

00376

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**



DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN ECOSISTEMAS

**VARIACIÓN INTRA-ESPECÍFICA EN ATRIBUTOS
MORFO-FUNCIONALES DE ÁRBOLES DEL BOSQUE
TROPICAL CADUCIFOLIO DE CHAMELA**

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRÍA EN ECOLOGÍA Y CIENCIAS AMBIENTALES

PRESENTA
SANDRA QUIJAS FONSECA

DIRECTOR DE TESIS: DRA. PATRICIA BALVANERA LEVY

MORELIA, MICH.



MARZO 2005

241670



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

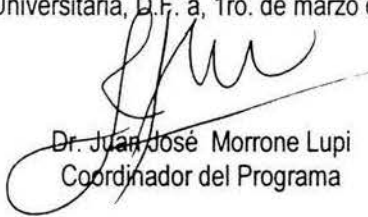
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de octubre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Quijas Fonseca Sandra** con número de cuenta **91158822**, con la tesis titulada: "**Variación intraespecífica en atributos morfo-funcionales de árboles del Bosque Tropical Caducifolio de Chamela**", bajo la dirección del(a) **Dra. Patricia Balvanera Levy**.

Presidente:	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Vocal:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Secretario:	Dra. Patricia Balvanera Levy
Suplente:	Dra. Angelina Martínez Yrizar
Suplente:	Dr. Víctor Joaquín Jaramillo Luque

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 1ro. de marzo del 2005


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A mi má

Que extraño con todo mi corazón

A mi pá

Por su cariño e impulsarme en todo
momento a seguir adelante

A Nitos y Marita

Por la experiencia maravillosa de ser
hermanos y estar siempre juntos

A Luis Enrique

Por tu apoyo y cariño

AGRADECIMIENTOS

A Patty Balvanera por haberme permitido ser su alumna durante todo este tiempo, retomar las preguntas de investigación que quedaron pendientes hace varios años; y sobre todo su cariño, paciencia y consejos que hicieron que esta fase de preparación académica fuera muy agradable. Mil gracias por todo tu apoyo.

Agradezco al Dr. Víctor Jaramillo y Dr. Jorge Meave el haber aceptado formar parte de mi comité tutorial, su disposición para revisar los avances y su tiempo para comentar dudas relacionadas con el desarrollo de este trabajo. A la Dra. Angelina Marínez-Yrizar y Dr. Horacio Paz su disposición para revisar esta tesis, sus comentarios y sugerencia ayudaron a mejorar la versión final de la tesis.

Mis mas sinceras gracias a los técnicos del proyecto Cuencas: a Heberto Ferreira y Raúl Ahedo por ayudarme a resolver mis conflictos con las computadoras; a Salvador Araiza y Abel Verduzco por las facilidades que me brindaron durante el trabajo de campo; a Maribel Nava por ayuda brindada en laboratorio.

Esta tesis fue el resultado de varias salidas a Chamela, en donde muchas personas tuvieron el tiempo y energía para ayudarme en el trabajo de campo y laboratorio, muchisimas gracias a cada uno de ellos: Alejandro Mijango, Sergio Amador, Humberto Rendón, Efraín Aguirre, Daniel Herrera, Urani Carillo, Claudia Carranza, César Hernández, Kenia, Vitalina y Edith.

Al personal de la Estación de Biología Chamela, por las facilidades otorgadas durante las estancias realizadas durante el desarrollo de esta tesis. En especial mi mas enorme agradecimiento a la Sra. Eva quien con sus riquisimas comidas y pláticas gratificaron las cansadas sesiones de campo.

A los compañeros del grupo cuencas les agradezco el haber compartido conmigo cubículo, pláticas, sonrisas y reuniones: Noé, Luzpi, Lyli, Carlos, Ana, Beto, Pablo, César y Adriana.

A Nieves y Aurora, mis nuevas amigas que gracias al posgrado tuve la oportunidad de conocer y compartir con ellas muy buenos momentos en Morelia, esperando que nuestra amistad se mantenga por siempre.

A Efraín por su apoyo lindo y sincero en Morelia, esperando que nuestra amistad sigue creciendo como desde hace más de diez años.

A Elvira por su amistad y haberme permitido la oportunidad de compartir con ella casa, charlas y eventos culturales morelianos.

A Noé y Luzpi por su linda amistad y apoyo durante todo tiempo que he permanecido en Morelia.

Durante los estudios de la maestría recibí la beca nacional que otorga la Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, así como una beca complemento otorgada por la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México.

RESUMEN

Las especies vegetales responden a cambios en condiciones ambientales y disponibilidad de recursos, tanto espaciales como estacionales, mediante ajustes en sus atributos morfo-funcionales, los cuales confieren un papel adaptativo importante. En este trabajo se estudió la variación en atributos morfo-funcionales de cuatro especies arbóreas dominantes del bosque tropical caducifolio de Chamela, en hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. Los atributos morfo-funcionales analizados se dividen en tres grupos principales: 1) estructura y función de la hoja (área foliar y masa foliar específica), 2) desempeño y arquitectura de la copa (altura total, área de la copa, profundidad de copa y número de hojas), y 3) distribución y uso de recursos al interior de la planta (densidad de madera y densidad de madera *vs.* contenido de agua en tallos para la estación seca y la lluviosa). Las especies de estudio consideradas fueron *Plumeria rubra*, *Guapira macrocarpa*, *Bursera instabilis* y *Piranhea mexicana*, las cuales presentan distribuciones geográficas contrastantes (ordenadas de mayor a menor amplitud de distribución). El estudio se realizó en bosque tropical caducifolio de Chamela comparando sitios con distinta disponibilidad de agua, particularmente laderas con orientación sur y orientación norte. Para cada especie se analizaron un total de 32 individuos: ocho individuos en cada sitio, dos sitios réplica de ladera o hábitat y dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. Prácticamente todas las especies mostraron variación en algunos de sus atributos morfo-funcionales como respuesta a la disponibilidad contrastante de agua, con patrones generales en varios de estos atributos. De los atributos foliares, la masa foliar específica fue mayor en condiciones de mayor estrés hídrico, sobre todo en las especies que presentaron hojas simples y más grandes, lo que parece indicar que las especies de hojas pequeñas y compuestas no requieren de este ajuste por ser más eficientes en la regulación térmica de la hoja y menos susceptibles a la pérdida de agua por evapotranspiración. Los cambios arquitectónicos más importantes se registraron en las dimensiones de la copa y el número de hojas. Una mayor profundidad de copa y un mayor número de hojas en los individuos de *Piranhea* en los sitios de mayor disponibilidad de agua, hace pensar que estas respuestas están relacionadas con una mayor disponibilidad de recursos para un mayor crecimiento. Se observó cambios en las relaciones alométricas de la altura total y el área de la copa en *Bursera*, pero éstos se atribuyeron a diferencias

en densidad de individuos entre sitios, más que en disponibilidad de recursos para el crecimiento. Se registró variación entre hábitats en la densidad de la madera y su capacidad para almacenar agua en la época de lluvias solo para *Bursera*, respuesta asociada a su mayor capacidad de ajustar el volumen de sus amplios conductos vasculares. *Plumeria*, de amplia distribución geográfica, es de las especies con mayor frecuencia de respuesta de sus atributos a los efectos hábitat, reflejando su capacidad de variación que le permite ocupar una mayor cantidad de hábitats con distintas condiciones de disponibilidad de recursos. De igual forma, *Piranhea* que tiene una intensidad e integración de respuesta similar a *Plumeria*, tiene la distribución geográfica más restringida, lo que sugiere que esta especie tiene el potencial para responder plásticamente a una extensa gama de condiciones ambientales. Los atributos morfo-funcionales de largo plazo, como los de desempeño y los arquitectónicos, muestran una tendencia más clara de variación entre hábitats con diferente disponibilidad de agua. Los atributos de desempeño y arquitectónicos mostraron el mayor número de correlaciones entre ellos, lo que refleja la integración entre ellos. Las especies consideradas en este estudio pudieron ser agrupadas en dos conjuntos de especies (*Plumeria* y *Piranhea*; *Guapira* y *Bursera*) en base a su frecuencia en variación, el tipo de atributos que presentan variación, la integración de los distintos grupos de atributos y la integración de atributos diferencial entre hábitats. La poca variación en varios de los atributos aquí estudiados puede deberse a que se requiere de una escala mayor y/o condiciones más contrastantes de disponibilidad de recursos para ser observada. Considerando la corta distancia entre los sitios aquí estudiados, y tomando en cuenta algunos elementos de la historia de vida de las especies seleccionadas, es posible que la variación de los atributos morfo-funcionales sea más atribuible a plasticidad fenotípica que a bases genéticas.

INDICE GENERAL

RESUMEN	i
1. INTRODUCCIÓN	1
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y OBJETIVOS	8
3. MÉTODOS	
3.1. Sitio de estudio	12
3.2. Hábitats contrastantes	12
3.3. Especies seleccionadas	14
3.4. Diseño de toma de datos	16
3.5. Atributos morfo-funcionales	
3.5.1. Variables de estructura y función de la hoja	18
3.5.2. Variables de distribución y uso de recursos al interior de la planta ...	19
3.5.3. Variables de desempeño y arquitectura de la copa	21
3.6. Análisis estadísticos	24
4. RESULTADOS	
4.1. Variables de estructura y función de la hoja	26
4.2. Variables de distribución y uso de recursos al interior de la planta	29
4.3. Variables de desempeño y arquitectura de la copa	34
4.4. Integración entre atributos morfo-funcionales	43
5. DISCUSIÓN	
5.1. Respuesta por grupo de atributos morfo-funcionales	
5.1.1. Atributos de estructura y función de la hoja	46
5.1.2. Atributos de distribución y uso de recursos al interior de la planta ..	47
5.1.3. Atributos de desempeño y arquitectura de la copa	49
5.2. Comparación e integración entre tipos de atributos morfo-funcionales	51
5.3. Comparación entre especies	53
5.4. Papel de la escala espacial en este estudio	54
6. CONCLUSIONES	56
7. REFERENCIAS	57

1. INTRODUCCIÓN

Las plantas poseen la capacidad de alterar su desarrollo, fisiología e historia de vida dependiendo de las condiciones ambientales y de disponibilidad de recursos, a nivel individual ó de sus partes (Sultan 2000, Novoplansky 2002). El tipo de respuesta al ambiente depende del tipo de atributo, del tipo de recurso y del componentes genético de los individuos involucrados (Schlichting 1986, Sultan 2000). Las respuestas ambientales pueden presumiblemente conferirle mayor adaptabilidad a los organismos, es decir un mejor desempeño en su sobrevivencia, crecimiento o reproducción (DeWitt *et al.* 1998, Givnish 2002a). Los cambios fenotípicos de los organismos a las condiciones ambientales pueden ser totalmente plásticos, cuando un mismo genotipo presenta variación fenotípica (Schlichting 1986, Sultan 2000), o totalmente genéticos, donde los cambios entre poblaciones con distintas respuestas pueden haber surgido a través de un proceso evolutivo bajo presiones de selección natural (Futuyma 1986), o una combinación de ambos. La capacidad de los organismos para presentar respuestas plásticas en sí misma es heredable y confiere adaptabilidad (Schlichting 1986, Novoplansky 2002, Gianoli 2004)

Las características de las plantas asociadas a cambios morfológicos, fisiológicos o arquitectónicos bajo distintas condiciones ambientales se conocen como atributos morfo-funcionales (Ackerly *et al.* 2000). Los atributos morfo-funcionales están asociados a los patrones de adquisición y recursos de la planta, y abarcan una amplia serie de procesos a diferentes niveles de organización. Estos incluyen la bioquímica, el metabolismo, el intercambio gaseoso, la estructura de la hoja y su función, la distribución y el uso de recursos al interior de la planta, la estructura y la arquitectura de la copa, y el desempeño (Ackerly *et al.* 2000). Los distintos atributos morfo-funcionales responden a cambios en condiciones ambientales y de disponibilidad de recursos a escalas locales, regionales o continentales (Ackerly *et al.* 2000, Niinemets 2001, Wright *et al.* 2004), con respuestas en el corto-(segundos-horas), mediano-(días-meses) y largo-plazo (años-décadas; Givnish 2002a). Los patrones de respuestas en espacio y tiempo de los diferentes atributos morfo-funcionales difieren de acuerdo a la etapa de crecimiento (plántula, juvenil, adulto), la estructura del organismo (hoja, rama,

tronco, copa, raíces; Reyes y Martínez 2001, Givnish 2002a), la forma de vida considerada (hierba, arbusto o árbol) y el tipo de hábitat o vegetación en el cual se encuentre. Las respuestas de distintos atributos al ambiente, suelen estar correlacionadas, aunque se han observado cambios en la forma en que los atributos se relacionan bajo distintas condiciones ambientales. Tales cambios sugieren una reorganización interna del individuo para enfrentar los cambios; se ha sugerido que la integración entre atributos aumenta cuando el ambiente se vuelve más estresante (Schlichting 1986).

Uno de los cambios en condiciones y recursos más relevantes para las plantas son las diferencias en disponibilidad de agua, tanto espacial como temporal. Las plantas responden a estas diferencias con ajustes en sus atributos foliares, almacenamiento de agua al interior de la planta, de desempeño y arquitectónicos, volviéndose estos ajustes críticos cuando el agua es limitante. Se ha documentado que el tamaño de la hoja y la masa asignada por unidad de área foliar responden en el mediano plazo (Givnish 2002a). En general, las hojas más pequeñas con mayor masa permiten un intercambio energético más eficiente debido a que tienen mayor capacidad fotosintética por unidad de masa de hoja (Westoby *et al.* 2002), pueden perder calor convectivo más rápido por tener una capa límite menor (Gutschick 1999), y exponen una superficie menor a la radiación (Grubb 2002, Westoby *et al.* 2002). A escalas continentales, considerando grupos de especies, se ha encontrado que a menor precipitación y mayor radiación, y por lo tanto mayor déficit hídrico por evapotranspiración, se presentan hojas de menor tamaño con mayor masa foliar específica (Westoby *et al.* 2002, Wright *et al.* 2004). A escalas regionales se observa la misma tendencia en respuesta a una baja disponibilidad de agua en el suelo y una mayor radiación (Cunningham *et al.* 1999, Fonseca *et al.* 2000, Ackerly *et al.* 2002). A escala local, y comparando poblaciones de una misma especie, se ha observado igualmente una reducción en el tamaño de la hoja y un aumento en la masa foliar específica como respuesta a la baja disponibilidad de agua (Dubley 1996a, Dubley 1996b), pero existen muy pocos trabajos a este nivel de escala.

Las especies arbóreas pueden mostrar variación en el corto y mediano plazo en el almacenamiento y uso de agua al interior del tallo durante las distintas horas del día y

épocas del año, debido a la demanda evapotranspirativa y a los cambios estacionales en la disponibilidad espacial y temporal de agua (Borchert 1994a, Holbrook 1995, Goldstein *et al.* 1998, Stratton *et al.* 2000, Meinzer *et al.* 2001). En el caso de los árboles tropicales deciduos, que enfrentan una marcada época de sequía, los tallos muestran variación en sus elementos estructurales, tales como elementos vasculares más cortos y más estrechos, paredes más gruesas o mayor abundancia de fibras pequeñas, que se reflejan en su densidad de madera (Schulze *et al.* 1988, Borchert 1994a, Castro-Díez *et al.* 1998, Stratton *et al.* 2000). Estas modificaciones, que afectan la capacidad de almacenar agua en los tallos durante la estación seca, afectan los patrones fenológicos a nivel comunitario y poblacional como son la floración y la fructificación durante la época seca (Reich y Borchert 1984, Borchert 1994a, Borchert *et al.* 2004), la preparación de meristemos apicales de crecimiento (Borchert 1994b, Holbrook *et al.* 1995) y la producción de raíces finas antes del comienzo de las primeras lluvias (Kummerow *et al.* 1990, Holbrook *et al.* 1995, Castellanos *et al.* 2001).

Las especies leñosas suelen mostrar diferencias en su arquitectura y desempeño asociadas a los cambios en la captación de energía solar, CO₂ y agua (Hallé *et al.* 1978). También se observan cambios en sus relaciones alométricas como resultado de la asignación diferencial de recursos a distintas estructuras de la planta (Kohyama 1987, Kohyama y Hotta 1990). La mayor parte de los estudios de arquitectura y desempeño se han realizado en bosques tropicales húmedos y en bosques templados, en donde el factor limitante que define las respuestas arquitectónicas es la luz (Kohyama 1987, Kohyama y Hotta 1990, Sterck 1999, Velázquez-Rosas 2000, Sterck *et al.* 2001, Poorter *et al.* 2003). Se sabe muy poco sobre cómo la variación espacial y temporal en la disponibilidad de agua afecta diversos atributos arquitectónicos y de desempeño en las especies leñosas (Housman *et al.* 2002). Los atributos arquitectónicos y de desempeño son el resultado de la historia de crecimiento acumulada del individuo a lo largo de su vida (Givnish 2002a). La respuesta de cada atributo depende del tipo de comunidad evaluada, de las especies consideradas, de la posición que guarde la especie dentro del estrato de la vegetación (sotobosque, subdosel, dosel y emergentes; Alves y Santos 2002) y de las diferentes etapas de su ontogenia (plántulas, juveniles y adultos;

Kohyama y Hotta 1990, King 1996, Sterck y Bongers 1998). Debido a la gran cantidad de factores que influyen en los atributos arquitectónicos, es difícil establecer patrones continentales y regionales. Sin embargo, ha sido posible reconocer algunas tendencias generales de respuesta de los atributos arquitectónicos y las relaciones alométricas más estudiados en los árboles tropicales, como son la relación altura total vs. diámetro del tronco, ancho de la copa vs. diámetro del tronco, y profundidad de la copa vs. ancho de copa (Bullock 2000, Velázquez- Rosas 2000, Sterck *et al.* 2001, Poorter *et al.* 2003).

La altura que alcanza un individuo arbóreo representa un mejor acceso a la luz, cuya disponibilidad disminuye drásticamente de forma vertical a través del dosel del bosque (Sterck 1999, Sterck y Bongers 2001). Con respecto al agua, se puede hipotetizar que un individuo más alto puede tener un acceso privilegiado a este recurso, ya que por flujo caulinar consigue dirigir eficientemente el agua hacia sus raíces. La altura suele estar estrechamente relacionada con el diámetro del tronco; si bien se espera que a mayor diámetro mayor altura total, existen límites al crecimiento en altura del árbol (Givnish 1995). Las hipótesis planteadas para explicar los límites al crecimiento, se basan en que los árboles de mayor tamaño pueden presentar senescencia de los meristemas apicales, agotamiento de nutrientes a su alrededor, un desbalance entre las tasas respirativas y fotosintéticas y limitaciones en la conducción hidráulica (Ryan y Yoder 1997). De todas éstas, la última puede ser particularmente relevante en ambientes con baja disponibilidad de agua. La hipótesis plantea que en ambientes con estrés hídrico, el embolismo en la columna de agua dentro del xilema puede presentarse en plantas con diferentes alturas, pero una mayor altura puede estar asociada a una mayor frecuencia de embolismos y, considerando que la tensión se incrementa hacia la parte superior de la columna de agua, el embolismo puede ocurrir hacia esta misma parte de la planta (Sperry 1995, Meinzer *et al.* 2001). El estrés hídrico puede limitar directamente la altura de la planta y puede actuar sobre la fotosíntesis y el crecimiento, limitando el tamaño del individuo (Ryan y Yoder 1997, Tyree 2003). Aún cuando existen trabajos que demuestran que la altura de los árboles tropicales muestra variación asociada a la disponibilidad de agua en ambientes contrastantes a nivel

continental o regional (Ryan y Yoder 1997, Archibald y Bond 2003), las variaciones en este atributo no han sido estudiadas a una escala local.

El crecimiento horizontal de la copa en árboles tropicales representa el área disponible de ramas para colocar hojas minimizando el autosombreado entre hojas, y así maximizar la captación de la energía lumínica (Poorter *et al.* 2003). El incremento en el área de la copa difiere entre especies; las especies de lento crecimiento o tolerantes a la sombra tienden a tener una área de copa mayor lo que minimiza el autosombreado, mientras que las especies de rápido crecimiento tienden a tener copas más delgadas maximizando su altura (Sterck 1999, Sterck *et al.* 2001). En árboles tropicales no se han observado límites al crecimiento horizontal de la copa, a pesar de que pueden haber restricciones estructurales para soportarla (Bullock 2000, Sterck *et al.* 2001).

