



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

Morfología de plántulas en la selva seca
de Chamela: divergencias entre pares
congenéricos especialistas a hábitats
húmedos vs. secos

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

(BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

FERNANDO PINEDA GARCÍA

DIRECTOR(A) DE TESIS: DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ

MORELIA, MICHOACÁN.

MAYO, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT por haberme otorgado una beca completa (Registro de Becario 189342) y a la DGEP por haberme otorgado un complemento de beca durante los dos años de la maestría.

Al CONACYT y al PAPIIT por haber financiado este proyecto en su totalidad (números de proyecto CO1-47702 e IN228905, respectivamente).

Al Dr. Horacio Paz Hernández por todo el apoyo otorgado durante este tiempo y por la dedicación de tiempo completo al desarrollo del proyecto; por incentivar la exploración de nuevas ideas y por la paciencia mostrada durante estos dos años. A la Dra. Clara Tinoco Ojanguren por su disposición, interés y sus acertados comentarios sobre el proyecto y por haber contribuido a la agilización de todos los trámites, a pesar de la distancia. Al Dr. Carlos Martorell Delgado por los acertados comentarios sobre el diseño experimental, los métodos estadísticos y la ortografía que contribuyeron a la mejoría del proyecto.

AGRADECIMIENTOS

A los Drs. Julieta Benítez y Erick de la Barrera por la disposición que mostraron al revisar el manuscrito y por sus brillantes y acertados comentarios que contribuyeron a la mejoría del documento final.

Al Dr. Santiago Arizaga por el apoyo logístico en el área de invernadero y por las clases sobre el uso adecuado del equipo de mediciones fisiológicas. Al M. en C. Juan Martínez Cruz por el apoyo logístico en el área de invernadero, al M. en C. Jorge Rodríguez por su disposición y apoyo con las estaciones meteorológicas, a la M. en C. Nidia Pérez por el apoyo con el material de laboratorio y a la M. en C. Maribel Nava por el apoyo en la determinación del potencial hídrico de los suelos A los Drs. Miguel Martínez y Guillermo Ibarra por las facilidades prestadas durante el primer año del proyecto. Al Dr. Mauricio Quesada por las semillas facilitadas del género *Ceiba*.

A mi papá Garibaldi Pineda y mi mamá Rosa Maria García por todo el apoyo y cariño que siempre me han dado, por la motivación para seguir adelante y por haberme dado todas las herramientas necesarias para desarrollarme en la vida profesional. A mis hermanos Toño, Gari y Rosi por estar siempre ahí cuando más los necesito y que gracias a ellos este proyecto pudo salir adelante. A mis abuelos por todo el apoyo y cariño mostrado. A toda mi familia que siempre han estado ahí apoyándome y he contado con ustedes en todo momento y bajo cualquier circunstancia, gracias por todas las muestras de cariño!!!

A Michelle que siempre me has apoyado y me has enseñado a ser paciente, sin tu ayuda este proyecto no se hubiera logrado y por todo el cariño que siempre me has dado.

A todos y cada uno de mis amigos que siempre me han apoyado y que muchos de ellos se involucraron directamente en el proyecto. A mis grandes amigos Carlos, al Pikos, el Memo, Paloma, el Fabián y el buen Maras que siempre han estado ahí, al pie del cañón. A mis amigos del laboratorio, con especial cariño a ArrrrleTTTT (gracias por escucharme y ponerme atención), a Ma Elena, el Robertito, el Ricardo, el buen Edgar y a Edith (gracias por tu ayuda). Gracias a las muuuchachiiiiitassss por todos esos momentos tan agradables; Susana (muchas gracias por todo el apoyo), a Walyy, a Xime, a Ale González (la Maestra) y a Ale Corzo, y recuerden Morelia no es como lo pintan. Gracias RrroooooobertTTTTooo por tu ayuda y tu amistad, eres un gran amigo. A Nachito, al Edgar, a Giovanni, al Juan Pablote, al Mikee, Lupita, Eva María y Nieves.

