las que tienen parénquima axial con hasta un 25 % y aquellas en donde las fibras septadas o vivas podrían cumplir la función de almacenamiento; además, en este subgrupo se ubican especies como las Apocynaceae (*Asclepias curasavica* [9], *Tabernaemontana glabra* [12] y *Plumeria rubra* [11]) que contienen laticíferos que ayudan a evitar la pérdida de agua (Pintus *et al.* 2010). En función de la talla de las especies, este grupo intermedio está formado por arbustos de talla alta (> 1.50 m) y árboles de talla baja (~3-6 m), están ubicados en el sotobosque y principalmente en lugares intermedios de la barranca.

Relaciones alométricas de los rasgos anatómicos de la madera de las especies. Los valores obtenidos en los rasgos anatómicos de las especies demuestran una diferencia alométrica entre los árboles y arbustos. Dichas diferencias también reflejan una orientación hacia una mayor o menor resistencia a la sequía. Las especies más tolerantes, representadas principalmente por arbustos (en las partes altas de la barranca), mantienen un xilema con mayor seguridad en la conducción del agua, como lo mencionan Olson *et al.* (2021) y Chambers-Ostler *et al.* (2022) quienes aseveran que vasos estrechos corresponden con tallas reducidas, todo ello relacionado con la seguridad hidráulica. En contraste, las especies menos resistentes a la sequía son de mayor altura y tienen xilema orientado a la eficiencia hidráulica; se encuentran en las zonas más húmedas y hacia el fondo de la barranca.

Se concluye que en cada uno de los grupos extremos hay un arreglo en los atributos de los vasos (FrecV, DimV, DimP, LongV), fibras (LongF, GrosF%) y parénquima axial (ParA%) que parecen responder al nivel de desecación que se presenta en la zona de estudio, en donde se reconoce un conjunto de especies orientado hacia la mayor resistencia a la sequía (tolerancia), y otro hacia una menor resistencia (evasión). Otro conjunto de especies intermedias, las hemos definido como un continuo de variación, con dos estrategias relacionadas con la abundancia/escasez de parénquima axial.

El reconocimiento de conjuntos de estrategias anatómicas de la madera en especies que cohabitan en un BTC puede servir como marco para futuras investigaciones sobre las relaciones estructura-función y una base sólida para modelar las respuestas de las especies a la sequía, en donde solucionan, a través de diferentes arreglos anatómicos, la conducción del agua, la resistencia mecánica y el almacenamiento. Lo anterior se pudo evidenciar debido a que en el presente estudio se tiene un muestreo de especies que representan tanto a árboles como a arbustos, a diferencia de algunos estudios realizados en otros BTC, donde solo se ha estudiado la madera del estrato arbóreo (Ramírez-Martínez *et al.* 2017, Ruíz-Valencia *et al.* 2022, Romero *et al.* 2023).

Material suplementario

El material suplementario de este trabajo puede ser consultado aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.3792>

Agradecimientos

Agradecemos a Dalia Grego-Valencia en las técnicas de laboratorio, la toma de fotografías y construir las láminas, a Julio César Montero Rojas por elaborar el mapa y las gráficas y los comentarios de los revisores.

Literatura citada

- 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. Serie Botánica* **72**: 171-185.
- Akinci S, Lösel D. 2012. Plant Water-Stress Response Mechanisms. In: Ismail Md, Mofizur Rahman and Hiroshi Hasegawa. eds. *Water Stress*. DOI: <https://doi.org/10.5772/1419>
- Anfodillo T, Olson ME. 2021. Tree mortality: testing the link between drought, embolism vulnerability, and xylem conduit diameter remains a priority. *Frontiers in Forests and Global Change* **4**: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.704670>
- Bandurska H. 2022. Drought stress responses: Coping strategy and resistance. *Plants* **11**: 922. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11070922>
- Baas P, Ewers FW, Davies SD, Wheeler EA. 2004. The evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I. eds. *The Evolution of Plant Physiology. From Whole Plants to Ecosystems, Linnaean Society Symposium Series No. 21*, Academic Press, Waltham, 273-296. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/b978-012339552-8/50016-0>
- Beeckman H. 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. *IAWA Journal* **37**: 127-151. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-20160127>
- Bowles AMC, Paps J, Bechtold U. 2022. Water-related innovations in land plants evolved by different patterns of gene cooption and novelty. *New Phytologist* **235**: 732-742. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.17981>
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutiérrez MV. 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment* **26**: 443-450. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.00975.x>
- Carlquist S. 2015. Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial parenchyma as keys to function. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**: 291-321. DOI: <https://doi.org/10.1111/boj.12247>
- Chambers-Ostler A, Gloor E, Galbraith D, Groenendijk P, Brien R. 2022. Vessel tapering is conserved along a precipitation gradient in tropical trees of the genus *Cedrela*. *Trees* **37**: 269-284. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-022-02345-6>
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* **12**: 351-366. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Di Rienzo JA, Balzarini M, Gonzalez L, Casanoves F, Tablada M, Robledo CW. 2017. InfoStat (versión 2017). Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar> (accessed July 21, 2023)
- Dória LC, Meijs C, Podadera DS, Del Arco M, Smets E, Delzon S, Lens F. 2018. Embolism resistance in stems of herbaceous Brassicaceae and Asteraceae is linked to differences in woodiness and precipitation. *Annals of Botany* **124**: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcy233>
- Ferreira T, Rasband W. 2012. ImageJ User Guide IJ 1.46r. <https://imagej.net/ij/docs/guide/> (accessed March 14, 2023)
- Fontes GC, Fine APV, Wittmann F, Bittencourt LPR, Fernandez PMT, Higuchi N, Chambers QJ, Dawson ET. 2020. Convergent evolution of tree hydraulic traits in Amazonian habitats: implications for community assemblage and vulnerability to drought. *New Phytologist* **228**: 106-120. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16675>