El número de hojas desplegadas en la copa representa la inversión en biomasa y energía por parte del individuo para la captación de energía lumínica (Sterck 1999, Sterck y Bongers 2001, Sterck *et al.* 2001, Osada *et al.* 2002), pero también representa la superficie expuesta a la pérdida de agua por evapotranspiración (Westoby *et al.* 2002). En los árboles tropicales, si bien la respuesta puede variar de acuerdo a la especie, se ha observado de manera general que las especies de crecimiento lento o tolerantes a la sombra tienen menor área foliar total y menor número de capas de hojas que las especies tolerantes a la luz, las cuales invierten mayores recursos en una mayor área foliar total y más capas de hojas para un rápido crecimiento (Sterck *et al.* 2001). No obstante, al abrirse un claro en el dosel, tanto las especies de crecimiento rápido como lento muestran incrementos en su producción de hojas, su área foliar total y mayor espaciamiento entre hojas (Sterck 1999). El área foliar total y su disposición en la copa pueden ser particularmente importantes en bosques tropicales secos, donde la vegetación evapotranspira cerca del 98% de la precipitación total anual (Burgos 1999).

El estudio de las consecuencias de la forma de la planta sobre su funcionamiento se hace por medio de análisis alométricos (Niklas 1994, Enquist 2002). Las relaciones alométricas con mayor significado ecológico son aquellas que analizan los atributos de la

copa con respecto al diámetro del tronco. La altura total, y el área y la profundidad de la copa son interpretados típicamente en el contexto de la competencia por luz, mientras que el diámetro del tallo se relaciona con el soporte a las estructuras fotosintéticas (Sterck y Bongers 1998, Alves y Santos 2002). Hasta el momento se conoce poco sobre el significado ecológico de las relaciones entre los atributos de la copa y el diámetro del tronco en condiciones de estrés hídrico (Bullock 2000).

La respuesta en distintos atributos morfo-funcionales foliares, de uso, de distribución de recursos al interior de la planta, de desempeño y de arquitectura, puede variar ampliamente entre especies. Se ha propuesto que las especies con mayor amplitud en su distribución presentan mayor variabilidad morfológica; esta variabilidad tiene fundamentalmente una base de plasticidad fenotípica, que permite a las especies desempeñarse adecuadamente en una amplia gama de condiciones de disponibilidad de recursos (Joshi *et al.* 2001, Santamaría *et al.* 2003). Sin embargo, la amplitud de distribución de las especies no sólo está dada por la plasticidad de sus atributos, sino que es el resultado de interacciones complejas entre las características de los organismos (tolerancia al ambiente, requerimientos de recursos, historia de vida, demografía y atributos de dispersión), y las condiciones del ambiente exterior, en particular las que varían en tiempo y espacio que limitan su distribución y su abundancia (Brown *et al.* 1996).

Los patrones de respuesta de los atributos morfo-funcionales foliares, de uso, de distribución de recursos al interior de la planta, de desempeño y de arquitectura de especies arbóreas a lo largo de gradientes ambientales, han sido estudiadas principalmente en bosques tropicales húmedos y bosques templados pero existen pocos estudios para ecosistemas tropicales secos. En los bosques tropicales caducifolios se presentan marcadas variaciones en disponibilidad de agua tanto en el tiempo como en el espacio, lo cual afecta numerosos procesos ecofisiológicos, poblacionales, comunitarios y ecosistémicos (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Castellanos *et al.* 1991, Jaramillo y Sanford 1995, Balvanera 1999, Galicia *et al.* 1999, Durán *et al.* 2002, Maass *et al.* 2002, Islas 2004). Generalmente el estudio de atributos morfo-funcionales de

especies arbóreas se ha estudiado a nivel inter-específico a escalas regionales o continentales, y pocos estudios consideran las diferencias en atributos a nivel intra-específico y a una escala local. El análisis de las respuestas a variaciones espaciales en disponibilidad de agua para individuos de especies arbóreas del bosque tropical caducifolio de Chamela puede contribuir al entendimiento de los patrones de variación intra-específica a escala local en atributos morfo-funcionales foliares, de uso, de distribución de recursos al interior de la planta, de desempeño y de arquitectura.

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y OBJETIVOS

La capacidad de las plantas para presentar variación en sus atributos morfo-funcionales en condiciones de disponibilidad contrastantes de recursos puede jugar un papel importante en su adaptabilidad. Se desconoce si esta variación se puede observar para atributos morfo-funcionales a escalas locales para el caso de los árboles de un bosque tropical seco en condiciones de disponibilidad contrastante de agua. El objetivo principal de este estudio fue evaluar la variación fenotípica en diversos atributos foliares, de uso y distribución de recursos, de desempeño y arquitectónicos de los individuos de cuatro especies dominantes entre dos hábitats en disponibilidad contrastante de agua en el bosque tropical seco de Chamela.

La revisión de literatura permite plantear predicciones específicas para las respuestas de cada uno de los atributos (Tabla 1). Con respecto a los atributos foliares, en el presente estudio podemos esperar que los individuos localizados en sitios con menor disponibilidad de agua y mayor demanda evapotranspirativa presenten un menor tamaño de hoja y mayor masa foliar específica con respecto a sitios más húmedos, debido a que las hojas pequeñas y más gruesas se enfrían más rápidamente y existe menor pérdida de agua para disipar el calor (Ackerly *et al.* 2000, Westoby *et al.* 2002). En relación a los atributos asociados al uso del agua, se espera una menor densidad de madera para los individuos que se encuentran en los sitios de menor disponibilidad de agua con respecto a los más húmedos, debido a que elementos vasculares más largos y anchos, con paredes más delgadas y una menor cantidad de fibras pequeñas permiten maximizar el almacenamiento de agua, particularmente crítico en sitios más secos (Reich y Borchert 1984, Borchert 1994a, Holbrook *et al.* 1995). Debido a que esta respuesta estructural depende de los patrones formación de tejidos a lo largo del desarrollo de las plantas, se espera que estas diferencias en densidad de la madera se mantengan entre épocas. Con respecto a la relación entre la densidad de la madera y el contenido de agua en tallo, se espera un patrón distinto entre épocas: i) para la época seca, debido a que se incrementa la probabilidad de embolismo de los elementos

Tabla 1. Predicciones para cada una de las variables por tipo de atributo morfo-funcional de especies leñosas en hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, México. Las letras AB representan el área basal total.

	LADERAS ORIENTADAS AL NORTE (mayor disponibilidad de agua)	LADERAS ORIENTADAS AL SUR (menor disponibilidad de agua)
VARIABLES DE ESTRUCTURA DE LA HOJA Y SU FUNCION		
Área foliar (m ²)	Mayor	Menor
Masa foliar específica (g m ⁻²)	Menor masa por unidad de área	Más masa por unidad de área
VARIABLES DE DISTRIBUCIÓN Y USO DE RECURSOS AL INTERIOR DE LA PLANTA		
Densidad de madera _{lluvias y seca} (mg mm ⁻³)	Mayor densidad de madera	Menor densidad de madera
Densidad de madera _{seca} (mg mm ⁻³) vs. contenido de agua en tallo _{seca} (mg)	Mayor densidad de madera (ordenada al origen) mayor contenido de agua con el incremento en densidad	Menor densidad de madera (ordenada al origen) menor contenido de agua con el incremento en densidad
Densidad de madera _{lluvias} (mg mm ⁻³) vs. contenido de agua en tallo _{lluvias} (mg)	Mayor densidad de madera (ordenada al origen) menor contenido de agua con el incremento de densidad (pendiente)	Menor densidad de madera (ordenada al origen) mayor contenido de agua con el incremento de densidad (pendiente)
VARIABLES DE DESEMPEÑO Y ARQUITECTURA DE LA COPA		
Área basal total (cm ²) vs. altura total (cm)	Mayor altura (ordenada al origen) mayor tasa de incremento en altura con respecto a AB (pendiente)	Menor altura (ordenada al origen) menor tasa de incremento en altura con respecto a AB (pendiente)
Área basal total (cm ²) vs. área de copa (cm ²)	Mayor área de copa (ordenada al origen) mayor tasa de incremento en área con respecto a AB (pendiente)	Menor área de copa (ordenada al origen) menor tasa de incremento en área con respecto a AB (pendiente)

Tabla 1. Continuación.

	LADERAS ORIENTADAS AL NORTE (mayor disponibilidad de agua)	LADERAS ORIENTADAS AL SUR (menor disponibilidad de agua)
VARIABLES DE DESEMPEÑO Y ARQUITECTURA DE LA COPA		
Área basal total (cm ²) vs. profundidad de copa (cm)	Menos profundidad de copa (ordenada al origen) menor tasa de incremento en prof. con respecto a AB (pendiente)	Mayor profundidad de copa (ordenada al origen) mayor tasa de incremento de prof. con respecto a AB (pendiente)
Área basal total (cm ²) vs. número de hojas (cm ³)	Mayor número de hojas (ordenada al origen) mayor tasa de incremento en no. hojas con respecto a AB (pendiente)	Menor número de hojas (ordenada al origen) menor tasa de incremento en no. hojas con respecto a AB (pendiente)

vasculares del xilema con el progreso de la sequía y disminuye la capacidad de transportar agua, se espera un menor contenido de agua en el tallo para los individuos de sitios más secos con respecto a los individuos de sitios más húmedos, presentándose entonces diferencias en pendiente y ordenada al origen para la relación entre la densidad de madera y el contenido de agua; ii) para la época de lluvias, cuando la disponibilidad de agua no contrasta entre sitios (máximo fisiológico), se espera que los individuos de sitios más húmedos presenten menor contenido de agua en el tallo simplemente debido a diferencias estructurales de la madera, presentándose una relación similar entre densidad de madera y contenido de agua en el tallo, pero diferentes ordenadas al origen (Sperry 1995, Meinzer *et al.* 2001).

Con respecto a los atributos de desempeño y arquitectónicos, se espera que la altura de los individuos que se encuentran en sitios de menor disponibilidad de agua con respecto a los más húmedos sea menor, debido a que existe menor disponibilidad de recursos y que operan con mayor severidad los límites al crecimiento de las plantas en sitios más secos (Sperry 1995, Ryan y Yoder 1997). La tasa de incremento en altura con respecto al incremento en área basal en individuos de sitios más secos se espera que sea menor con respecto a los sitios más húmedos, por las mismas razones. Se espera

que los individuos que se encuentran en sitios de menor disponibilidad de agua y mayor demanda evapotranspirativa presenten una menor área de la copa y una menor tasa de incremento en área con relación al incremento en área basal que en los sitios más húmedos, lo que permite exponer una menor cantidad de hojas a radiación máxima y disminuir la demanda evaporativa; los individuos en los sitios más húmedos tenderán a maximizar el área fotosintética expuesta a la máxima variación (Sterck *et al.* 2001). En el caso de la profundidad de la copa, se espera que los individuos que se encuentran en sitios más secos presenten una mayor profundidad de la copa y una menor tasa de incremento en relación al área basal, con respecto a los individuos de sitios más húmedos; esto se debe a que se minimiza el autosombreado en sitios más húmedos, los cuales presentan una mayor pérdida lumínica a través del dosel (Sterck *et al.* 2001, Poorter *et al.* 2003), y se minimiza la cantidad de hojas expuestas a elevadas demandas evapotranspirativas en los sitios más secos. Se espera que los individuos que se encuentran en los sitios de menor disponibilidad de agua y mayor demanda evapotranspirativa presenten una menor cantidad de hojas con respecto a los individuos que se encuentran en sitios más húmedos, debido a que una menor cantidad de hojas en la copa reduce la pérdida de agua por evapotranspiración (Sterck *et al.* 2001).

Los atributos morfo-funcionales considerados en este estudio abarcan respuestas que se manifiestan en diferentes intervalos de tiempo. Se puede esperar que las respuestas de largo plazo, específicamente las de desempeño y las arquitectónicas, presenten las diferencias más claras, ya que resultan de una acumulación histórica de diferencias en crecimientos a lo largo de varios años (Givnish 2002b). Se puede esperar que la integración en los individuos entre atributos sea distinta en los dos hábitats, y que sea mayor en los sitios más estresantes, es decir los más secos. Asimismo, se espera que las especies con una distribución geográfica más amplia presenten una mayor variabilidad en sus atributos morfo-funcionales en comparación con las especies de distribución más restringida (Joshi *et al.* 2001, Santamaría *et al.* 2003).

3. MÉTODOS

3.1. Sitio de estudio

El sitio de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (19° 30' N, 105° 03' W). El tipo de vegetación es bosque tropical caducifolio, uno de los más diversos en su tipo, con 1149 especies de plantas vasculares (Lott 2002) y un elevado porcentaje de endemismo (Gentry 1995). Presenta una temperatura media de 24.9°C y una precipitación anual promedio de 748 mm. La precipitación es fuertemente estacional, con 80% distribuida entre los meses de julio y octubre, y en el que una lluvia de >50 mm es suficiente para la hidratación de yemas y el disparo del crecimiento del dosel (Burgos 1999). En este bosque prevalece un déficit hídrico durante la mayor parte del año, con valores mínimos durante la época de crecimiento y máximos durante la época seca (García-Oliva *et al.* 1995, Burgos 1999). La estacionalidad de la precipitación marca la fenología de las especies vegetales (Bullock y Solís-Magallanes 1990), la productividad aérea y subterránea y los ciclos de nutrientes (Maass *et al.* 2002a, Maass *et al.* 2002b). Los efectos estacionales de la precipitación interactúan con la compleja micro-topografía, creando mosaicos con distintas condiciones de disponibilidad de agua (Galicia *et al.* 1999). Se han observado cambios en diversidad, composición, estructura de la comunidad y mortalidad de las especies asociados a gradientes en disponibilidad de agua (Balvanera *et al.* 2002, Segura *et al.* 2003).

3.2. Hábitats contrastantes

Dentro de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala existe un sistema de cinco cuencas hidrológicas experimentales cuyas extensiones fluctúan entre 10 y 30 ha (Maass *et al.* 1994). El sistema de cuencas hidrológicas presenta una misma litología, con un mosaico topográfico asociado a una gran variabilidad en pendientes (de 0 a 50°), altitud (entre 40 y 180 m), e insolación total anual (entre 1.49 y 18.37 MJ ha⁻¹ año⁻¹; Balvanera 1999). Se han documentado importantes cambios en capacidad de retención de agua del suelo y de disponibilidad de agua entre sitios (Zarco 1994, Galicia *et al.* 1999). Se ha observado que durante la época de lluvias la disponibilidad de agua está relacionada con la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo, mientras que

durante la época seca está fuertemente determinada por la insolación, que a su vez determina la demanda evapotranspirativa (García-Oliva *et al.* 1995).

El presente estudio se realizó en cuatro sitios orientados al norte y tres sitios orientados al sur dentro las cuencas hidrológicas II y III, los cuales fueron establecidos como transectos permanentes de una tesis doctoral (Balvanera 1999). Las variaciones en la topografía relacionadas a la profundidad, textura y capacidad de retención de agua en el suelo crea diferentes unidades de ladera al interior de las cuencas (Galicia *et al.* 1995), las cuales fueron consideradas como unidades independientes. Los sitios seleccionados sobre diferentes unidades de ladera tienen una superficie aproximada de 0.06 ha y presentan condiciones similares de pendiente, de altitud y de contenido de agua en el suelo (Tabla 2), pero los máximos contrastes posibles en insolación total mensual y anual (Figura 1, Tabla 2). Las laderas orientadas al sur presentan durante la mayor parte del año insolaciones significativamente superiores a las laderas orientadas al norte. Estas diferencias en insolación debido a la orientación de la ladera, están relacionadas con el microclima, afectando los potenciales de evapotranspiración, el tiempo de residencia y el contenido de agua en el suelo, y modificando las características de la vegetación asociada a las laderas (Galicia *et al.* 1999).

Tabla 2. Condiciones abióticas y bióticas para los sitios seleccionados en las laderas de diferente orientación dentro de las cuencas II y III (Ladera norte, n= 4; Ladera sur, n= 3). Datos basados en Balvanera (1999).

	Ladera orientada al norte	Ladera orientada al sur	Significancia de prueba t
<i>Condiciones abióticas</i>			
Capac. de almac. de agua en el suelo (%)	40.53±3.28	44.74±5.44	N.S.
Insolación anual (MJ m ⁻¹ año ⁻¹)	53.18±126.66	6328.48±146.25	0.0036
Pendiente (grados)	24.85±1.77	20.92±2.04	N.S.
Altitud (metros)	88.29±2.93	81.60±3.74	N.S.
<i>Condiciones bióticas</i>			
Densidad (no. árboles 0.001 ha ⁻¹)	13.87 ± 0.97	18.11 ± 1.12	0.007
Área basal promedio (cm ind ⁻¹)	99.81 ± 7.4	100.71± 12.06	N.S.
Riqueza (no. especies 0.001ha ⁻¹)	8.91 ± 0.5	10 ± 0.6	N.S.

La insolación total anual y mensual que se presenta en la Tabla 2 y Figura 1, respectivamente, se estimó con el programa Joule 2.0 (Ezcurra 1996); utilizando los datos de los horizontes topográficos y las pendientes para cada sitio obtenidos por Balvanera (1999), y los valores de transmitancia reportados por Barradas (1991) para el trópico seco. Se observa que la insolación total mensual a lo largo de año es significativamente diferentes entre laderas, lo cual sugiere que la demanda evapotranspirativa es igualmente diferente, y por lo tanto la que disponibilidad de agua en el suelo es distinta.

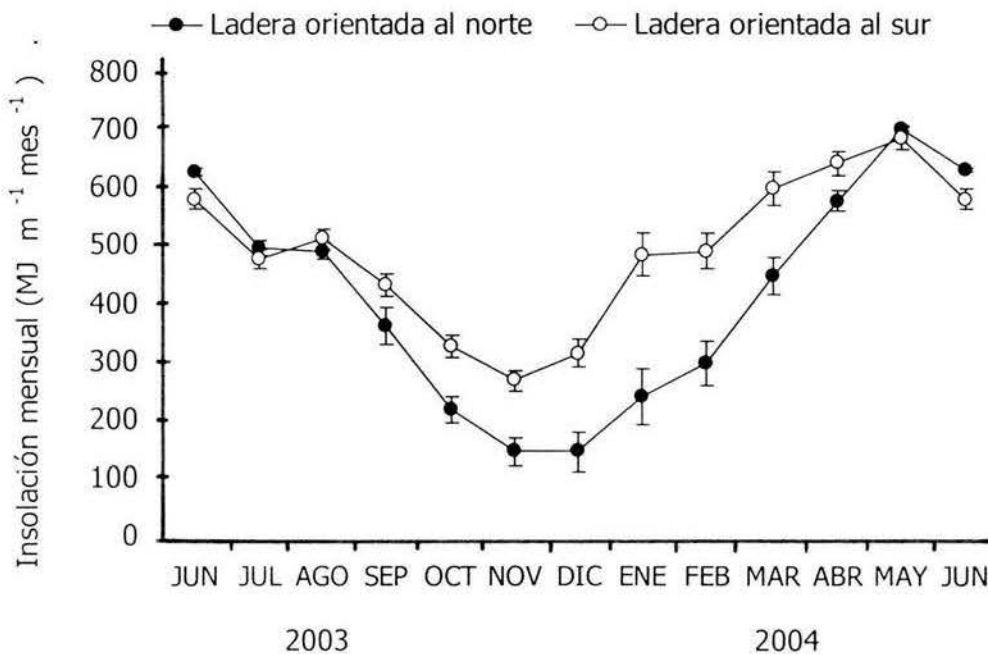


Figura 1. Insolación mensual promedio en las laderas de diferente orientación, los puntos para cada línea esta determinada por el promedio \pm un error estándar de los sitios utilizados por ladera (Ladera norte, $n=4$; Ladera sur, $n=3$). Datos basados en Balvanera (1999).

3.3. Especies seleccionadas

Se seleccionaron cuatro especies deciduas, *Plumeria rubra* L., *Guapira macrocarpa* Miranda., *Bursera instabilis* McVaugh & Rzed. y *Piranhea mexicana* Standl. (antes *Celaenodendron mexicanum*), las cuales se encuentran entre las 10 especies más importantes en la Estación de Biología de Chamela (Durán *et al.* 2002; Tabla 3). Estas cuatro especies presentan ámbitos de distribución geográfica contrastantes (Lott 2002), distribuciones ecológicas distintas, y patrones de abundancia, frecuencia y dominancia

(área basal) distintos (Balvanera 1999). De aquí en adelante me referiré a ellas con el epíteto genérico, es decir, *Plumeria*, *Guapira*, *Bursera* y *Piranhea*. Una especie es de distribución geográfica muy amplia (*Plumeria*), otra muy restringida y agregada (*Piranhea*). *Plumeria* y *Guapira* son muy abundantes y frecuentes localmente, mientras que *Guapira* y *Piranhea* son muy dominantes respecto a su área basal. El criterio de selección de las especies fue principalmente por que presentan distribuciones local y regional diversas y contrastantes, además de que su frecuencia y abundancia dentro de las cuencas hidrológicas permitieron tener un tamaño de muestra adecuado. Otras características que difieren entre estas especies son el tipo de madera (blanda y dura; Barajas-Morales y León 1989) y el tiempo de retención (longevidad) de las hojas en su copa (de 4 a 11 meses; Bullock 2002).