INDICE

RESUMEN	1
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	4
INTRODUCCIÓN	5
<i>La riqueza de especies y la heterogeneidad en la disponibilidad de agua</i>	5
<i>Adaptaciones de las plántulas a ambientes con alta y baja disponibilidad de agua en el suelo</i>	7
<i>Disyuntivas entre atributos de las especies</i>	11
OBJETIVOS	13
<i>Objetivos generales</i>	13
<i>Objetivos particulares</i>	13
HIPÓTESIS	13
METODOLOGÍA	16
<i>Sistema de estudio</i>	16
<i>Diseño experimental (ambiente común)</i>	17
<i>Atributos morfo-funcionales</i>	20
<i>Análisis estadísticos</i>	24
RESULTADOS	26
<i>Divergencias morfológicas entre hábitats – Análisis género por género</i>	26
<i>Respuestas intraespecíficas al nivel de riego - Análisis género por género</i>	32
<i>Interacción entre Tratamiento de Riego y Hábitat Hídrico</i>	37

<i>Patrones generales de divergencias entre Hábitat Hídrico</i>	45
<i>Patrones generales de respuesta al Tratamiento de Riego</i>	45
DISCUSIÓN	47
<i>Divergencias morfológicas entre hábitats</i>	47
<u>Longitud radicular total en relación al área foliar</u>	47
<u>Asignación de biomasa a raíz vs. parte aérea</u>	48
<u>Longitud radicular específica</u>	49
<u>Profundidad máxima de la raíz en relación al área foliar</u>	52
<u>Tasa de elongación vertical de la raíz</u>	52
<u>Fracción de área foliar por peso total</u>	53
<u>Área foliar específica</u>	54
<u>Densidad y capacidad de almacenamiento de agua del tallo</u>	56
<i>Respuestas intraespecíficas al nivel de riego</i>	57
<i>Respuesta plástica al riego: variación entre especialistas de hábitats secos y húmedos</i>	61
CONCLUSIONES	64
LITERATURA CITADA	67
ANEXO	76

RESUMEN

En la selva seca de Chamela, Jalisco, se ha detectado una distribución diferencial de las especies en el paisaje. Ésta es atribuida principalmente a gradientes de disponibilidad de agua en el suelo. En el presente estudio se exploraron los patrones de divergencia en atributos morfológicos de raíz, hoja y tallo de plántulas entre seis pares de especies congénicas especializadas a ambientes contrastantes en disponibilidad de agua del suelo en la selva seca; especies de hábitats secos *vs.* especies de hábitats húmedos. Asimismo se exploró la respuesta morfológica de las especies a ambientes hídricos experimentales contrastantes. Las plántulas de cada especie se crecieron bajo dos tratamientos de riego (riego bajo y riego alto), por un periodo de 90 días. Transcurrida la etapa de crecimiento, las plántulas de cada tratamiento fueron cosechadas y se procedió a obtener los siguientes atributos morfofuncionales: cociente de biomasa de raíz entre biomasa parte aérea, longitud radicular específica, cociente de longitud total radicular entre superficie foliar, tasa de elongación vertical de la raíz, cociente de profundidad máxima de raíz por superficie foliar, área foliar específica, cociente de área foliar entre biomasa total, densidad del tallo y capacidad de almacenamiento de agua en el tallo. Se encontró que las especies de hábitat seco invierten una mayor biomasa en la parte radicular, despliegan una menor superficie fotosintética por biomasa total y desarrollan raíces más gruesas. Por otra parte, a nivel intraespecífico en general las especies responden al tratamiento de riego bajo generando hojas más delgadas (menor área foliar específica) y reduciendo la tasa de elongación de la raíz. Por último, las especies de hábitat seco no presentaron una mayor capacidad plástica para optimizar la morfología a condiciones de riego bajo. En conclusión, existe una diferenciación morfo-

funcional importante entre las especies de hábitat húmedo y las de hábitat seco, así como complejos adaptativos a cada microhábitat. Esta diferenciación sugiere una gama de estrategias de explotación del agua entre las especialistas de hábitat húmedo, así como estrategias más conservadoras entre las especies de hábitat seco, que ayudan a mantener el estatus hídrico de la planta.

ABSTRACT

In the landscape on the dry forest of Chamela, Jalisco it has been detected a differential distribution of plant species. This distribution is a consequence mainly to gradients of soil water availability. In the present study we explore patterns of divergences in morphological traits of roots, leaves and stems between seedlings of six pairs of congeneric species that are specialized to contrasting environments of soil water availability in the dry forest; dry habitat species *vs* humid habitat species. In the same way we explore the morphological response to contrasting experimental water availability. The seedlings of each species were grown in two soil water treatments (low and high) for a period of 90 days. At the end of growth season, the seedlings of each treatment were harvested and we proceed to obtain the next morpho-functional traits: root:shoot ratio, specific root length, total root length:leaf area ratio, elongation rate of the main root axis, specific leaf area, leaf area ratio, wood density and stem water holding capacity. We found that species from dry habit have a bigger root:shoot ratio, a smaller leaf area ratio and a smaller specific root length. At intraspecific level, species in general tend to respond to de low soil water level treatment by developing leaves with a higher specific leaf area and by reducing their elongation rate of the main axis. Species from dry habit didn't have more plastic response to adjust their morphology to the low soil water

level treatment. In conclusion, there is an important morpho-functional differentiation between humid habit and dry habit species that represent adaptive complex to each microhabitat at the dry forest. This differentiation suggest a soil water exploiting strategy for the humid habit species and a more resource conservative strategy for the dry habits species that contribute to maintain the water status of the plant.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