- Fortunel C, Ruelle J, Beauchêne J, Fine APV, Baraloto C. 2014. Wood specific gravity and anatomy of branches and roots in 113 Amazonian rainforest tree species across environmental gradients. *New Phytologist* **202**: 79-94. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12632>
- Fowler N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions *Annual Review of Ecology and Systematics*. **17**: 89-110
- Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Zanne AE. 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* **209**: 123-136. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13646>
- Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavellier J, Jackson P, Celis A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* **21**: 397-406. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00273.x>
- Gómez-Roa KM. 2013. *Estudio del bosque tropical caducifolio en las barrancas de Tonatico, Estado de México, México*. Bsc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hietz P, Rosner S, Hietz-Seifert U, Wright SJ. 2017. Wood traits related to size and life history of trees in a Panamanian rainforest. *New Phytologist* **213**: 170-180. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14123>
- IAWA Committee [International Association of Wood Anatomists]. 1989. IAWA list of microscopio features for hardwood identification. *IAWA Bulletin new series* **10**: 219-332.
- Janssen JAT, Hölttä T, Fleischer K, Naudts K, Dolman H. 2020. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant, Cell and Environment* **43**: 965-980. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.13687>
- JASP Team (Jeffreys's Amazing Statistics Program). 2025. JASP 0.95.4. <https://jasp-stats.org/> (accessed February, 2025)
- Jupa R, Plavcová L, Gloser V, Jansen S. 2016. Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species. *Tree Physiology* **36**: 756-769. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw020>
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of functional groups*. New York: Springer. 513. DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-05214-3>
- Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S. 2011. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist* **190**: 709-723. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03518.x>
- Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Mencuccini M. 2007. The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology* **247**: 788-803. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.03.036>
- Luna-Céspedes R. 2019. *El xilema secundario de especies nativas de un bosque tropical caducifolio del Estado de México: Anatomía ecológica*. MSc Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Vilalta J, Piñol J. 2003. Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas* **12**.
- Meakem V, Tepley AJ, Gonzalez-Akre EB, Herrmann V, Muller-Landau HC, Wright SJ, Hubbell SP, Condit R, Anderson-Teixeira KJ. 2018. Role of tree size in moist tropical forest carbon cycling and water deficit responses. *New Phytologist* **219**: 947-958. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14633>
- Méndez-Alonso R, Paz H, Cruz-Zuluaga R, Rosell JA, Olson ME. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* **93**: 2397. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Méndez-Toribio M, Ibarra-Manríquez G, Navarrete-Segueda A, Paz H. 2017. Topographic position, but not slope aspect, drives the dominance of functional strategies of tropical dry forest trees. *Environmental Research Letters* **12**: 085002. DOI: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa717b>
- Morris H, Plavcova L, Cvecko P, Fichtler E, Gillingham MAF, Cabrera HIM, Jansen S. 2015. A global analysis of parenchyma tissue fractions in secondary xylem of seed plants. *New Phytologist* **209**: 1553-1565. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13737>