Tabla 3. Características de las especies leñosas importantes en el sistema de cuencas hidrológicas dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.*

Especie	Familia	Distribución geográfica	Abund. prom. en 0.02 ha (%) ^a	Área basal prom. en 0.02 ha (gr/ha;%) ^b	Frecuencia max. en 0.02 ha (%) ^c
<i>Plumeria rubra</i> L.	Apocynaceae	Continental: Neotrópico-Sudamérica	2.2 (8.3%)	149.8 (5.2%)	70
<i>Guapira macrocarpa</i> (Miranda) Miranda	Nyctaginaceae	Regional: Costa del Pacífico y Depresión del Río Balsas	2.3 (8.6%)	239.6 (8.3%)	64.6
<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	Burseraceae	Regional: Costa del Pacífico-Costa central	0.7 (2.6%)	123.4 (4.3%)	41.2
<i>Piranhea mexicana</i> (Standl.) Radcl.-Sm.	Euphorbiaceae	Local: Costa del Pacífico de Mazatlán al sur de Manzanillo	1.1 (4.1%)	184 (6.4%)	18.8

*Balvanera datos no publicados.

a Porcentaje con respecto al total de 26.65 individuos por sitio de 0.020 ha.

b Porcentaje con respecto a un total de 2895.1 m² de biomasa aérea por sitio de 0.020 ha.

c Porcentaje con respecto a un total de 260 cuadros de 0.02 ha.

3.4. Diseño de toma de datos

Para cada especie se utilizaron un total de 32 individuos: ocho individuos por sitio, dos sitios réplica de cada hábitat y dos hábitats contrastantes (Figura 2). En cada sitio se seleccionaron los individuos que tuvieran un diámetro a la altura del pecho ≥ 5 cm, cuya copa alcanzara el dosel y estuviera totalmente expuesta a la luz solar directa.

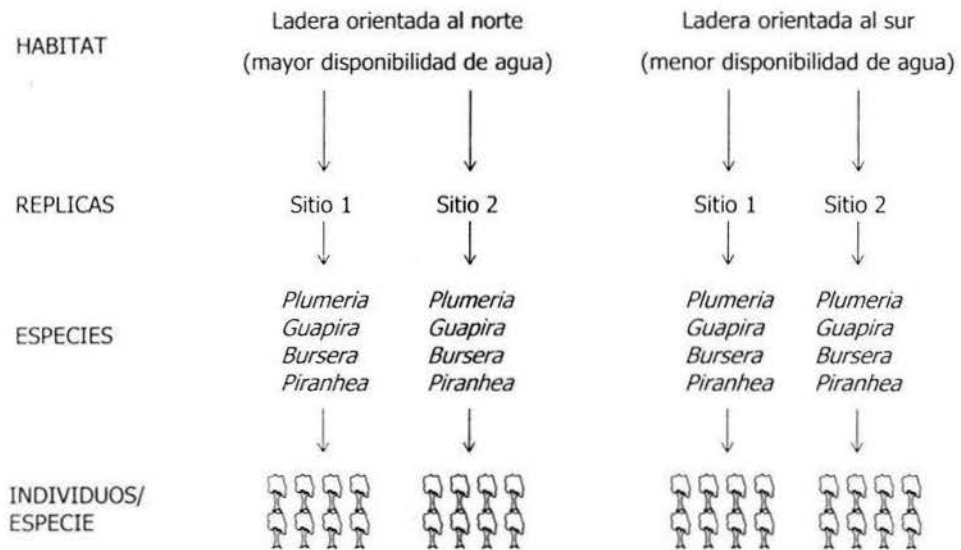
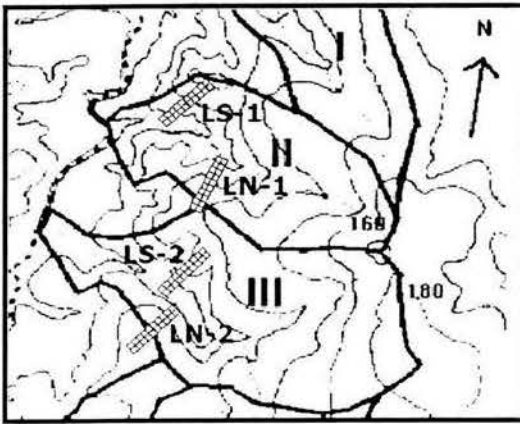


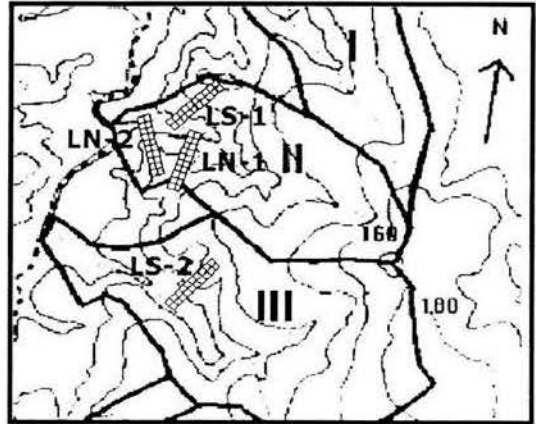
Figura 2. Diseño del muestreo considerando el número de individuos por sitio, sitios por hábitat y hábitats contrastantes para cada especie seleccionada.

Considerando los criterios de selección de los individuos por especie, las condiciones abióticas de los sitios, y los patrones de distribución de las especies, las réplicas por hábitat para cada especie pudieron ser ubicadas en diferentes unidades de ladera sobre la misma o diferente cuenca hidrológica (Figura 3).

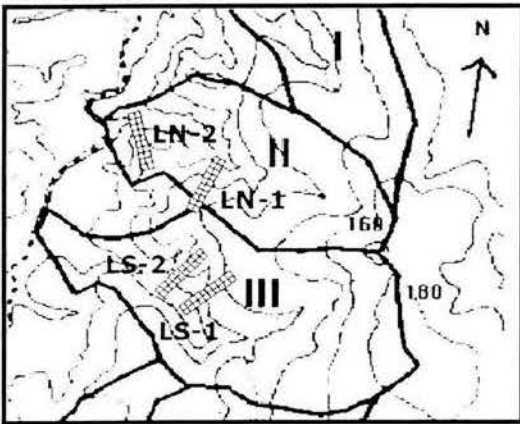
Plumeria rubra



Guapira macrocarpa



Bursera instabilis



Piranhea mexicana

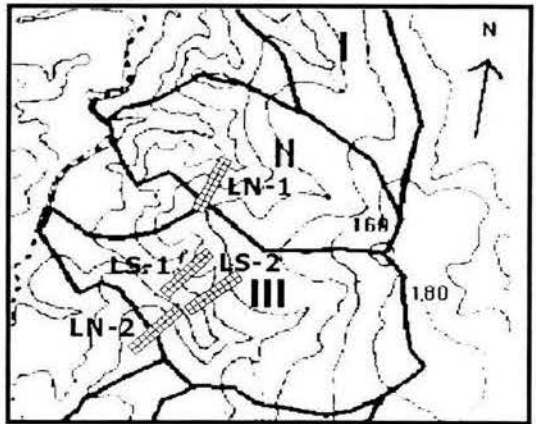


Figura 3. Ubicación por especie de los sitios en las cuencas hidrológicas II y III dentro de la estación Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. Las letras LN-1 y LN-2 representan los sitios en las laderas orientada al norte, mientras que las letras LS-1 y LS-2 representan los sitios en las laderas orientadas al sur.

3.5. Atributos morfo-funcionales

El registro de los atributos se llevó a cabo en dos etapas, la primera durante la época de lluvias y la otra durante la época seca. Se consideró el mes de septiembre como el más adecuado para el registro de las variables de la época de lluvias, debido a que en ese período ocurre el máximo índice de área foliar en el bosque seco, es el mes en el que se presenta la máxima precipitación mensual promedio y las hojas se encuentran plenamente desarrolladas (Maass *et al.* 1995, García-Oliva *et al.* 2002). Se consideró el mes de mayo como el más adecuado para la toma de datos de la época seca debido a que para entonces han transcurrido de cuatro a cinco meses sin

precipitación. Durante la época de lluvias se tomaron los datos de las variables foliares, la altura total, el número de hojas y la altura a la primera hoja (para determinar la profundidad de la copa), densidad de la madera y contenido de agua en tallos. Durante la época seca se midieron el área de la copa, la densidad de madera, el contenido de agua en los tallos y el diámetro a la altura del pecho.

3.5.1. Variables de estructura y función de la hoja

a) Área foliar

Se midió para un total de 15 hojas por árbol de la parte superior de la copa, totalmente expuestas a la luz, maduras, y sin evidencia de daño por herbívoros o patógenos. La selección de hojas y su manipulación siguieron los protocolos recomendados por Garnier *et al.* (2001) y Cornelissen *et al.* (2003). La selección de las hojas se realizó de la siguiente manera: i) la copa se dividió en cuatro secciones y se cortaron ramas de tamaños semejantes en cada una de ellas, ii) se elaboraron criterios específicos por especie para tener hojas de edades semejantes, iii) en el laboratorio se seleccionaron al azar las hojas resultantes. El área foliar se cuantificó en el laboratorio no más de 12 horas después de su corte. Para reducir al mínimo el estrés hídrico, las hojas se cortaron con una sección pequeña de rama unido al pecíolo o raquis de la hoja, se guardaron en una bolsa sellada y en un recipiente con hielo para mantenerlas frescas y ser transportadas al laboratorio, en donde se mantuvieron en refrigeración (Garnier *et al.* 2001, Cornelissen *et al.* 2003). En el laboratorio, se separó la rama que estaba unida al pecíolo y se determinó el área, solo utilizando la cara haz de las hojas, con un analizador de imágenes Delta T. Se obtuvo el valor promedio de las 15 hojas por individuo para cada especie, por lo que se obtuvo un total de 8 valores por sitio y 16 por hábitat para realizar los análisis estadísticos.

Los criterios específicos para la colecta de las hojas por especie fueron los siguientes. Para *Piranhea* que presenta una hoja trifoliada, con disposición alterna, se tomó la segunda hoja a partir del ápice. En el caso de *Plumeria* que presenta hojas simples, distribuidas de manera circular en el extremo de la rama, insertándose muy cercanamente unas hojas de otras, se seleccionaron las cinco o seis primeras hojas con

posición par (p. ej., 2, 4, 6, 8, 10), a partir de la parte más basal de la rama. Para *Guapira* que presenta hojas simples dispuestas de forma opuesta y decruzada, y que presentó un gran daño por herbívoros en la mayoría de sus hojas, se eligió una sola hoja del par que se encuentra en la segunda o en la tercera posición a partir del ápice de la rama. En el caso de *Bursera* que presenta hojas con número de folíolos variable (desde uno hasta siete folíolos), se hizo una primera evaluación de la frecuencia de aparición de hojas con distinto número de folíolos. Las hojas compuestas con tres folíolos fueron las más frecuentes (74% de un total de 600 hojas examinadas). Se seleccionaron entonces las hojas trifoliadas de la parte más distal de las ramas (máximo 30 cm).

b) Masa foliar específica

Esta variable está definida como la materia seca por unidad de área interceptora de luz (masa/área foliar). Fue evaluada para las hojas en las que se determinó el área foliar, las cuales fueron colocadas en una cámara de secado al menos 48 horas a 60°C y posteriormente se obtuvo su peso seco (Garnier *et al.* 2001). Con estos datos se calculó el cociente masa/área foliar (g/m^2). Al igual que con el área foliar, se obtuvo el valor promedio de las 15 hojas para cada individuo por especie.

3.5.2. Variables de distribución y uso de recursos al interior de la planta

a) Densidad de madera

La densidad de madera se define como la masa seca por unidad de volumen en el tallo principal, la cual es un indicador de la fuerza estructural del tejido vascular. La medición de esta variable se llevó a cabo en mayo de 2004 y septiembre 2004, que representan la época seca y de lluvias, respectivamente. Se extrajo con un sacabocado una muestra del tronco principal a la altura del pecho (1.30 m). Cada muestra se colocó en un popote sellado por los dos extremos con cinta adhesiva, dentro de una bolsa sellada y se guardó en un recipiente con hielo para ser transportada al laboratorio, reduciendo así al mínimo el estrés hídrico. Se midió el largo (mm), el diámetro (mm) y el peso fresco (mg) de la muestra en el laboratorio no más de seis horas después de la extracción. Después se secaron las muestras al menos dos días a 72°C para obtener su

peso seco. La densidad de la madera se calculó como el cociente entre el peso seco de la muestra y su volumen fresco (fórmula I). De acuerdo a Cornelissen *et al.* (2003), el volumen de una muestra de tronco puede obtenerse por el método de reemplazamiento (inmersión de las muestras en agua durante un tiempo fijo), o bien el método de cálculo directo. En este estudio se utilizó el cálculo directo del volumen, en donde se consideran los datos de diámetro y largo obtenidos en laboratorio (Formula II). Los análisis estadísticos consideraron un total de 32 muestras por especie, con 16 muestras por cada hábitat, para cada época evaluada.

$$\text{Densidad} = \text{peso seco} / \text{volumen} \dots\dots\dots \text{fórmula I}$$

$$\text{Volumen} = (0.5 * \text{diámetro})^2 * \pi * \text{largo} \dots\dots\dots \text{fórmula II}$$

b) Densidad de madera vs. contenido de agua en tallo

El contenido de agua en el tallo durante cada época del año representa diferentes fases de utilización del agua. Mientras que en la época de lluvias el contenido de agua en tallos representa el máximo fisiológico de almacén de este recurso, en la época seca el almacenamiento de agua en el tallo principal representa una forma de soportar el período de sequía y ayudar en la formación de flores, meristemos de crecimiento y raíces finas antes de la época de lluvias (Reich y Borchert 1984, Borchert 1994b). Existe una relación estrecha entre estos atributos de los tallos, en la que una especie con una mayor densidad de madera tiene una menor capacidad de almacenamiento de agua y viceversa (Reich y Borchert 1984, Holbrook *et al.* 1995a). El contenido de agua se calculó como la diferencia entre el peso fresco menos el peso seco entre el peso fresco, obtenidos de las mismas muestras con las que se calculó la densidad de la madera (fórmula III; Cornelissen *et al.* 2003). Debido a que la capacidad de almacenamiento de agua en el tronco principal está inversamente relacionada con la densidad de la madera, se analizó la relación entre atributos, para cada época, con 32 valores por especie.

$$\text{Contenido H2O en tallos} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / \text{peso fresco} \dots\dots\dots \text{fórmula III}$$

3.5.3. Variables de desempeño y arquitectura de la copa

a) Área basal total

Esta variable es un indicador de la cantidad de biomasa acumulada en los tallos, la cual se determinó a partir del diámetro de los tallos a la altura del pecho en la época seca. En el caso de individuos multicaules, el área basal total del individuo se calculó sumando el área basal de todos sus tallos con DAP > 5 cm.

b) Altura total

Se define como la distancia máxima entre las hojas del límite superior de la copa y el nivel del suelo, lo que determina su posición en el dosel del bosque y por lo tanto su acceso a la luz (Cornelissen *et al.* 2003). Esta variable se determinó durante la época de lluvias. Dado que la mayoría de los sitios seleccionados presentan valores de pendiente entre 18.8 y 26.6°, la altura se midió con respecto a la base del tronco y no a la altura del suelo (Figura 4), con una garrocha y una cinta métrica. Para medir la altura total de los árboles que presentaron una curvatura mayor a cinco grados en su fuste principal, se siguió el fuste hasta la parte más distal de la copa; para individuos que presentaron más de un fuste, la altura total fue determinada para el fuste más grueso, confirmando antes que fuera el que alcanzaba la mayor altura.

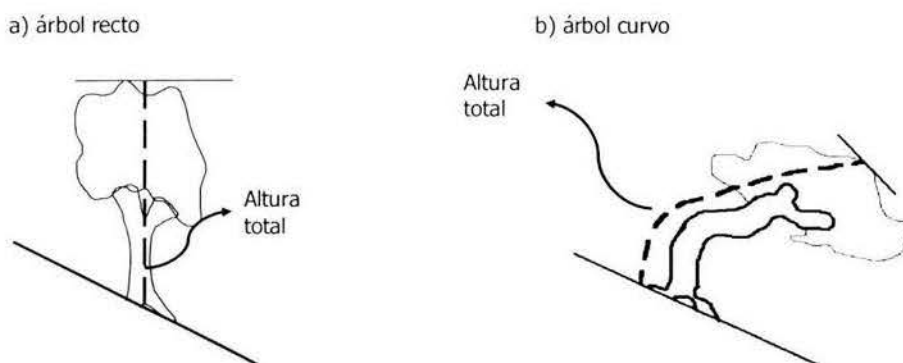


Figura 4. Corrección de la medición de altura total en árboles rectos y curvos considerando que los sitios muestran un grado de pendiente.

c) Área de copa

El área de la copa está definida como la superficie horizontal disponible de ramas para colocar hojas minimizando el autosombreado entre hojas, y así maximizar la

captación de la energía lumínica (Poorter *et al.* 2003). Esta medida se determinó en la época seca con la medida de los radios de la copa en ocho direcciones (N, NE, E, SE, S, SO, O, NO); considerando la distancia horizontal desde el tronco principal y la proyección más distante de la copa para cada uno de ellos (Sterck *et al.* 2001). Primero se estimó el par de triángulos rectángulos entre radios adyacentes con funciones trigonométricas (Figura 5), posteriormente el área total se calculó a partir de la suma de las áreas de todos los triángulos resultantes entre radios.

$$\alpha = 45^\circ$$

Cuando $c > a$

$$\text{seno } \alpha = \frac{h}{a} \longrightarrow h = \text{seno } \alpha * a$$

$$\text{cos } \alpha = \frac{b}{a} \longrightarrow b = \text{cos } \alpha * a$$

$$\text{Tr-1} = \frac{(\text{cos } \alpha * a) (\text{sen } \alpha * a)}{2}$$

$$\text{Tr-2} = \frac{(c - (\text{cos } \alpha * a)) (\text{sen } \alpha * a)}{2}$$

$$\text{Área de solo dos radios adyacentes} = \text{Tr-1} + \text{Tr-2}$$

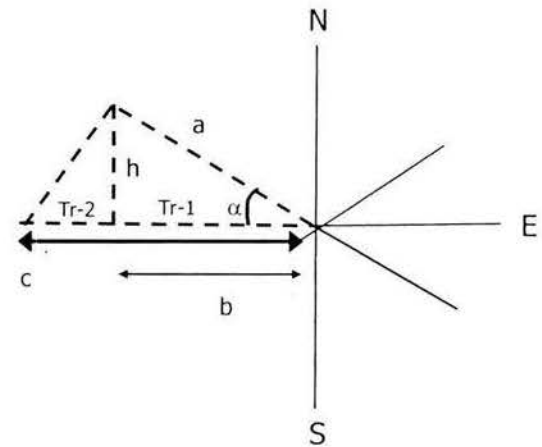


Figura 5. Cálculo del área de la copa a partir de los ocho radios medidos.

d) Profundidad de copa

La profundidad de la copa es el espacio vertical disponible de ramas en el que se distribuyen las hojas. Se midió como la distancia entre el punto más alto de la copa del árbol y la altura a la primera hoja. La altura a la primera hoja se midió en ocho direcciones (N, NE, E, SE, S, SO, O, NO) con respecto a la horizontal que partía de la base del árbol y no de la altura del suelo, midiendo la hoja más baja encontrada en esa dirección (Figura 6). Se utilizó el promedio de las ocho mediciones de la altura a la primera hoja para calcular la profundidad de la copa.

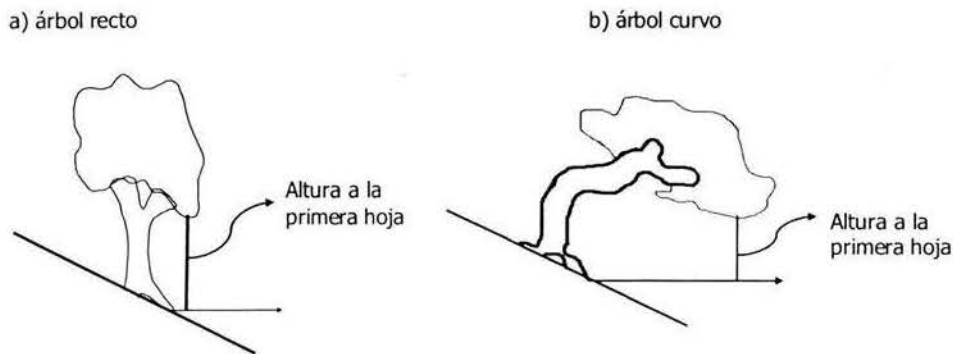


Figura 6. Medición de altura a la primera hoja en árboles rectos y curvos considerando que los sitios muestran algún grado de pendiente.

e) Número de hojas

El número de hojas considerado aquí es una medida arbitraria para estimar la cantidad total de hojas en la copa del árbol, en función de las características de la copa. La variable se estimó a partir de: i) la probabilidad de golpear una hoja haciendo un corte vertical a través de la copa, ii) el área de la copa y iii) la profundidad de la copa (Sterck *et al.* 2001). La probabilidad de golpear una hoja se estimó deslizando un tubo en dirección vertical a través de la copa en ocho direcciones (N, NE, E, SE, S, SO, O, NO), contando el número de veces en que el tubo tocaba una hoja (Sterck *et al.* 2001). El tubo utilizado tenía un diámetro de 33 mm y en la parte superior presentó una pieza en forma de T de 33 mm de ancho por 80 mm de largo (Figura 7).

Considerando que la forma de la copa varía entre especies, la distancia a la se determinó la probabilidad de golpear una hoja varió entre ellas. La distancia del tronco fue de 0.50 m para *Piranhea* y *Guapira*, y de 1 m para *Plumeria* y *Bursera*. En el caso de los individuos mayores a cinco metros de altura, un observador situado en la parte alta de la copa contabilizó el número de toques. El cálculo del número de hojas se realizó con el promedio del número de toques en todas las direcciones para cada individuo multiplicado por el área y la profundidad de la copa.

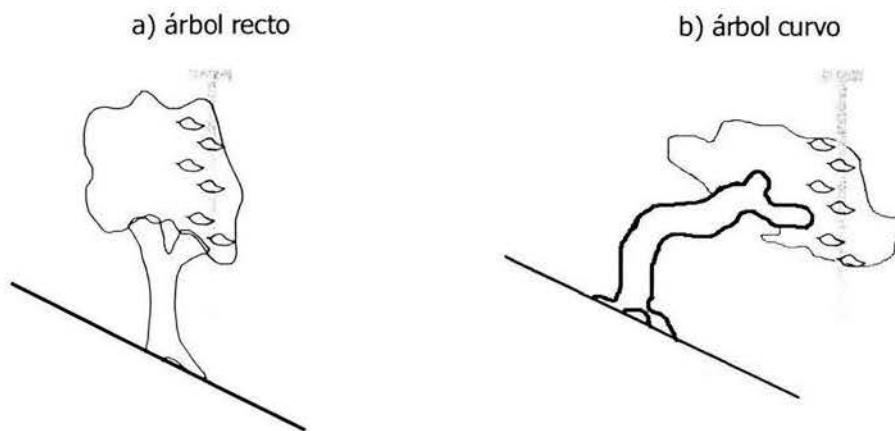


Figura 7. Forma de muestreo del número de hojas en árboles rectos y curvos.

3.6. Análisis estadísticos

Con el fin de seleccionar la prueba estadística más adecuada para analizar los efectos de la exposición de la ladera sobre las variables analizadas, se determinó si las variables presentaban distribución normal con la prueba de Shapiro-Wilk y si las varianzas presentaban homoscedasticidad entre los dos hábitats contrastantes con la prueba de Bartlett. En ambos casos consideramos que el umbral utilizado del valor mínimo de probabilidad para rechazar la hipótesis nula fue de 0.01. Ambos análisis consideran un tamaño de muestra de 32 para cualquiera de las variables. Cuando la distribución normal y la homoscedasticidad de varianzas de una misma variable no se cumplieron para la mayoría o la totalidad de las especies, se transformó esa variable a logaritmo base 10 (SAS Institute Inc. 1995, Sokal y Rohlf 1995).

Algunas de las variables estudiadas pueden variar significativamente con el vigor del individuo, estimado aquí a través de su área basal total. Debido a que los individuos fueron de diferentes tamaños, se exploró para cada una de las variables su posible relación con el área basal, a través de regresiones simples entre el área basal total y la variable en cuestión.

En el caso de las variables que no presentaron relación con el área basal total, el efecto de hábitat se evaluó por medio de un análisis de anova (ANDEVA). Debido a que las réplicas para este análisis no son auténticas, es decir, no es posible separar a un individuo del sitio donde se encuentra, se realizó un ANDEVA anidado, explorando el

efecto del hábitat y el efecto de sitio anidado en el hábitat, considerando valores de p menores a 0.05 para determinar si los efectos eran significativos (SAS Institute Inc. 1995).

En el caso de las variables que presentaron una relación con el área basal total, y de las relaciones entre densidad de la madera y el contenido de agua en tallos, se analizó el efecto del hábitat mediante un análisis de covarianza (ANCOVA; Crawley 1993), considerando tres factores: 1) efecto del área basal sobre la variable de respuesta, 2) el efecto del hábitat sobre la magnitud de la variable (ordenada al origen), y 3) el efecto de la interacción entre el área basal total y el hábitat (pendiente de la relación). Debido a las características del programa estadístico, el análisis de los tres factores anteriores se fue agregando paso por paso. Cuando se encontraba que el efecto del hábitat sobre la magnitud de la variable era significativamente menor que el efecto de la interacción entre el área basal total y el hábitat, este último efecto fue analizado con prioridad en un ANCOVA posterior.

La respuesta integrada de los individuos a los distintos atributos morfo-funcionales por especie se analizó por medio de correlaciones pareadas de Pearson entre los 11 atributos, para los cuales se consideraron los 32 valores por atributo (promedio por individuo). Los valores de r con probabilidad menor a 0.05 fueron considerados como significativos (Sokal y Rohlf 1995).

4. RESULTADOS

Las variables de área foliar, masa foliar específica, contenido de agua en tronco y densidad de madera presentaron distribución normal y homoscedasticidad de varianzas. El resto de las variables sólo presentaron distribución normal y homoscedasticidad después de ser transformadas a logaritmo base 10. Las variables altura total, área y profundidad de copa, y número de hojas presentaron relación significativa con el área basal.

4.1. Variables de estructura y función de la hoja

Ninguna de las especies presentó diferencias en el área foliar entre los dos hábitats (Figura 8, Tabla 4). *Piranhea* presentó un efecto de sitio (réplica dentro del mismo hábitat) en la respuesta de esta variable, una diferencia entre sitios en la ladera SUR.

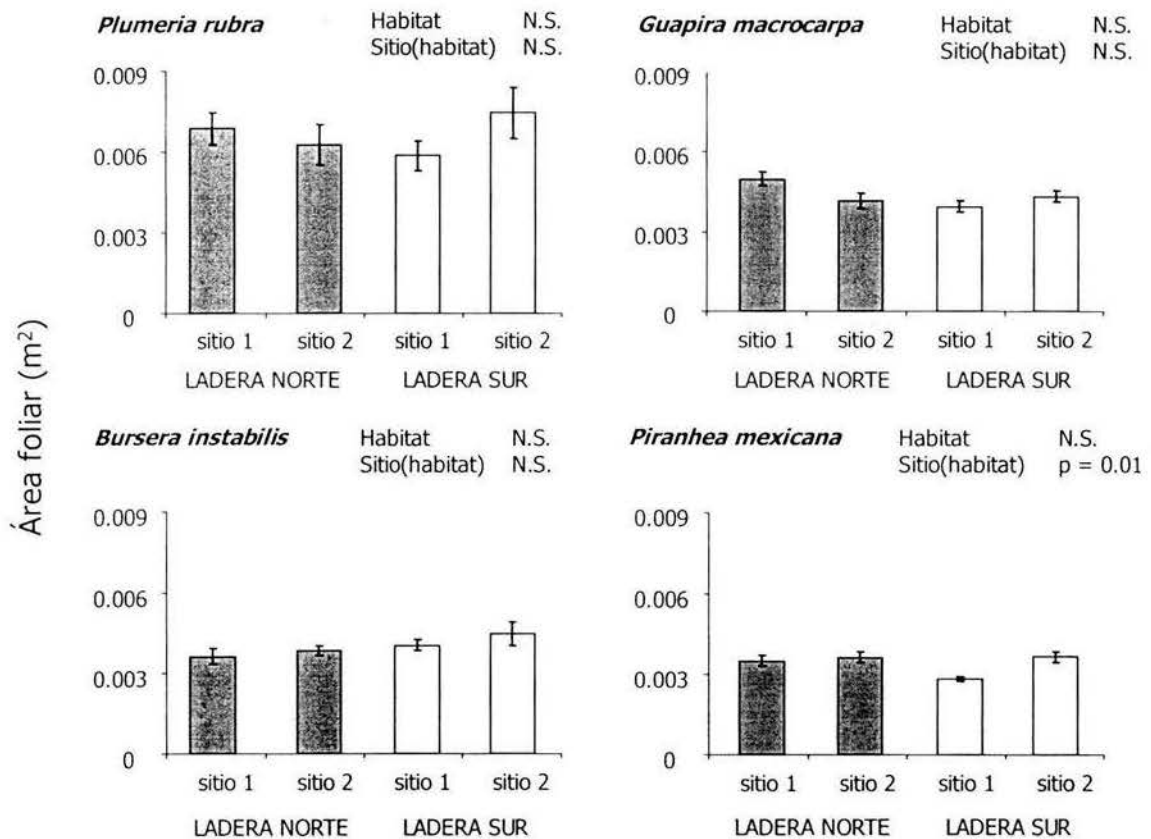


Figura 8. Valores promedio \pm error estándar del área foliar por especie en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua (n=8 individuos/sitio). Se muestran los resultados del ANDEVA (N.S. $p > 0.05$).

Tabla 4. Resultados del ANDEVA para explorar los efectos de hábitat asociados a disponibilidad contrastante de agua en el suelo y los efectos de sitio para varios atributos morfo-funcionales de cuatro especies de árboles del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Se muestran los atributos que no presentaron una relación significativa con el logaritmo del área basal total por especie. Los atributos de área y profundidad de copa y el número de hojas se presentan sólo para *Bursera* y *Guapira* (N.S. $p > 0.05$)

Variable Especie	HÁBITAT				SITIO(HÁBITAT)					
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p	Varianza explicada (%)	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p	Varianza explicada (%)
AREA FOLIAR										
<i>Plumeria rubra</i>	431.48	1	0.01	N.S.		113314.4	2	1.36	N.S.	
<i>Guapira macrocarpa</i>	16125.0	1	3.36	N.S.		31301.6	2	3.26	N.S.	
<i>Bursera instabilis</i>	20405.3	1	2.93	N.S.		9964.4	2	0.71	N.S.	
<i>Piranhea mexicana</i>	8582.7	1	3.27	N.S.		28655.6	2	5.46	0.0099	25.9
MASA FOLIAR ESPECIFICA										
<i>Plumeria rubra</i>	0.075	1	5.17	0.0307	15.3	0.009	2	0.33	N.S.	
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.024	1	4.41	0.0447	13.5	0.001	2	0.13	N.S.	
<i>Bursera instabilis</i>	0.020	1	1.87	N.S.		0.012	2	0.57	N.S.	
<i>Piranhea mexicana</i>	0.000	1	0.02	N.S.		0.035	2	2.88	N.S.	
LOG ÁREA BASAL TOTAL										
<i>Plumeria rubra</i>	0.177	1	2.82	N.S.		1.213	2	9.67	0.0006	38.5
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.043	1	0.79	N.S.		0.031	2	0.29	N.S.	
<i>Bursera instabilis</i>	0.060	1	0.85	N.S.		0.135	2	0.95	N.S.	
<i>Piranhea mexicana</i>	0.435	1	4.03	N.S.		1.794	2	8.31	0.0015	34.1
DENSIDAD DE MADERA ^{SECAS}										
<i>Plumeria rubra</i>	0.005	1	2.36	N.S.		8e-4	2	0.17	N.S.	
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.001	1	0.28	N.S.		0.009	2	1.04	N.S.	
<i>Bursera instabilis</i>	8e-4	1	0.29	N.S.		0.001	2	0.32	N.S.	
<i>Piranhea mexicana</i>	4e-4	1	0.03	N.S.		0.094	2	3.60	0.0406	20.4

Tabla 4. Continuación.

Variable Especie	HÁBITAT				SITIO(HÁBITAT)				
	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p	Suma de cuadrados	Grados de libertad	F	p	Varianza explicada (%)
DENSIDAD DE MADERA ^{LLUVIAS}									
<i>Plumeria rubra</i>	0.015	1	1.88	N.S	0.023	2	1.38	N.S	
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.001	1	0.21	N.S	0.001	2	0.10	N.S	
<i>Bursera instabilis</i>	4e-5	1	0.01	N.S	0.007	2	1.00	N.S	
<i>Piranhea mexicana</i>	0.003	1	0.29	N.S	0.026	2	1.24	N.S	
LOG ÁREA DE COPA									
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.046	1	0.34	N.S	0.059	2	0.22	N.S	
LOG PROFUNDIDAD DE COPA									
<i>Guapira macrocarpa</i>	9.2e-5	1	1e-3	N.S.	0.023	2	0.19	N.S.	
<i>Bursera instabilis</i>	0.104	1	2.76	N.S.	0.189	2	2.51	N.S.	
LOG NÚMERO DE HOJAS									
<i>Guapira macrocarpa</i>	0.046	1	0.15	N.S	0.28	2	0.45	N.S	

Guapira y *Plumeria* presentaron diferencias en su masa foliar específica entre hábitats (Figura 9, Tabla 4). Ambas especies se comportaron de acuerdo con lo planteado en las predicciones para esta variable, para la cual se esperaba una mayor masa foliar específica en la ladera orientada al sur que en la orientada al norte. Si bien las diferencias entre hábitats fueron significativas para ambas especies, la magnitud de esta diferencia fue sólo del 7% en el caso de *Guapira*.

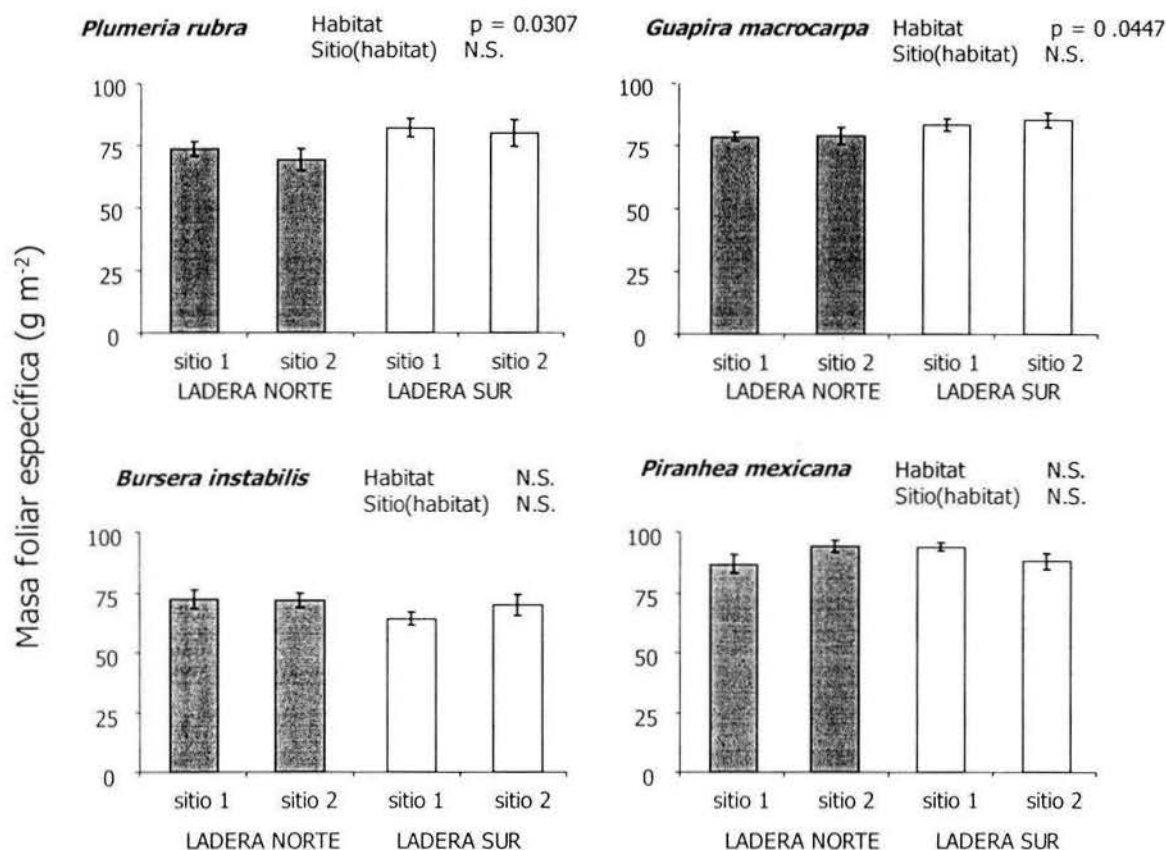


Figura 9. Valores promedio \pm error estándar de la masa foliar específica por especie dentro de cada sitio en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua (n=8 individuos/sitio). Se muestran los resultados del ANDEVA (N.S. $p < 0.05$).

4.2. Variables de distribución y uso de recursos al interior de la planta

Ninguna de las especies presentó diferencias significativas en la densidad de la madera entre los dos hábitats y en ninguna de los dos períodos de muestreo (Figura 10, Figura 11, Tabla 4). Solo *Piranhea* presentó un efecto de sitio durante la época seca, siendo mayor la densidad promedio de uno de los sitios de la ladera norte (Figura 11).

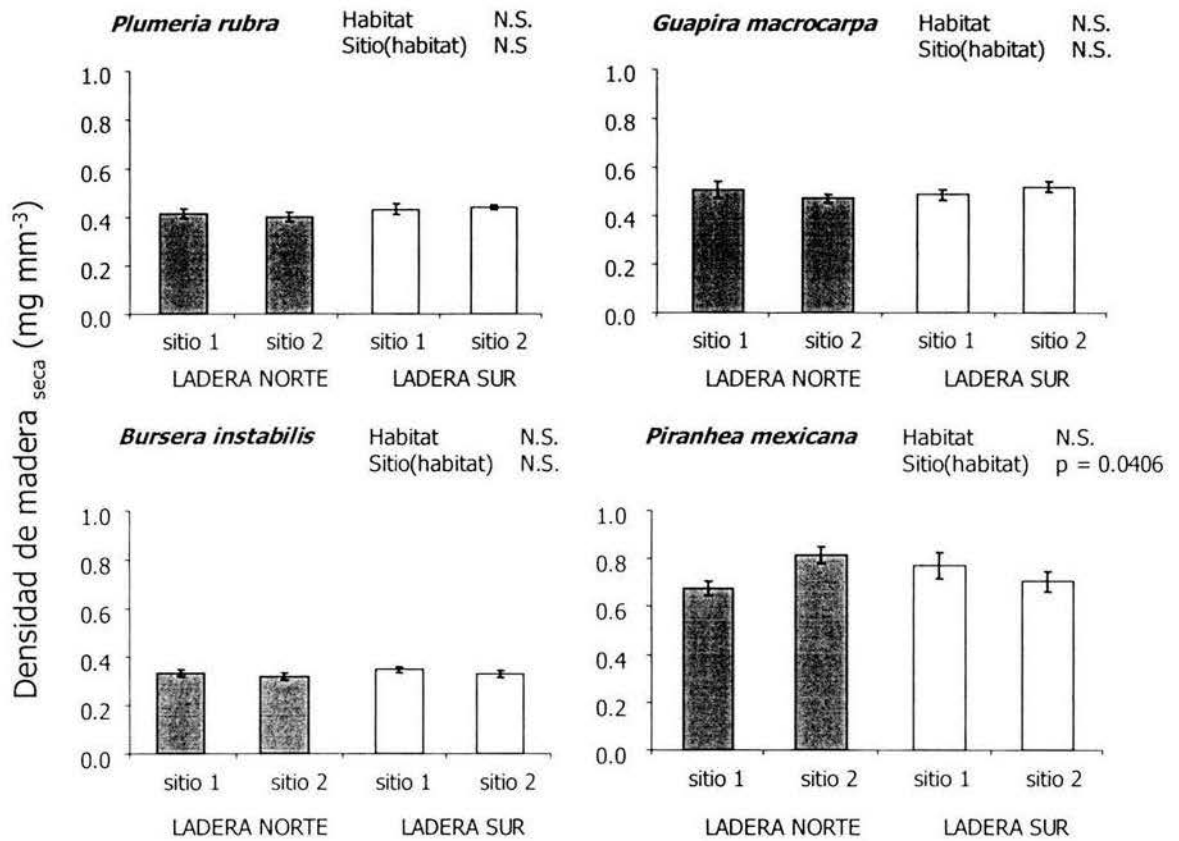


Figura 10. Valores promedio \pm error estándar de la densidad de la madera en la época seca por especie, dentro de cada sitio en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua (n=8 individuos/sitio). Se muestran los resultados del ANDEVA (N.S. $p > 0.05$).