- Olson ME, Anfodillo T, Gleason SM, McCulloh KA. 2021. Tip-to-base xylem conduit widening as an adaptation: causes, consequences, and empirical priorities. *New Phytologist* **229**: 1877-1893. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16961>
- Olson ME, Pace RM, Anfodillo T. 2023. The vulnerability to drought-induced embolism-conduit diameter link: breaching the anatomy-physiology divide. *IWA Journal* **44**: 335-354. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10123>
- Pintus F, Medda R, Rinaldi AC, Span'òD, Floris G. 2010. *Euphorbia* latex biochemistry: complex interactions in a complex environment. *Plant Biosystems* **144**: 381-391. DOI <https://doi.org/10.1080/11263500903396016>
- Pittermann J. 2010. The evolution of water transport in plants: an integrated approach. *Geobiology* **8**: 112-139. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1472-4669.2010.00232.x>
- Plavcová L, Olson EM, Jandová V, Doležal J. 2023. Parenchyma is not the sole site of storage: storage in living fibres. *IWA Journal* **44**: 465-476. DOI: <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10112>
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**: 481-492. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x>
- Poorter L, van de Plassche M, Willems S, Boot RGA. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical species differing in successional status. *Plant Biology* **6**: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2004-821269>
- Pratt RB, Jacobsen AL. 2017. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment* **40**: 897-913. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12862>
- Ramírez-Martínez M, Terrazas T, Aguilar-Rodríguez S, Martínez-Ávalos JG. 2017. Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* **23**: 21-41. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2017.2321126>
- Romero E, Terrazas T, González EJ, Meave JA. 2022. Wood anatomy of 13 species from a successional tropical dry forest: description and ecological implications. *IWA Journal* **43**: 372-402. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10104>
- Romero E, Terrazas T, González EJ, Meave JA. 2023. Wood anatomical spectrum of co-occurring species in early and late-successional tropical dry forest communities. *Trees* **37**: 1609-1623. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-023-02446-w>
- Rowland L, da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, Ferreira LV, Malhi Y, Grace J, Mencuccini M, Meir P. 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature* **528**: 119-122. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature15539>
- Ruiz-Valencia JV, Andrés-Hernández AR, Terrazas T. 2022. Anatomía de la madera de nueve especies de la selva baja caducifolia de la Sierra del Tentzo, Puebla, México. *Acta Botanica Mexicana* **129**: e2076. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm129.2022.2076>
- Ruzin SE. 1999. *Plant Microtechnique and Microscopy*. New York, USA: Oxford University Press. ISBN-10: 0195089561
- Rzedowski J. 2006. Vegetación de México Ira. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Salleo S, Lo Gullo MA, 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 & Environment* **27**: 1065-1076. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01211.x>
- Santiago LS, de Guzman, ME, Baraloto C, Vogenberg JE, Brodie M, [Hérault B](#), [Fortunel C](#), [Bonal D](#). 2018. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species. *New Phytologist* **218**: 1015-1024. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15058>
- Secchi F, Pagliarani C, Zwieniecki MA. 2017. The functional role of xylem parenchyma cells and aquaporins during recovery from severe water stress. *Plant Cell & Environment* **40**: 858-871. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12831>

- Sharp RE, Ober ES, Wu Y. 1993. Regulation of root growth at low water potentials. In: Jackson MB, Black CR eds. *Interacting Stresses on Plants in a Changing Climate*. NATO ASI Series, Vol. XVI. Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-78533-7_35
- Sistema Meteorológico Nacional. 2020. Normal climatológica. Estado de México, Estación Coatepequito. 1991-2020. https://smn.conagua.gob.mx/tools/RECURSOS/Normales_Climatologicas/Normales9120/mex/nor9120_15248.txt (accessed January 23, 2020).
- Smith D. 1954. *Maximun moisture content method por determining specific gravity of small wood samples*. Madison, Wisconsin, USA: Forest Products Laboratory. Rept. No. 2014.USDA. Forest Service. ID: 109295503
- Stovall AEL, Shugart H, Yang X. 2019. Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications* **10**: 4385 DOI: <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12380-6>
- Trejo I, Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biology and Conservation* **94**: 133-142 DOI: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00188-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00188-3)
- Tyree MT, Zimmermann MH. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. New York, USA: Springer, Berlin, Heidelberg. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0>
- Violle CML, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**: 882-892. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- Walsh RPD, Newberry DM. 1999. The ecoclimatology of Danum, Sabah, in the context of the world's rainforest regions, with particular reference to dry periods and their impact. *Physiological Transactions of the Royal Society London*. **354**: 1869-1883. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.1999.0528>
- Zhang X, Li Q, Yang Y, Fukuda K, Morris H, Jansen S, Da L, Song K. 2024. A higher tissue fraction of parenchyma in secondary xylem supports growth recovery of angiosperm trees after drought. *Functional Ecology* **38**: 2709-2719. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14680>
- Zheng J, Martínez-Cabrera HI. 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**: 927-935. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mct153>
- Zhou C, Wu S, Li C, Quan W, Wang A. 2023. Response mechanisms of woody plants to high-temperature stress. *Plants* **12**: 3643. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants12203643>
- Zieminska K, Butler DW, Gleason SM, Wright IJ, Westoby M. 2013. Fibre wall and lumen fractions drive wood density variation across 24 Australian angiosperms. *Annals of Botany* **5**: 1-14. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plt046>

Editor de sección: Monserrat Vázquez Sánchez

Author contributions: RLC, trabajo de campo y laboratorio, escritura del manuscrito; TT, diseño del proyecto, interpretación de resultados; HP, diseño del proyecto, análisis estadísticos; JD TD, revisión de datos de campo, apoyo en la determinación taxonómica de especies; SAR, diseño y dirección del proyecto, trabajo de campo. Todos los autores revisaron y contribuyeron en la aportación de ideas para el manuscrito final.

Agencias financiadoras: Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT: 707738).

Conflictos de interés: Los autores declaran que no existe ningún conflicto de intereses, económicos o personales, en la información, presentación de datos y resultados de este artículo.