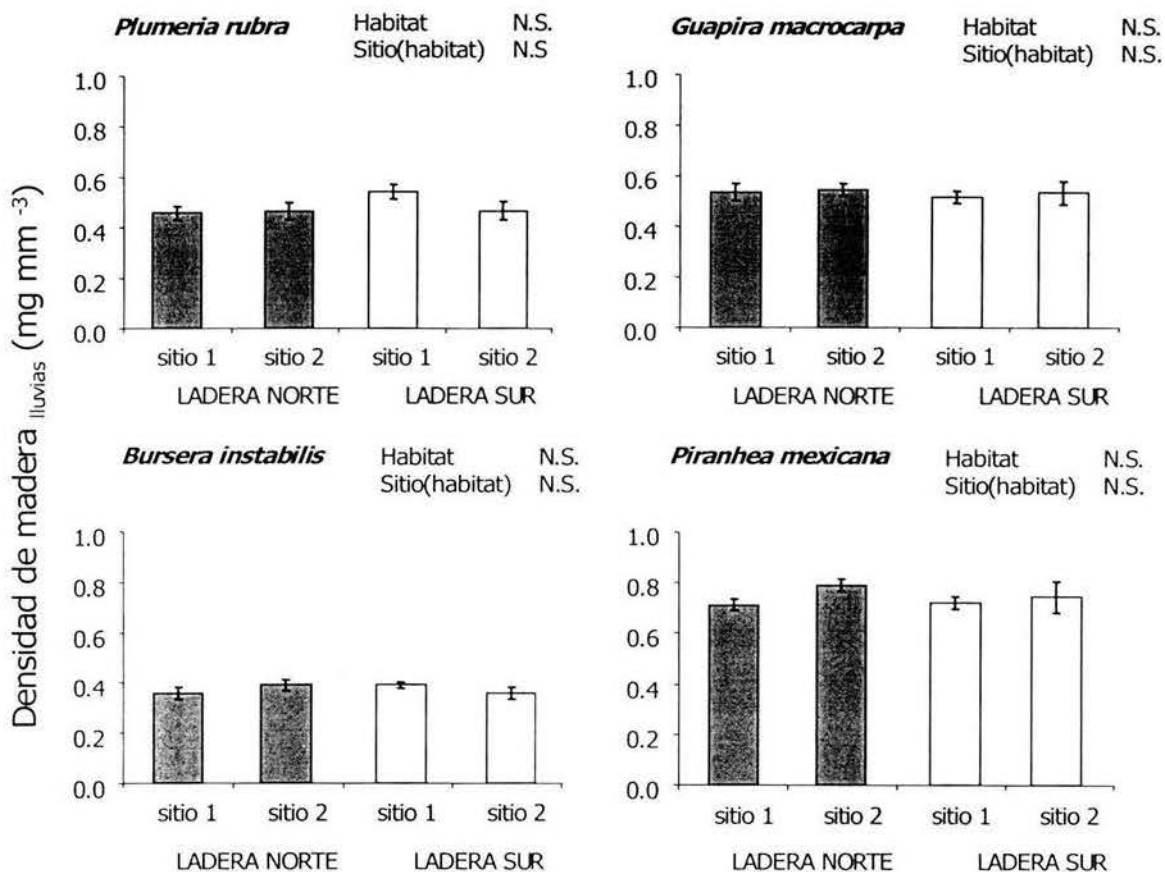


Figura 11. Valores promedio \pm error estándar de la densidad de la madera en la época de lluvias por especie, dentro de cada sitio en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua (n=8 individuos/sitio). Se muestran los resultados del ANDEVA (N.S. $p > 0.05$).

En la época seca se presentó una relación negativa entre la densidad de madera y el contenido de agua almacenada en el tallo en todas las especies (Figura 12, Tabla 5). No se presentó efecto de hábitat sobre la relación (diferencias en las ordenadas al origen), ni efecto de la interacción entre densidad de madera y hábitat (diferencias en las pendientes) para todas las especies.

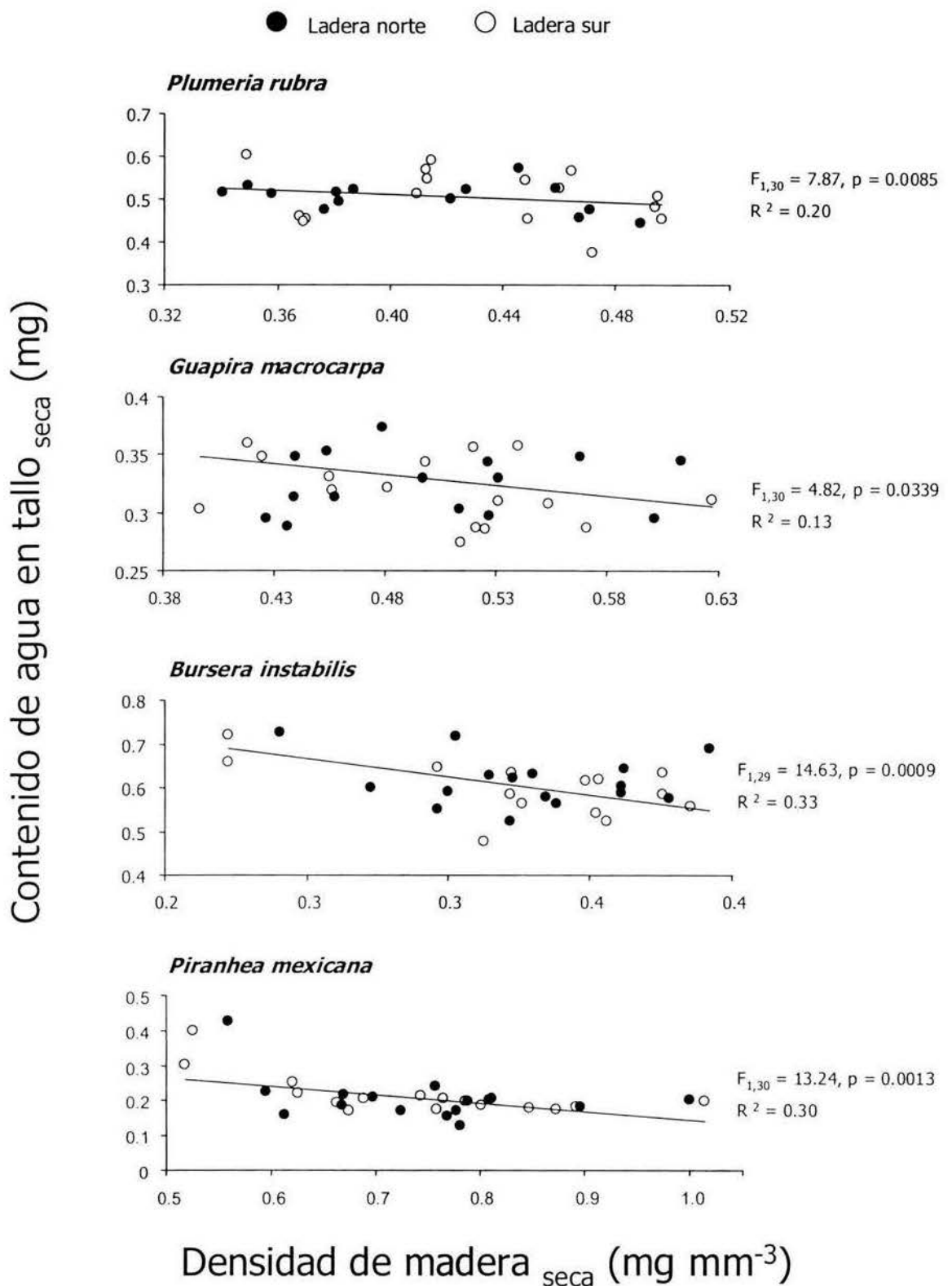


Figura 12. Relación entre la densidad de madera y el contenido de agua en tallo para la época seca para cada especie en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. F indica relación significativa entre las variables. Nótese las escalas diferentes de cada especie.

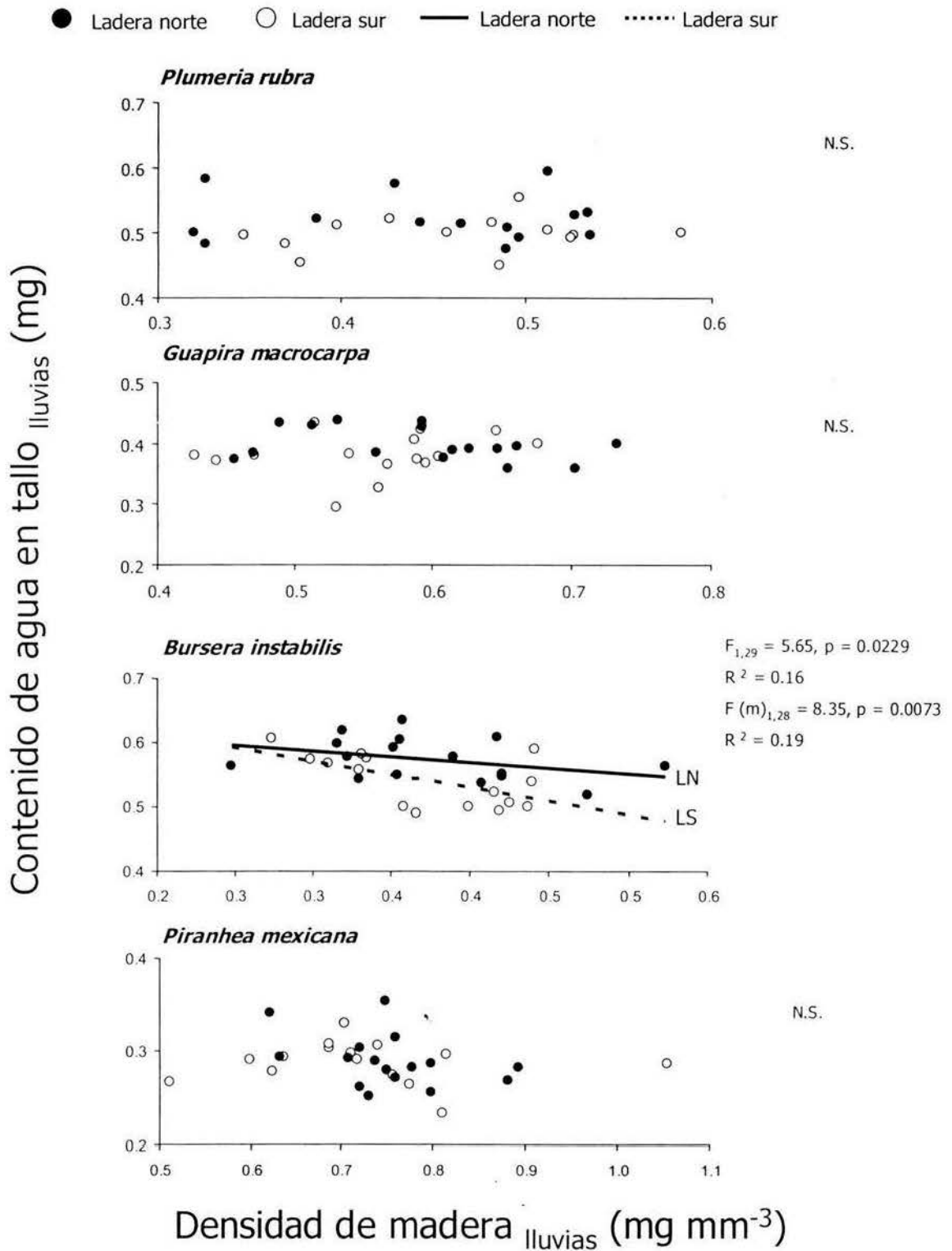


Figura 13. Relación entre la densidad de madera y el contenido de agua en tallo para la época de lluvias en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. F indica relación significativa entre las variables. F(m) indica el efecto significativo de la interacción entre la densidad de la madera lluvias y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones). Las letras LN y LS indican las regresiones de cada ladera (N.S. $p > 0.05$). Nótese las escalas diferentes de cada especie.

En contraste, en la época de lluvias no se presentó relación significativa entre la densidad de la madera y el contenido de agua en los tallos en *Plumeria*, *Guapira* y *Piranhea*. Se encontró una relación negativa entre las variables en *Bursera*, con un efecto significativo de la interacción entre la densidad de la madera_{lluvias} y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones), siendo más pronunciada en la ladera orientada al sur (Figura 13, Tabla 5)

4.3. Variables de desempeño y arquitectura de la copa

Se encontró una relación significativa entre el área basal total y la altura total en todas las especies (Figura 14, Tabla 5). No se observó efecto significativo del hábitat sobre la magnitud de la altura total de los individuos (diferencias en las ordenadas al origen), ni una interacción significativa entre el área basal y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones), en ninguna especie, excepto en *Bursera*. El análisis de la interacción entre el área basal y el hábitat, se analizó con prioridad en el ANCOVA para *Bursera*, en el cual se presentó una relación positiva y significativa entre las variables para las laderas sur, pero la relación no fue significativa en las laderas norte.

En tres especies, a excepción de *Guapira*, se presentó una relación significativa y positiva entre el área basal total y el área de la copa (Figura 15, Tabla 5). No se presentó un efecto significativo de hábitat sobre la magnitud del área de la copa (diferencias en las ordenadas al origen), ni un efecto significativo de la interacción del área basal y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones), excepto para el caso de *Bursera*. La interacción entre el área basal y el hábitat, se analizó con prioridad en el ANCOVA para *Bursera*; en el que se observó que el crecimiento en área de la copa con respecto al del área basal total mostró tasas significativamente más elevadas en las laderas norte que en las laderas sur.

Se observó una relación significativa y positiva entre el área basal total y la profundidad de copa únicamente en *Plumeria* y *Piranhea* (Figura 16, Tabla 5). Para estas dos especies se observó un efecto significativo del hábitat sobre la profundidad de la copa (diferencias en la ordenada al origen), pero en sentido contrario a la predicción debido a que los individuos de la ladera norte presentaron una copa más profunda que los de la

ladera sur. *Guapira* y *Bursera* no presentaron relación entre el área basal total y la profundidad de la copa.

Los individuos de todas las especies, excepto *Guapira*, presentaron una relación positiva entre el área basal total y el número de hojas en la copa (Figura 17, Tabla 5). *Plumeria* y *Bursera* no presentaron un efecto significativo de hábitat sobre la magnitud del área de la copa (diferencias en las ordenadas al origen), ni efecto significativo de la interacción del área basal y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones). *Piranhea* presentó un efecto significativo de hábitat sobre la cantidad de hojas (diferencias en las ordenadas al origen), con una mayor cantidad de hojas en la ladera norte que en la sur, de acuerdo con lo establecido en la predicción.

● Ladera norte ○ Ladera sur — Ladera norte Ladera sur

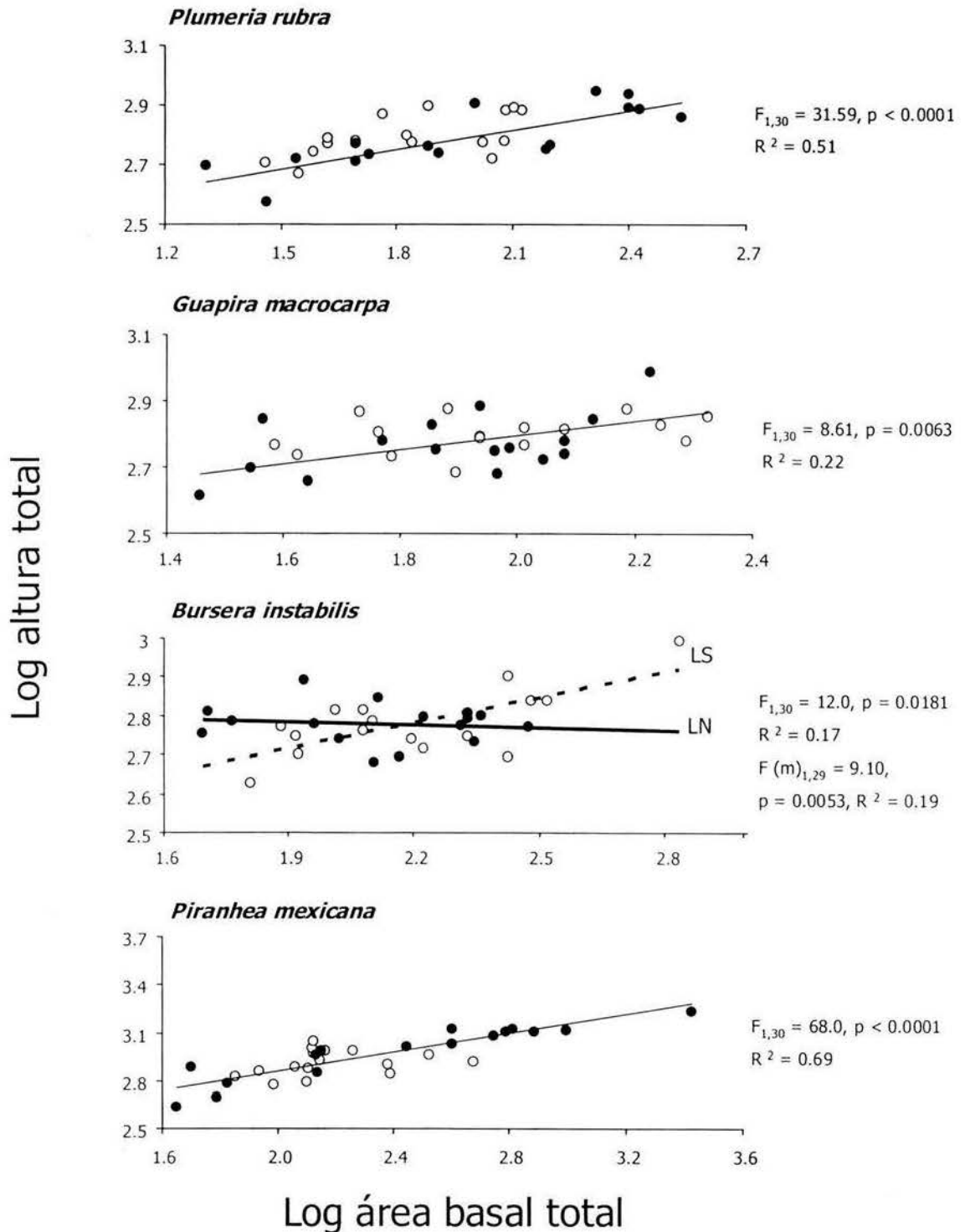


Figura 14. Relación de log área basal total y log altura total para las especies en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. F indica relación significativa entre las variables. F(m) indica el efecto significativo de la interacción entre el área basal y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones). Las letras LN y LS indican las regresiones de cada ladera. Nótese las escalas diferentes de cada especie.

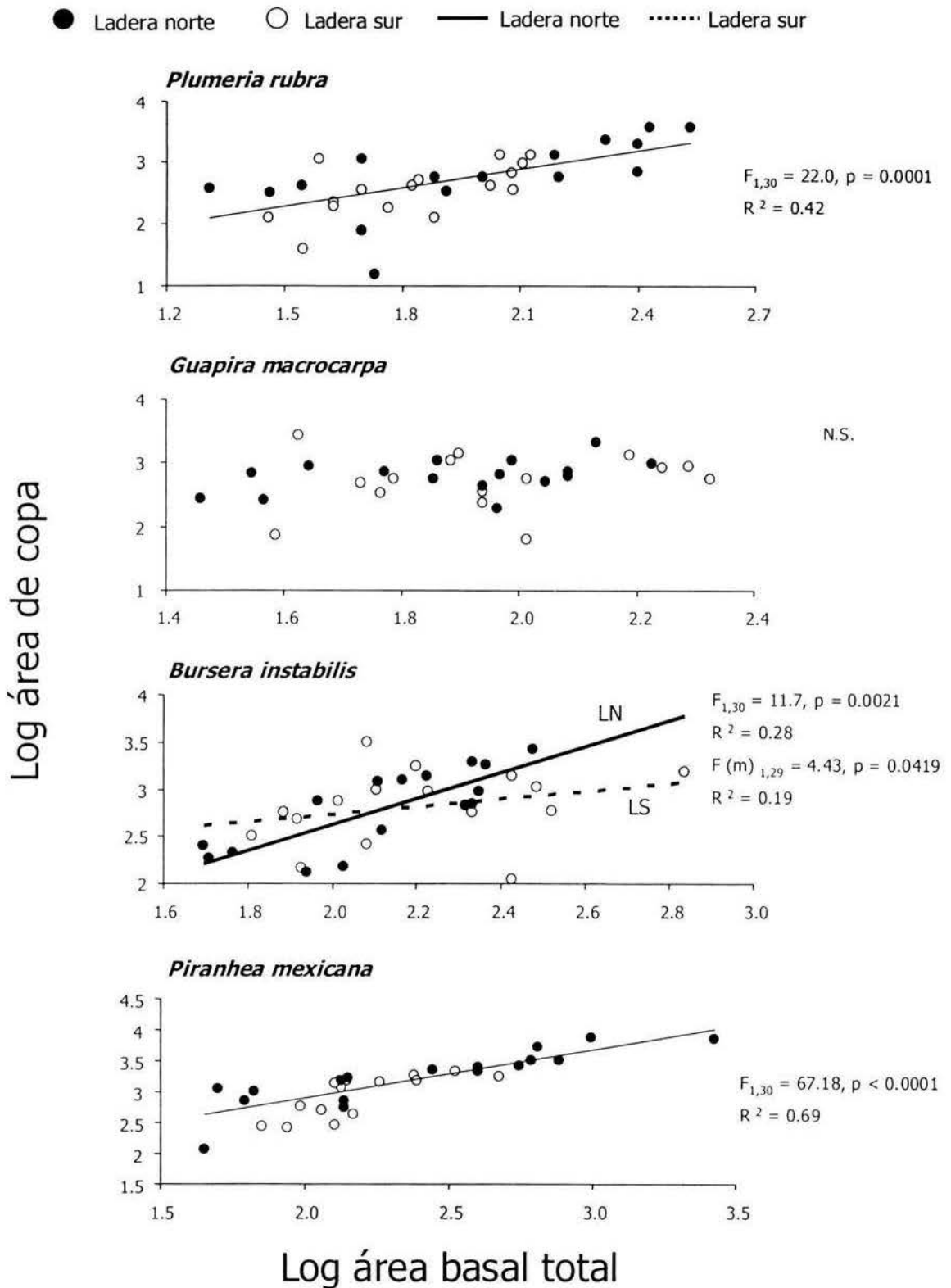


Figura 15. Relación de log área basal total y log área de copa para las especies en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. F indica relación significativa entre las variables. F(m) indica el efecto significativo de la interacción entre el área basal y el hábitat (diferencias en las pendientes de las relaciones). Las letras LN y LS indican las regresiones de cada ladera (N.S. $p > 0.05$). Nótese las escalas diferentes de cada especie.

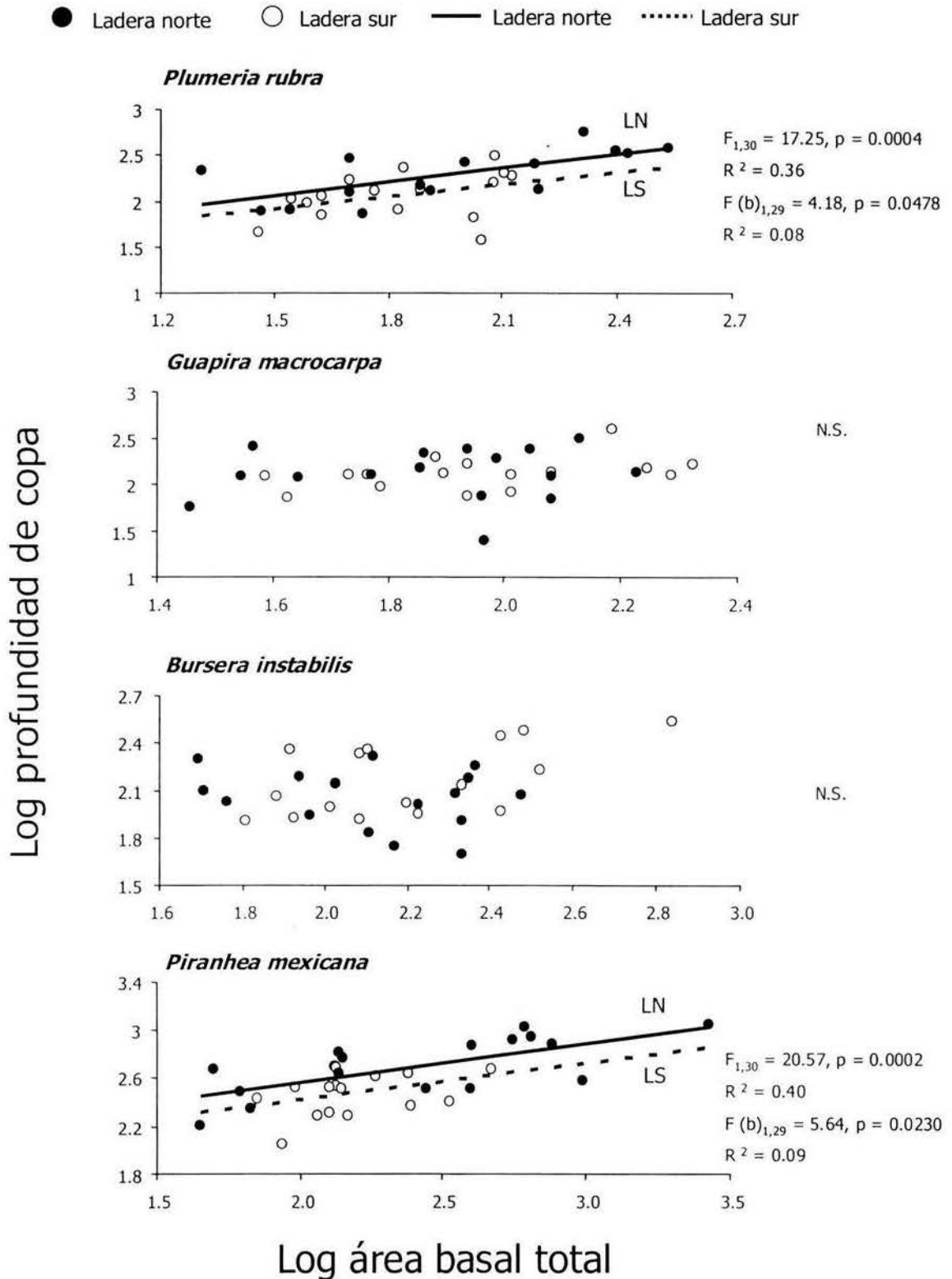


Figura 16. Relación de log área basal total y log profundidad de copa para las especies en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. F indica relación significativa entre las variables. F(b) indica el efecto significativo del hábitat sobre la magnitud de la variable (diferencias en las ordenadas al origen). Las letras LN y LS indican las regresiones de cada ladera (N.S. $p > 0.05$). Nótese las escalas diferentes de cada especie.

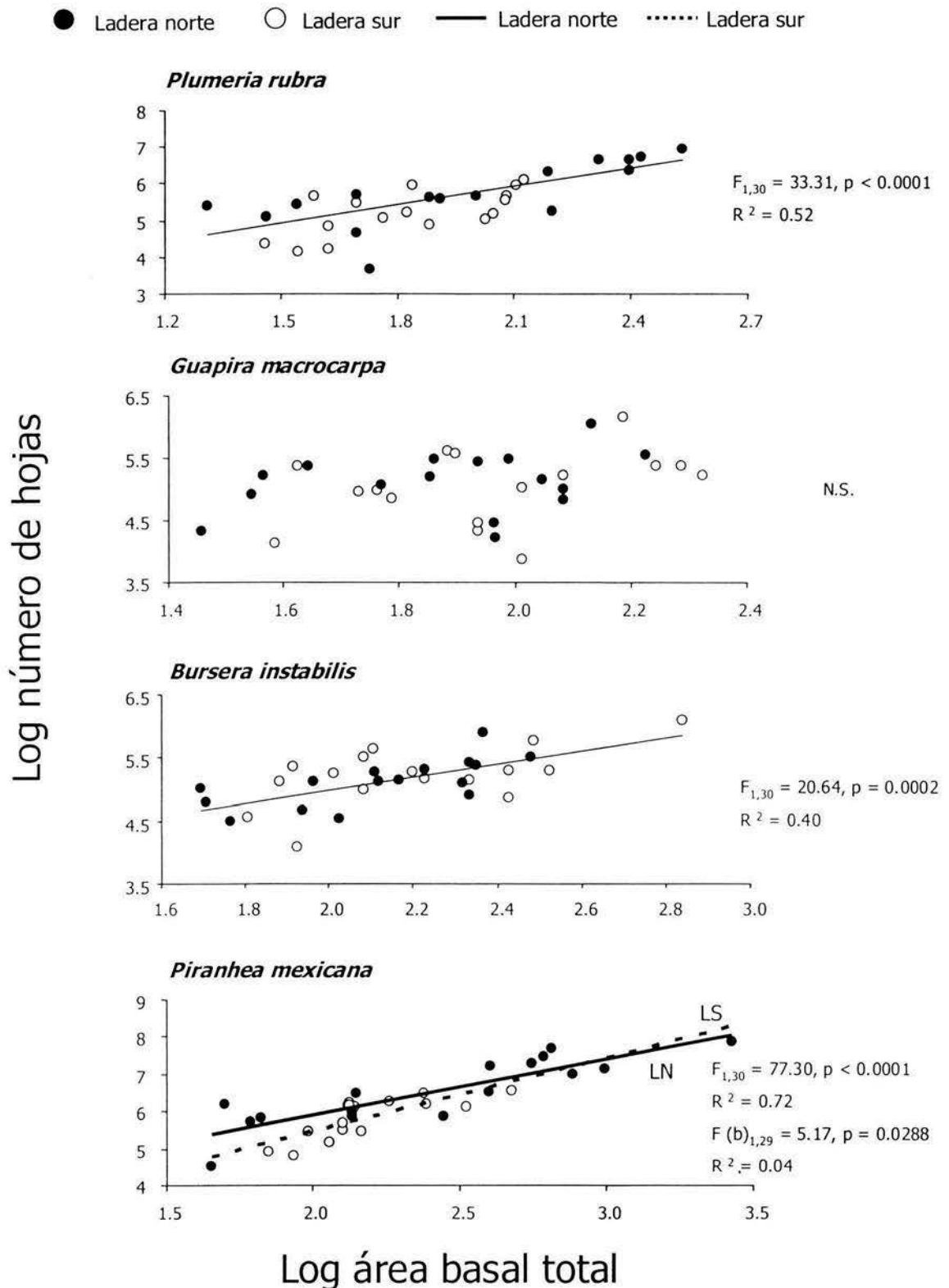


Figura 17. Relación de log área basal total y log número de hojas para las especies en dos hábitats asociados a disponibilidad contrastante de agua. F indica relación significativa entre las variables. F(b) indica el efecto significativo del hábitat sobre la magnitud de la variable (diferencias en las ordenadas al origen). Las letras LN y LS indican las regresiones de cada ladera (N.S. $p > 0.05$). Nótese las escalas diferentes de cada especie.

Tabla 5. Resultados del análisis de ANCOVA para explorar las relaciones entre varios atributos morfo-funcionales de cuatro especies del bosque tropical caducifolio de Chamela. En este análisis se consideraron tres factores: 1) significancia en la relación entre el área basal y la variable de respuesta (LOG AB), 2) el efecto del hábitat sobre la magnitud de la variable (H), y 3) el efecto de la interacción entre el área basal y el hábitat (pendiente de la relación; LOG AB*H). La relación densidad de madera (DM) vs. contenido de agua en tallos (Cont.H₂O) para la época seca y lluvias también se analizaron siguiendo el mismo procedimiento (DM; H; LOG DM*H). LOG AB= log de área basal total; LOG AT= log altura total; LOG NH= log número de hojas; LOG AC= log área de copa; LOG PC= log profundidad de copa (N.S. p >0.05).

Variabes	Especie	Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	F	p	Varianza (%)	Modelos	
DM / Cont.H ₂ O (seca)	<i>Plumeria rubra</i>	DM	0.019	1	7.87	0.0085	20.7	Cont.H ₂ O = -0.2336 DM + 0.6048	
		H	0.000	1	0.14	N.S.			
		LOG DM*H	0.000	1	0.07	N.S.			
	<i>Guapira macrocarpa</i>	DM	0.005	1	4.82	0.0339	13.8	Cont.H ₂ O = -0.1843 DM + 0.4215	
		H	0.001	1	1.20	N.S.			
		LOG DM*H	0.000	1	0.03	N.S.			
	<i>Bursera instabilis</i>	DM	0.055	1	14.63	0.0009	33.5	Cont.H ₂ O = -0.8286 DM + 0.8229	
		H	0.005	1	1.39	N.S.			
		LOG DM*H	0.009	1	2.66	N.S.			
	<i>Piranhea mexicana</i>	DM	0.036	1	13.24	0.0013	30.6	Cont.H ₂ O = -0.2433 DM + 0.3857	
		H	0.001	1	0.23	N.S.			
		LOG DM*H	0.000	1	0.13	N.S.			
DM / Cont.H ₂ O (lluvias)	<i>Bursera instabilis</i>	DM	0.008	1	5.65	0.0229	16.3	Cont.H ₂ O _{norte} = -0.1757 DM + 0.6397	
		H	0.009	1	8.35	0.0073		19.2	Cont.H ₂ O _{sur} = -0.4106 DM + 0.69291
		LOG DM*H	0.002	1	1.38	N.S.			
LOG AB / LOG AT	<i>Plumeria rubra</i>	LOG AB	0.121	1	31.59	<0.0001	51.2	LOG AT = 0.2187 LOG AB + 2.355	
		H	0.000	1	2.77	N.S.			
		LOG AB*H	0.001	1	0.17	N.S.			

Tabla 5. continuación

Variables	Especie	Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	F	p	Varianza (%)	Modelos		
LOG AB / LOG AT	<i>Guapira macrocarpa</i>	LOG AB	0.041	1	6.81	0.0063	22.3	LOG AT = 0.2176 LOG AB + 2.359		
		H	0.002	1	0.51	N.S.				
		LOG AB*H	0.006	1	0.03	N.S.				
	<i>Bursera instabilis</i>	LOG AB	0.027	1	6.12	0.0181	17.0	LOG AT _{sur} = 0.21869 LOG AB + 2.2984		
		H	0.000	1	0.01	N.S.				
		LOG AB*H	0.031	1	9.10	0.0053			19.8	
	<i>Piranhea mexicana</i>	LOG AB	0.396	1	68.0	<0.0001	69.1	LOG AT = 0.2984 LOG AB + 2.258		
		H	0.001	1	0.99	N.S.				
		LOG AB*H	0.021	1	1.06	N.S.				
LOG AB / LOG AC	<i>Plumeria rubra</i>	LOG AB	3.681	1	22.0	0.0001	42.3	LOG AC = 1.014 LOG AB + 0.7598		
		H	0.033	1	0.19	N.S.				
		LOG AB*H	0.015	1	0.08	N.S.				
	<i>Bursera instabilis</i>	LOG AB	1.414	1	11.70	0.0021	28.1	LOG AC _{norte} = 1.366 LOG AB - 0.1006 LOG AC _{sur} = 0.3956 LOG AB + 1.9394		
		H	0.021	1	0.16	N.S.				
		LOG AB*H	0.492	1	4.43	0.0419			9.7	
	<i>Piranhea mexicana</i>	LOG AB	3.779	1	67.18	<0.0001	69.1	LOG AC = 0.7714 LOG AB + 1.362		
		H	0.056	1	0.99	N.S.				
		LOG AB*H	0.060	1	1.06	N.S.				
	LOG AB / LOG PC	<i>Plumeria rubra</i>	LOG AB	0.929	1	17.25	0.0004	36.5	LOG PC _{norte} = 0.5006 LOG AB + 1.303 LOG PC _{sur} = 0.4254 LOG AB + 1.27943	
			H	0.204	1	4.18	0.0473			8.0
			LOG AB*H	0.003	1	0.06	N.S.			

Tabla 5. Continuación

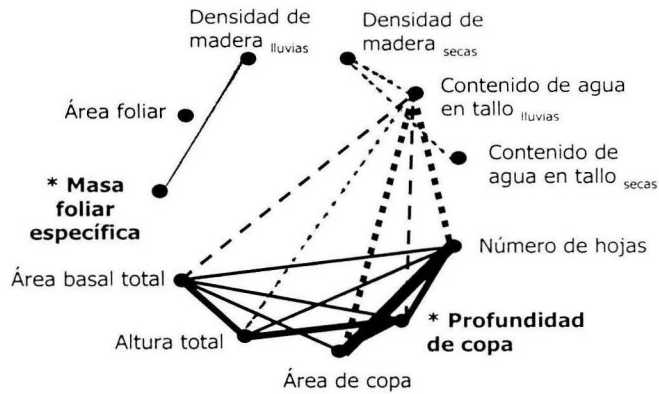
VARIABLES	Especie	Fuente de variación	Suma de cuadrados	gl	F	p	Varianza (%)	Modelos
LOG AB / LOG PC	<i>Piranhea mexicana</i>	LOG AB	0.745	1	20.57	0.0002	40.0	LOG PC _{norte} = 0.325 LOG AB + 1.918
		H	0.177	1	5.64	0.0230	9.6	LOG PC _{sur} = 0.29985 LOG AB + 1.8185
		LOG AB*H	0.000	1	0.01	N.S.		
LOG AB / LOG NH	<i>Plumeria rubra</i>	LOG AB	9.989	1	33.31	<0.0001	52.6	LOG NH = 1.626 LOG AB + 2.004
		H	0.588	1	2.02	N.S.		
		LOG AB*H	0.022	1	0.07	N.S.		
	<i>Bursera instabilis</i>	LOG AB	2.227	1	20.64	0.0002	40.7	LOG NH = 1.036 LOG AB + 2.911
		H	0.003	1	0.03	N.S.		
		LOG AB*H	0.002	1	0.01	N.S.		
<i>Piranhea mexicana</i>	LOG AB	15.04	1	77.3	<0.0001	72.0	LOG NH _{norte} = 1.502 LOG AB + 2.908	
	H	0.883	1	5.17	0.0288	4.2	LOG NH _{sur} = 1.966 LOG AB + 1.53	
	LOG AB*H	0.129	1	0.74	N.S.			

4.4. Integración entre atributos morfo-funcionales

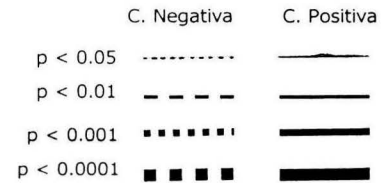
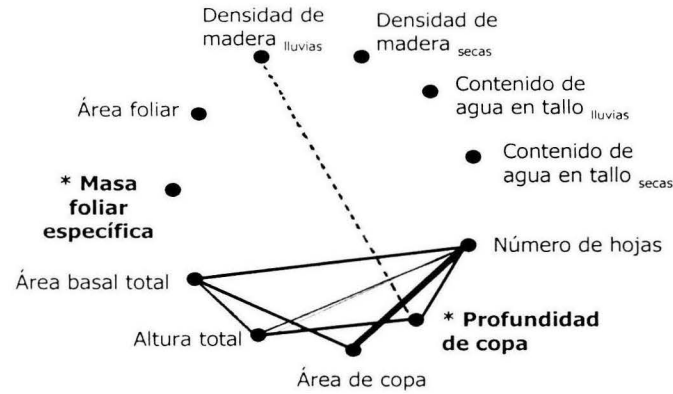
El tipo y la cantidad de correlaciones entre atributos morfo-funcionales difirieron entre tipos de atributos, entre hábitats y entre especies. La mayoría de las correlaciones de mayor grado de significancia fueron entre los atributos de desempeño y arquitectura. Se observaron menos correlaciones entre atributos de uso y distribución de recursos y los de desempeño y arquitectura. Las correlaciones entre los atributos foliares y los otros tipos de atributos fueron mínimas. Los individuos de *Plumeria* y de *Piranhea* mostraron mayor integración entre atributos en las laderas norte que en las laderas sur (Figura 18); en cambio los de *Guapira* y *Bursera* mostraron mayor integración en las laderas sur (Figura 19). *Plumeria* y *Piranhea* mostraron el mayor número de correlaciones entre atributos morfo-funcionales, pero *Piranhea* fue la especie que presentó más correlaciones con un alto grado de significancia. *Bursera* presentó el menor número de correlaciones.

Plumeria rubra

Ladera orientada al norte

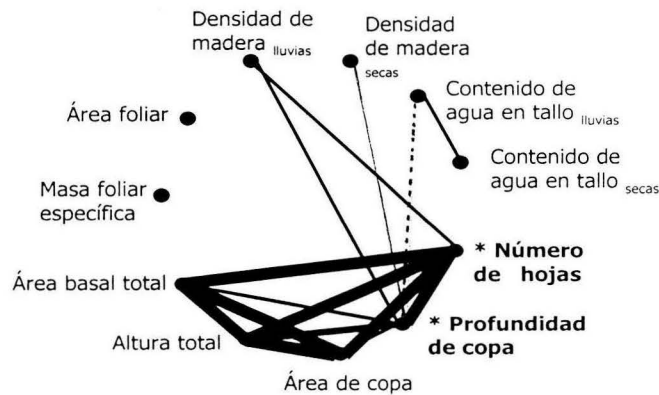


Ladera orientada al sur



Piranhea mexicana

Ladera orientada al norte



Ladera orientada al sur

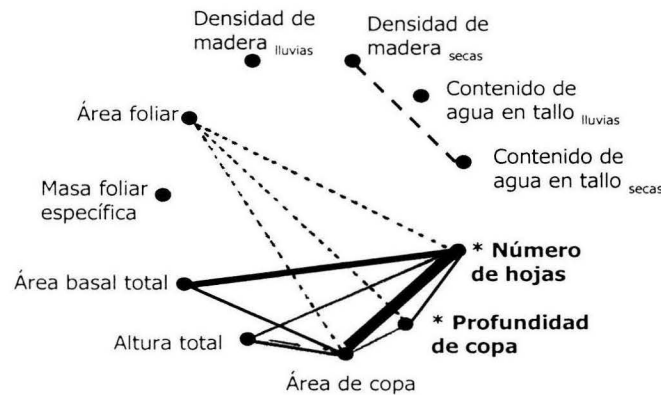
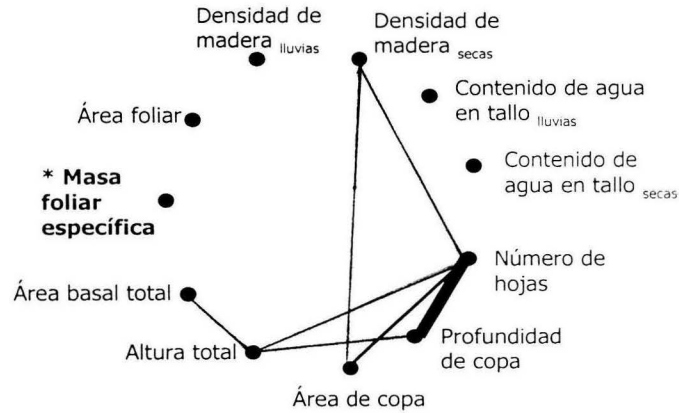


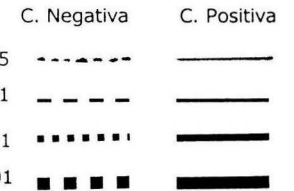
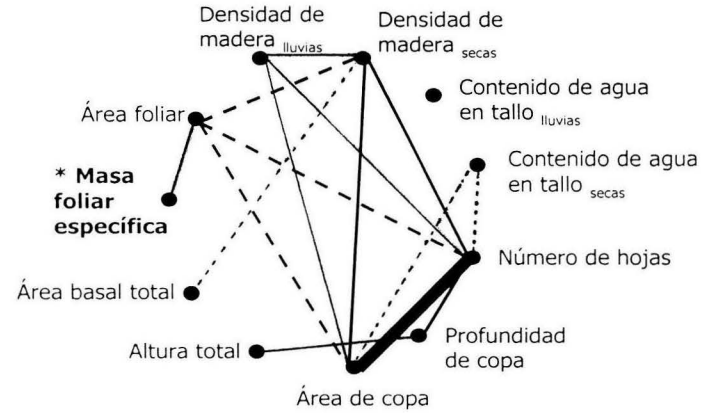
Figura 18. Representación de las correlaciones de Pearson entre pares los atributos morfo-funcionales en *Plumeria* y *Piranhea*. Los atributos en negrita son los que presentaron efecto de hábitat asociado a disponibilidad contrastante de agua (*, p < 0.05).

Guapira macrocarpa

Ladera orientada al norte

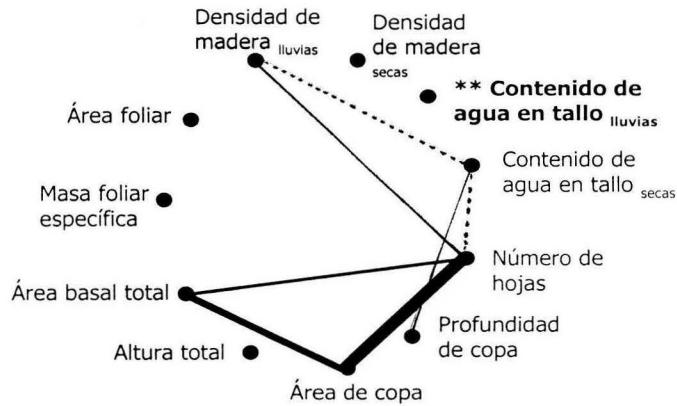


Ladera orientada al sur



Bursera instabilis

Ladera orientada al norte



Ladera orientada al sur

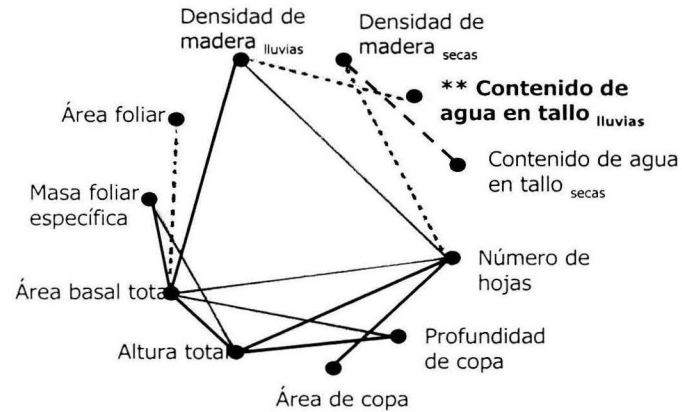


Figura 19. Representación de las correlaciones de Pearson entre pares los atributos morfo-funcionales en *Guapira* y *Bursera*. Los atributos en negrita son los que presentaron efecto de hábitat asociado a contrastante disponibilidad de agua (*, p < 0.05; ** p < 0.01).

5. DISCUSIÓN

5.1. Respuesta por grupo de atributos morfo-funcionales

5.1.1. *Atributos de estructura y función de la hoja*

Las características foliares varían entre ambientes confiriéndole a la planta mayor adaptabilidad y resistencia al estrés hídrico (Ackerly *et al.* 2000), donde cambios en masa foliar específica y en área foliar representa dos estrategias. Se encontraron hojas más gruesas en el hábitat con menor disponibilidad de agua en las especies que presentan hojas simples y área foliares mayores (*Plumeria* y *Guapira*), lo cual probablemente está asociado a hojas con mayor eficiencia en pérdida calórica y por lo tanto una mayor eficiencia en el uso del agua bajo condiciones de alta radiación solar (Westoby *et al.* 2002, Wright *et al.* 2004). En cambio, no se observó variación en el área foliar, confirmando la independencia de los cambios en los dos atributos foliares (Ackerly *et al.* 2002, Gómez 2005). Estudios anteriores comparando laderas con exposiciones contrastantes reportan un patrón de respuesta equivalente para *Plumeria* con una mayor masa foliar específica en los sitios de laderas orientadas al sur (Rentería *et al.* en prensa). Las otras dos especies (*Bursera* y *Piranhea*), por tener hojas pequeñas y compuestas son probablemente más eficientes en la regulación térmica de la hoja y menos susceptibles a la pérdida de agua por evapotranspiración (Niinemets 1998, Givnish 2002b). El ajuste del área foliar y la masa asignada por unidad de área podría ocurrir a otro nivel, como en el caso de *Bursera* que presenta una gran variación en el número de folíolos por hoja (entre uno y siete), para la cual se observaron cambios en la frecuencia relativa del número de folíolos por hoja entre sitios (S. Quijas, datos no publicados). En el bosque seco, (Rentería *et al.* en prensa) observaron aumentos en la masa foliar específica de *Plumeria* y *Guapira* con el progreso de la senescencia de la hoja a través del período seco; especies que mostraron respuesta al hábitat en su masa foliar específica en el presente trabajo, y que son las que pierden primero sus hojas. *Plumeria* y *Guapira* pierden sus hojas a finales de la época de lluvias (octubre; Bullock y Solís-Magallanes 1990, Bullock 2002, Balvanera *et al.* datos no publicados), cuando las diferencias en insolación comienzan a marcarse entre laderas sur y norte (Fig. 1), mientras que las otras dos lo hacen al inicio (noviembre para *Bursera*; Bullock 2002) y

final (mayo para *Pirhanea*; Martijena y Bullock 1994, Bullock 2002) de la época seca. Es probable que diferencias en la masa foliar específica de *Bursera* y *Piranhea* se observen cuando la hoja muestre mayor grado de senescencia, y que el aumento se presente a una tasa distinta entre las dos laderas. La masa foliar específica está estrechamente ligada con la duración de la vida de la hojas (Westoby *et al.* 2002, Wright *et al.* 2004), siendo probable que se presenten diferencias en el tiempo de retención de las hojas en la copa entre hábitats contrastantes para cualquiera de las cuatro especies, pero éstas no han sido documentadas.. Los patrones de respuesta de la masa foliar específica y del área foliar observados en este estudio, pueden cambiar entre años, debido a la gran variabilidad interanual en la precipitación total, y duración de la época de lluvias en este sistema (García-Oliva *et al.* 2002), y las diferencias entre hábitats pueden ser muy distintas en otros años. Por ejemplo, la masa foliar específica promedio de Guapira osciló entre 52 y 81 g m⁻² entre 1999 y 2001 (Rentería en preparación), y entre 85 (datos no publicados) y 81 g m⁻² (este trabajo) para el 2002 y 2003, respectivamente, lo que representa una variabilidad mayor que la observada entre laderas. Finalmente, las especies arbóreas pueden responder a diferencias en estrés hídrico mediante otros mecanismos fisiológicos y morfológicos de corto y mediano plazo, como son la conductancia estomática, el potencial hídrico foliar, la dureza, la densidad y el grosor de las hojas (Lambers *et al.* 1998, Housman *et al.* 2002, Preston y Ackerly 2003).

5.1.2. Atributos de distribución y uso de recursos al interior de la planta

La variación en las características estructurales de la madera se expresan como diferencias en densidad y capacidad de almacenar agua en el tallo en las diferentes especies arbóreas, y permiten a las especies enfrentar de manera diferencial los períodos de estrés hídrico (Reich y Borchert 1984, Borchert 1994a, Holbrook *et al.* 1995). Estos dos atributos son reflejo tanto de la función de almacenamiento como de conducción de agua por los elementos del xilema (Meinzer *et al.* 2001) y están generalmente relacionados entre si (Gates 1991, Wagner *et al.* 1998, Stratton *et al.* 2000); sin embargo, la falta de relación entre ellos puede representar importancias relativas distintas entre la conducción y el almacenamiento. En la época seca, cuando la función de conducción es nula puesto que no hay hojas en la copa, se observó una

estrecha relación entre densidad de madera y contenido de agua en el tallo para todas las especies sin efecto de hábitat sobre la magnitud de las variables y la dirección de la relación. Durante la época de lluvias, cuando los individuos se encuentran probablemente cercanos a su máximo fisiológico y la función de conducción es primordial y está asociada al máximo en área foliar total, no se observó relación entre los dos atributos para la mayoría de las especies; esto probablemente se deba a que durante esta época predominan los procesos de conducción de agua, que son dinámicos en el corto plazo, y está primordialmente dado por aperturas estomáticas en respuesta al balance hídrico, que fluctúan a lo largo del día y en el transcurso de la época de lluvias (Goldstein *et al.* 1998), y no tanto a las características estructurales de la madera. Sin embargo, para el caso de *Bursera*, que sí mostró cambios en pendiente de la relación entre densidad de la madera y contenido de agua en el tallo para la época de lluvias, y que es una especie gran capacidad de ajustar el volumen de sus amplios conductos vasculares en respuesta a la disponibilidad de agua (Barajas-Morales y León 1989), si se presenta una relación entre características estructurales y contenido de agua, probablemente asociado a procesos de conducción. La estrecha relación entre densidad de madera y contenido de agua para la época de secas para todas las especies es probablemente un reflejo de la preponderancia de los procesos de almacenamiento de agua durante esa época, estrechamente asociados a las características estructurales de la madera. La falta de variación en la cantidad de agua almacenada y su relación con la densidad de madera durante la época seca entre hábitats parece indicar que no hay respuesta a nivel de las características estructurales de la madera.

Los diferentes elementos del xilema pueden modificar sus dimensiones a lo largo del desarrollo de la planta como respuesta a cambios en disponibilidad de agua (Searson *et al.* 2004). La falta de variación en la densidad de madera como respuesta a la disponibilidad contrastante de agua sugiere que en este caso los individuos no modifican la cantidad y características de los elementos del xilema a lo largo de su crecimiento. Sin embargo, se observó una variación estacional en la densidad, con aumento de los valores de densidad de la época de lluvias a la época seca, como se ha observado en varias especies de un bosque tropical seco de Venezuela (Sobrado 1993).

Es posible que durante la transición de una época a otra, los elementos vasculares del xilema, que son los conductos principales del transporte del agua y que tienen paredes elásticas, vayan sufriendo una disminución en su diámetro como consecuencia del estrés hídrico. Una menor densidad en la época de lluvias significa que los diámetros de los elementos vasculares son mayores, lo que representa una menor resistencia al flujo de agua o mayor conductividad hidráulica, disyuntivas funcionales que se han observado en especies de un bosque seco (Wagner *et al.* 1998, Stratton *et al.* 2000).

5.1.3. Atributos de desempeño y arquitectura de la copa

Los atributos arquitectónicos y de desempeño representan la historia de crecimiento acumulado del individuo a lo largo de su vida (Tomlinson 1987). Dentro del bosque, los individuos maximizan su crecimiento en altura para un mayor acceso a la luz pero existen límites al crecimiento relacionados con la disponibilidad de agua (Sperry 1995, Ryan y Yoder 1997). A nivel comunitario, se ha observado una altura del dosel mayor en sitios más húmedos en ecosistemas estacionales (Maass *et al.* 2002a, Segura *et al.* 2003). Se ha observado que el incremento en altura con respecto al incremento en área basal tiende a disminuir hasta cesar por completo una vez alcanzados ciertos diámetros, para varias especies arbóreas del bosque tropical caducifolio de Chamela (Bullock 2000); sin embargo, en el presente estudio las relaciones entre altura y área basal siempre fueron lineales, y no se observaron tendencias de asintotizarse. Se observó en cambio una estrecha relación con el área basal, la cual es más significativa en los individuos de sitios más húmedos. En especies como *Plumeria* y *Piranhea* se observaron límites al crecimiento en área basal en los sitios más secos, los cuales se confirman con datos obtenidos en otros sitios de laderas con similar orientación (Balvanera no publicados). Los resultados obtenidos con *Guapira* y *Bursera* en este estudio difieren de los de Bullock (2000) que sí encontró límites al crecimiento en altura, probablemente debido a que el ámbito de valores de área basal analizado por Bullock es mayor. La disponibilidad contrastante de agua no afectó el crecimiento en área de la copa para la mayoría de las especies consideradas, la cual está estrechamente relacionada con el incremento en área basal. Estos resultados concuerdan con lo reportado Bullock (2000). En *Guapira*, la falta de relación entre el área de la copa y el

área basal, contrario a lo observado por Bullock (2000), puede estar relacionado con la mayor frecuencia de pandeo o curvatura de los tallos en condiciones de ladera puesto que se sobreestima la amplitud horizontal (área) de la copa y se subestima su profundidad. En este estudio, se encontró una elevada frecuencia de individuos pandeados, es decir aquellos con algún grado de curvatura de su tallo, alcanzando hasta un 50% de los individuos. Se ha planteado que la densidad de la madera, y por lo tanto la fortaleza mecánica del tallo, determina su probabilidad de ruptura o pandeo (Bullock 2002). De hecho, las especies con menor densidad de madera, *Plumeria* y *Bursera*, presentaron un mayor porcentaje de individuos curvos (75 y 59%, respectivamente), que las especies con maderas más duras, *Guapira* y *Piranhea* (50 y 12.5%, respectivamente).

Para el caso de *Bursera* se observaron relaciones alométricas significativas entre hábitats para altura total y área de la copa, sin embargo la dirección de la respuesta fue opuesta entre las variables. El hecho de que la altura sólo mostrara relación con el área basal en las laderas sur, y que lo contrario sucediera para el área de la copa, está probablemente más relacionado con las características arquitectónicas de la especie y las características estructurales de la vegetación arbórea en los sitios de estudio, que con diferencias en la disponibilidad de agua. La densidad total de individuos arbóreos en la ladera norte fue significativamente menor a la que se presentó en la ladera sur ($t = -3.34$, $p = 0.0029$; Balvanera com. pers.), resultando en mayor espacio disponible para el crecimiento horizontal de la copa en las laderas norte. De hecho, *Bursera* presenta una arquitectura muy distinta de las demás especies, basada en intrincadas ramificaciones laterales, con crecimiento plagiotrópico de sus ramas, es decir que sus meristemas de crecimiento tienden a estar horizontales (Hallé *et al.* 1978). En las laderas sur la única alternativa de crecimiento de la intrincada ramificación es el crecimiento vertical.

La profundidad de la copa suele estar relacionada a mecanismos de autosombreado y los individuos en sitios más sombreados tienden a tener copas más delgadas (Sterck *et al.* 2001). Se había hipotetizado que los individuos con mayor déficit

hídrico presentarían una mayor profundidad de copa, donde el autosombreado contribuye a reducir la pérdida de agua. Sin embargo, el patrón fue opuesto, y las copas más profunda de los individuos de *Plumeria* y *Piranhea* se observaron en los sitios más húmedos, con menor incidencia anual de la radiación, y mayor pérdida lumínica a través del dosel (Martínez-Yrizar com.pers.). El autosombreado es poco probable en *Plumeria* porque presenta pocas hojas, en las yemas apicales de las ramas más externas y que se insertan muy cerca unas de otras; el autosombreado podría entonces darse entre las hojas que se insertan en la misma rama, pero no entre las ramas. Además, esta especie tira sus hojas cuando las diferencias en la demanda evapotranspirativa (insolación) entre las laderas apenas inicia (septiembre-octubre; Bullock 2002). El autosombreado si es probable para *Piranhea*, que tiene un follaje muy denso, homogéneamente distribuido en toda la copa y retiene su hojas hasta el final de la época seca (mayo; Martijena 2002). Sin embargo, el hecho de que el patrón observado sea opuesto a lo planteado por la hipótesis del autosombreado, sugiere que la profundidad de la copa puede estar relacionada con la disponibilidad de agua para el crecimiento y probablemente a la de nutrientes. En estos bosques, la disponibilidad de nutrientes está positivamente asociada a la disponibilidad de agua (Jaramillo y Sanford 1995, Rentería *et al.* en prensa). De hecho, en *Piranhea*, se observó una mayor densidad de hojas en sitios más húmedos, de acuerdo con las predicciones que la relacionaban con disponibilidad de recursos.

La respuesta de los patrones arquitectónicos a la disponibilidad de agua puede ocurrir simultáneamente con cambios en la arquitectura y relaciones alométricas del sistema radicular. En este tipo de bosque tropical el 29% de la biomasa menor a los 5 mm de diámetro se encuentra en los primeros 20 cm de profundidad de suelo (Castellanos *et al.* 1991, Jaramillo *et al.* 2003) y existen evidencias de cambios en tasas de producción y mortalidad de raíces finas entre laderas (Kummerow *et al.* 1990).

5.2. Comparación e integración entre tipos de atributos morfo-funcionales

Los ajustes que hacen las plantas en los procesos de adquisición y uso de recursos en función a cambios ambientales operan a diferentes en escalas temporales

(Givnish 2002a). En este estudio, los atributos morfo-funcionales que operan en períodos más largos, tales como los de desempeño y los arquitectónicos, mostraron variaciones más claras entre hábitats para varias de las especies. Estos atributos reflejan el efecto acumulado de diferencias en disponibilidad estacional de agua y espacial en la historia de crecimiento. Los atributos de mediano plazo, como son los foliares, mostraron un menor grado variación entre hábitat para varias de las especies. La débil respuesta puede deberse a que el año que abarcó este estudio presentó una precipitación total anual ligeramente mayor a la media histórica (913 mm; www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/pp/pp04.html, García-Oliva *et al.* 2002), y es posible el efecto de hábitat sea más claro en años más secos. Los atributos de distribución y uso de recursos (densidad de madera y contenido de agua en el tallo) están asociados a procesos de mediano y de corto plazo, como son respectivamente el almacenamiento y la conducción de agua. La mínima respuesta de estos atributos entre hábitats puede deberse a que se confunden las respuestas de procesos que operan en escalas de tiempo distintas.

Los atributos morfo-funcionales suelen mostrar variación en el grado con que se correlacionan, siendo mayor la correlación entre atributo similares funcionalmente (Schlichting 1986). La notable integración entre los distintos atributos de desempeño y arquitectónicos observada en este estudio refleja su similitud funcional y su operación concertada en el individuo (Niklas 1994, Sterck 1999). La relación entre los atributos de desempeño y arquitectónicos y los de distribución y uso de recursos reflejo la estrecha asociación de procesos relacionados con la fuerza estructural y el soporte, y el almacenamiento y conducción de agua. La falta de relación entre los atributos anteriores y los foliares evidenció su independencia.

Se ha sugerido que existe una mayor integración entre atributos cuando el ambiente se vuelve más estresante (Schlichting 1986). Sin embargo, en este estudio dicho patrón es consistente solamente dos de las cuatro especies, que muestran integración en condiciones de mayor estrés hídrico, mientras que otras dos presentan el patrón opuesto.

5.3. Comparación entre especies

La frecuencia en variación, el tipo de atributos que presentan variación, la integración de los distintos grupos de atributos y una mayor integración de atributos en un hábitat particular, indican que las especies consideradas en este estudio se pueden concentrar en dos grupos, con *Plumeria* y *Piranhea* compartiendo un grupo, mientras que *Guapira* y *Bursera* en el otro. La respuesta diferencial entre los dos grupos de especies observados en este trabajo puede ser parcialmente explicada por la amplitud de la distribución geográfica de las especies. Se planteó que la especie de amplia distribución geográfica presentaría el potencial de responder plásticamente a una extensa gama de cambios ambientales, debido a la tolerancia de sus individuos a lo largo de gradientes de disponibilidad de recursos (DeWitt *et al.* 1998). *Plumeria*, de amplia distribución geográfica, es de las especies que con mayor frecuencia sus atributos respondieron a los efectos de hábitat, reflejando su capacidad de variación que le permite ocupar una mayor cantidad de hábitats con distintas condiciones de disponibilidad de recursos. *Guapira* y *Bursera* comparten distribución geográfica similar, restringida a zonas del occidente de México, y presentan menor respuesta que *Plumeria*. Sin embargo, *Piranhea* que tiene una intensidad e integración de respuesta similar a *Plumeria*, tiene la distribución geográfica más restringida. Además esta es la única especie con respuesta a diferencias entre sitios del mismo hábitat. Se desconoce el papel de la historia de la especie en su patrón de distribución actual, pero esta especie es la única dentro del género *Piranhea* ubicada en el hemisferio norte (Radcliffe-Smith y Ratter 1996). Esta situación sugiere que *Piranhea* puede presentar el potencial para responder plásticamente a una extensa gama de condiciones ambientales, pero las características de su historia de vida, como podría ser su limitada dispersión de las semillas muchos meses antes de que la germinación sea posible y el consumo de depredadores (Martijena 2002), podrían estar restringiendo su capacidad para distribuirse en sitios que difieren en condiciones y/o disponibilidad de recursos.

La respuesta diferencial entre los dos grupos de especies observados en este trabajo no puede ser explicada en base a los grupos funcionales propuestos por Borchert en función de la distribución y uso de recursos al interior de la planta y sus

patrones fenológicos. De acuerdo a Borchert (1994a), *Plumeria* y *Bursera* pertenecen al grupo de especies deciduas con baja densidad de madera, y alto contenido de agua en tallos, mientras que *Guapira* y *Piranhea* pertenecen al grupo de especies deciduas con madera dura que se desecan fuertemente y permanecen en estrés hídrico hasta el final de la época seca. La agrupación anterior no concuerda un patrón fenológico, debido a que cada una de las especies presenta un distinto patrón. *Plumeria* florece de mayo a agosto, *Piranhea* de junio a agosto, *Guapira* solo florece en junio y *Bursera* florece en junio y julio (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Lott 2002).

5.4. Papel de la escala espacial en este estudio

Los atributos morfo-funcionales en especies vegetales, y en particular los atributos foliares, los arquitectónicos y los de densidad de la madera, suelen presentar patrones de variación a lo largo de gradientes climáticos a escalas continentales (Dolph y Dilcher 1980, Barajas-Morales 1987, Housman *et al.* 2002, Archibald y Bond 2003, Thuiller *et al.* 2004). Incluso, algunos de ellos presentan cambios a lo largo de gradientes altitudinales a nivel de paisaje (Velázquez-Rosas 2000, Gómez 2005). Pocos estudios han evaluado los cambios en atributos morfo-funcionales entre hábitats contrastantes en disponibilidad de recursos a escalas locales. Varios de los atributos morfo-funcionales aquí evaluados no mostraron variación en su respuesta a las dos condiciones de disponibilidad de agua estudiadas. En este trabajo se seleccionaron sitios que comparten una misma geología, que presentan pendientes y altitudes similares, pero que se encuentran en sitios con insolación, y por lo tanto demanda evapotranspirativa, contrastantes. El contraste entre los dos hábitats considerados solo fue significativo para una cantidad mínima de atributos; un contraste mayor para este recurso y/o de cualquier otro tipo probablemente permita que se observen diferencias en un mayor número de los atributos estudiados, o en otros no considerados.

La variación en atributos morfo-funcionales en respuesta a distintas condiciones ambientales puede tener un origen genético o deberse a plasticidad fenotípica (Schlichting 1986, Sultan 2000). Es poco probable que el origen de la variación observada en este estudio sea genético debido a que no parecen existir barreras

geográficas importantes que impidan el flujo génico entre los individuos; de hecho, los sitios se encuentran a distancias de 100 hasta 1000 m entre ellos. Tres de las cuatro especies, excepto *Plumeria*, son dioicas, y por ello la polinización requiere de flujo génico entre individuos de distintos sexos. *Plumeria* es hermafrodita, polinizada por un esfíngido (Lott 2002, Parra y Bullock 2002), pero es la especie con mayor frecuencia en el sitio; el flujo génico puede darse entre los múltiples individuos que se encuentran entre los dos sitios. El viento ayuda a la polinización de *Piranhea* y *Bursera* (Martijena 2002), probablemente permitiéndole viajar entre los sitios seleccionados para este estudio. Igualmente, es poco probable que las distancias entre sitios impidan la dispersión de semillas, puesto que *P. rubra* y *P. mexicana* son dispersadas por viento (Martijena 2002); *P. mexicana* es también dispersada por loros (Renton y Salinas 2002). Por todo lo anterior, es probable que las diferencias en los atributos morfo-funcionales observados aquí se deban a plasticidad fenotípica. Estudios experimentales, controlando la variación genética y manipulando las condiciones ambientales, serán necesarios para confirmar esta hipótesis.

6. CONCLUSIONES

La variación de los atributos morfo-funcionales en condiciones de disponibilidad contrastante de agua dentro del bosque tropical caducifolio de Chamela, depende de la identidad de la especie arbórea y del tipo de atributo considerado.

Los atributos de desempeño y arquitectónicos mostraron la mayor frecuencia de variación bajo condiciones de disponibilidad contrastante de agua, y muestran una respuesta concertada entre ellos.

La variación en los atributos estudiados para dos laderas con diferente disponibilidad de agua fue moderada, y es probable que la respuesta fuera más marcada al comparar condiciones más contrastantes.

Es probable que las diferencias en atributos morfo-funcionales observadas aquí se deban principalmente a plasticidad fenotípica, más que a bases genéticas, aunque estudios experimentales son necesarios para demostrar esta situación.

7. REFERENCIAS

- Ackerly, D. D., S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson y M. J. Lechowicz. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience* 50 (11): 979-995.
- Ackerly, D. D., C. A. Knight, S. B. Weiss, K. Barton y K. B. Starmer. 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130 (3): 449-457.
- Alves, L. F. y F. A. M. Santos. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18 (2): 245-260.
- Archibald, S. y W. J. Bond. 2003. Growing tall vs. growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos* 102 (1): 3-14.
- Balvanera, L. P. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of B-diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13 (2): 145-158.
- Barajas-Morales, J. 1987. Wood specific gravity in species from two tropical forests in México. *IAWA Bulletin n.s.* 8 (2): 143-148.
- Barajas-Morales, J. y G. C. León. 1989. *Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Barradas, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in Western Mexico. *Theoretical and Applied Climatology* 44 (1): 57-64.
- Borchert, R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75 (5): 1437-1449.
- Borchert, R. 1994b. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees: Structure and Function* 8 (4): 198-204.
- Borchert, R., S. A. Meyer, R. S. Felger y L. Porter-Bolland. 2004. Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecology and Biogeography* 13 (5): 409-425.
- Brown, J. H., G. C. Stevens y D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597-623.
- Bullock, S. H. 2000. Development patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest. *Biotropica* 32 (1): 42-52.
- Bullock, S. H. 2002. La fenología de las plantas de Chamela. Pag: 491-498. En: F.A. Noguera, J.H. Vega Rivera, A.N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22 (1): 22-35.

- Burgos, L. A. 1999. Dinámica hidrológica del bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Castellanos, J., V. Jaramillo, R. L. Sanford y J. B. Kauffman. 2001. Slash-and-burn effects on fine root biomass and productivity in a tropical dry forest ecosystems in Mexico. *Forest Ecology and Management* 148 (1-3): 41-50.
- Castellanos, J., J. M. Maass y J. Kummerov. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil* 131 (2): 225-228.
- Castro-Díez, P., J. P. Puyravaud, J. H. C. Cornelissen y P. Villar-Salvador. 1998. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 116 (1-2): 57-66.
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas y H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51 (4): 335-380.
- Crawley, M. J. 1993. *Glim for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Cunningham, S. A., B. Summerhayes y M. Westoby. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecology* 69 (4): 569-588.
- DeWitt, T. J., A. Sih y W. D. Sloan. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 13 (4): 77-81.
- Dolph, G. y D. Dilcher. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in Costa Rica. *Biotropica* 12 (2): 91-99.
- Dubley, S. A. 1996a. Differing selection on plant physiological traits in response to environmental water availability: A test of adaptive hypotheses. *Evolution* 50 (1): 92-102.
- Dubley, S. A. 1996b. The response to differing selection on plant physiological traits: evidence for local adaptation. *Evolution* 50 (1): 103-110.
- Durán, E., L. P. Balvanera, E. Lott, G. Segura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. Pag: 443-472. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Enquist, B. J. 2002. Universal scaling in tree and vascular plant allometry: toward a general quantitative theory linking plant form and function from cells to ecosystems. *Tree Physiology* 22 (15-16): 1045-1064.
- Ezcurra, E. 1996. *Joule vers. 2.0*. Centro de Ecología, UNAM. México, D.F.
- Fonseca, C. R., J. M. Overton, B. Collins y M. Westoby. 2000. Shift in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88 (6): 964-977.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Galicia, L., F. García-Oliva y J. López-Blanco. 1995. Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana. *Investigaciones Geográficas Boletín* 3: 53-75.
- Galicia, L., J. López-Blanco, A. E. Zarco-Arista, V. Filips y F. García-Oliva. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36 (1-2): 153-164.

- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. Pag: 3-10. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- García-Oliva, F., J. M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of seasonal tropical region with a strong cyclonic influence in the Pacific Coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* 34 (11): 2491-2498.
- Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet y G. Laurent. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15 (5): 688-695.
- Gates, D. M. 1991. Water relations of forest trees. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 29 (6): 836-842.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. Pag: 243-276. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gianoli, E. 2004. Plasticidad fenotípica adaptativa en plantas. Pag: 13-25. En: C. H. Marino (ed). *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Valparaíso.
- Givnish, T. J. 1995. Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. Pag: 3-49. En: B. L. Gartner (ed). *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press. San Diego, CA.
- Givnish, T. J. 2002a. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. *Evolutionary Ecology* 16 (3): 213-242.
- Givnish, T. J. 2002b. Adaptative significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica* 36 (3): 703-743.
- Goldstein, G., J. L. Andrade, F. C. Meinzer, N. M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson y A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21 (4): 397-406.
- Gómez, S. M. 2005. Variabilidad de las características morfológicas y funcionales de las hojas de especies leñosas distribuidas a lo largo de un gradiente de precipitación en Sonora Central, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Grubb, P. J. 2002. Leaf form and function -towards a radical new approach. *New Phytologist* 155 (3): 317-320.
- Gutschick, V. P. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist* 143 (1): 3-18.
- Hallé, F., R. A. A. Oldeman y P. B. Tomlinson. 1978. *Tropical trees and forests: an architectural analysis*. Springer-Verlag. Berlin.
- Holbrook, N. M. 1995. Stem water storage. Pag: 151-174. En: B. L. Gartner (ed). *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press. San Diego, CA.
- Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck y H. A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pag: 243-276. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Housman, D. C., M. V. Price y R. A. Redak. 2002. Architecture of coastal and desert *Encelia farinosa* (Asteraceae): consequences of plastic and heritable variation in leaf characters. *American Journal of Botany* 89 (8): 1303-1310.

- Islas, L. M. A. 2004. Composición de la comunidad de árboles en diferentes estadios del ciclo de vida de dos tipos de vegetación contiguas en la selva de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Jaramillo, V., J. B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings y L. J. Ellingson. 2003. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems* 6 (7): 609-629.
- Jaramillo, V. y R. L. Sanford. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forest. Pag: 346-361. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Joshi, J., B. Schmid, M. C. Caldeira, P. G. Dimitrakopoulos, J. Good, R. Harris, A. Hector, H.-D. K., A. Jumpponen, A. Minns, C. P. H. Mulder, J. S. Pereira, A. Prinz, M. Scherer-Lorenzen, A. S. D. Siamantziouras, A. C. Terry, A. Y. Troumbis y J. H. Lawton. 2001. Local adaptation enhances performance of common plant species. *Ecology Letters* 4 (6): 536-544.
- King, D. A. 1996. The allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12 (1): 25-44.
- Kohyama, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1 (4): 399-404.
- Kohyama, T. y M. Hotta. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4 (4): 515-521.
- Kummerow, J., J. Castellanos, M. Maass y A. Larigauderie. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90 (1): 73-80.
- Lambers, H., F. S. Chapin III y T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag. New York.
- Lott, E. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. Pag: 99-136. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Alderete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva y J. Sarukhán. 1994. The Chamela watershed project. Centro de Ecología, UNAM, México, D.F.
- Maass, J. M., J. M. Vose, W. T. Swank y A. Martínez-Yrizar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 74 (1-3): 171-180.
- Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, P.-J. A. y J. Sarukhán. 2002a. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Pag: 525-542. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Maass, J. M., A. Martínez-Yrizar, C. Patiño y J. Sarukhán. 2002b. Distribution an annual net accumulation of above-ground dead phytomass and its influence on throughfall quality in a Mexican tropical deciduous forest ecosystems. *Journal of Tropical Ecology* (18): 821-834.
- Martijena, N. E. 2002. *Piranhea mexicana* (Standl.) Radcl.-Sm. (Euphorbiaceae). Guayabillo borcelano, palo prieto. Pag: 163-166. En: F. A. Noguera, J. H. Vega

- Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Martijena, N. E. y S. H. Bullock 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in México. *Journal of Biogeography* 21 (1): 63-74.
- Meinzer, F. C., J. M. Clearwater y G. Goldstein. 2001. Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies. *Environmental and Experimental Botany* 45 (3): 239-262.
- Niinemets, Ü. 1998. Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology* 134 (1): 1-11.
- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82 (2): 453-469.
- Niklas, K. J. 1994. *Plant allometry*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Novoplansky, A. 2002. Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. *Evolutionary Ecology* 16 (3): 177-188.
- Osada, N., H. Takeda, A. Furukawa y M. Awang. 2002. Changes in shoot allometry with increasing tree height in a tropical canopy species, *Elateriospermum tapos*. *Tree Physiology* 22 (9): 625-632.
- Parra, V. T. y S. H. Bullock. 2002. La polinización en la selva tropical de Chamela. Pag: 499-515. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Poorter, L., F. Bongers, F. J. Sterck y H. Woll. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adults stature and shade tolerance. *Ecology* 84 (3): 602-608.
- Preston, K. A. y D. D. Ackerly. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany* 90 (10): 1502-1512.
- Radcliffe-Smith, A. y J. A. Ratter. 1996. A new *Piranhea* from Barzil, and the subsumption of the genus *Celaenodendron* (Euphorbiaceae - Oldfieldioideae). *Kew Bulletin* 51 (3): 543-548.
- Reich, P. B. y R. Borchert. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowland of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72 (1): 61-74.
- Rentería, L. en preparación. Grupos funcionales de plantas con interés biogeoquímico en un ecosistema tropical estacional: evaluación de los patrones de reabsorción de nitrógeno y fósforo. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Rentería, L. Y., V. J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar y A. Pérez-Jiménez. en prensa. Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees: structure and function*.
- Renton, K. y M. A. Salinas. 2002. *Amazona finschi* (Sclater 1864) Loro corona lila. Pag: 341-342. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F.
- Reyes, M. J. y M. D. Martínez. 2001. La plasticidad de las plantas. *Elementos* 41 (8): 39-43.

- Ryan, M. G. y B. J. Yoder. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience* 47 (4): 235-242.
- Santamaría, L., J. Figuerola, J. J. Pilon, M. Mjelde, A. J. Green, T. de Boer, R. A. King y R. J. Gornall. 2003. Plant performance across latitude: the role of plasticity and local adaptation in an aquatic plant. *Ecology* 89 (9): 2454-2461.
- SAS Institute Inc. 1995. JMP. Campus Drive., Cary NC.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Schulze, D. E., H. A. Mooney, S. H. Bullock y A. Mendoza. 1988. Water contents of wood of tropical deciduous forest species during the dry season. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48: 113-118.
- Searson, J. M., S. D. Thomas, D. K. Montagu y P. J. Conroy. 2004. Wood density and anatomy of water-limited eucalypts. *Tree Physiology* 24 (11): 1295-1302.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez-Jiménez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169 (2): 259-271.
- Sobrado, M. A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* 96 (1): 19-23.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W.H. Freeman and Company. New York.
- Sperry, J. S. 1995. Limitations on stem water transport and their consequences. Pag: 105-124. En: B. L. Gartner (ed). *Plant stems: physiology and functional morphology*. Academic Press. San Diego, CA.
- Sterck, F. J. 1999. Crown development in tropical rain forest trees in gaps and understory. *Plant Ecology* 143 (1): 89-98.
- Sterck, F. J. y F. Bongers. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85 (1): 266-272.
- Sterck, F. J. y F. Bongers. 2001. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. *Journal of Ecology* 89 (1): 1-13.
- Sterck, F. J., F. Bongers y D. M. Newbery. 2001. Tree architecture in a Bornean lowland rain forest: intraspecific and interspecific patterns. *Plant Ecology* 153 (1-2): 279-292.
- Stratton, L., G. Goldstein y F. C. Meinzer. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* 23 (1): 99-106.
- Sultan, S. E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science* 5 (12): 537-542.
- Thuiller, W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne y T. Rebelo. 2004. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa. *Ecology* 85 (6): 1688-1699.
- Tomlinson, P. B. 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 1-21.
- Tyree, M. T. 2003. Plant hydraulics: the ascent of water. *Nature* 423 (6943): 923.
- Velázquez- Rosas, N. 2000. Estudio de los patrones arquitectónicos de especies arbóreas de bosque húmedo de montaña a través de un gradiente altitudinal. Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Wagner, K. R., F. W. Ewers. y S. D. Davis. 1998. Tradeoffs between hydraulic efficiency and mechanical strength in the stems of four co-occurring species of chaparral shrubs. *Oecologia* 117 (1): 53-62.
- Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Vesk y I. J. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavander-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M.-L. Navas, U. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas y R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428 (6985): 821-827.
- Zarco, A. A. E. 1994. Influencia del patrón de lluvias en la humedad del suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.