La selva seca es una comunidad con una gran riqueza de especies de plantas (Gentry, 1995; Rzedowski, 1991). Esta concentración de especies es atribuida a la compleja matriz ambiental que se registra en los sitios donde se desarrolla. En particular, la selva seca se encuentra en áreas con una gran heterogeneidad topográfica, como lo son las áreas de lomeríos y partes bajas de sierras, con pendientes y orientaciones contrastantes (Rzedowski, 1978; Galicia, 1992; Trejo, 1998; Galicia *et al.*, 1999). La heterogeneidad topográfica genera distintos hábitats que pueden ser ocupados por especies con características y requerimientos distintos. Los hábitats generados se caracterizan por presentar diferencias en la disponibilidad de recursos, por lo que distintas especies tendrán preferencia para colonizar ciertos hábitats (Bazzaz, 1991). Debido a la alta heterogeneidad ambiental y a la preferencia de hábitat por parte de las especies, se genera una alta diversidad además de un alto recambio de las especies. Por otra parte, otro factor importante que explica la variación en la riqueza de las especies en las selvas secas es la heterogeneidad en la disponibilidad de agua en el suelo (Trejo, 1998). Este factor ambiental se considera como uno de los determinantes que afectan la estructura y funcionamiento de la selva seca (Murphy y Lugo, 1986; Trejo, 1998, Borchert, 1994). En particular, en esta comunidad vegetal se registra una marcada estacionalidad en la disponibilidad del agua, presentándose sequías por periodos de hasta siete meses (Rzedowski, 1978; Murphy y Lugo, 1986), además de que existe una alta heterogeneidad espacial en la disponibilidad de agua en el suelo (Galicia, 1992; Galicia *et al.*, 1999). Ésta última es generada principalmente por dos factores: por un lado, las diferencias en la exposición a la radiación solar y por otro lado por las propiedades físicas del suelo. En particular, se ha

propuesto que la disponibilidad de agua en el suelo puede ser uno de los factores más importantes que determinan la distribución espacial de las especies en el paisaje heterogéneo (Borchert, 1994; Trejo, 1998; Balvanera *et al.*, 2002; Segura *et al.*, 2003). En Chamela se han detectado gradientes hídricos, donde es posible encontrar sitios con alta disponibilidad de agua en el suelo (partes bajas de las cuencas) y sitios con baja disponibilidad de agua en el suelo (partes altas de las cuencas) (Galicía *et al.*, 1999). Bajo este escenario ambiental, es de esperar que la distribución local de las especies a lo largo del gradiente hídrico este determinada por sus características morfológicas y fisiológicas, particularmente en la fase de plántulas. Algunos estudios han explorado las estrategias de crecimiento de las plántulas en este tipo de comunidad (Huante *et al.*, 1995; Huante y Rincón, 1998), pero aún se desconocen aspectos relacionados a las estrategias del uso de agua y los niveles de diferenciación funcional de las especies a una escala de paisaje.

INTRODUCCIÓN

La riqueza de especies y la heterogeneidad en la disponibilidad de agua

En general, en la selva seca de Chamela, Jalisco, la disponibilidad de agua en el suelo está afectada por un conjunto de factores. Por una parte, los sitios donde se desarrolla la selva seca se caracterizan por presentar un patrón de lluvias marcadamente estacional.

Básicamente, la precipitación se concentra durante cinco meses y mientras que en el resto del año se presenta la temporada de sequía (García-Oliva *et al.*, 1991; García-Oliva *et al.*, 2002).

Por otro lado, durante la temporada de lluvias, el patrón de precipitación es un tanto aleatorio, lo que trae como consecuencia la presencia de periodos cortos de sequía, afectando directamente la disponibilidad de agua en el suelo (García-Oliva *et al.*, 1991; Galicia *et al.*, 1999; García-Oliva *et al.*, 2002). Por último, en Chamela existe un paisaje heterogéneo en la disponibilidad de agua en el suelo. Dicho paisaje heterogéneo, está influenciado principalmente por la complejidad topográfica, ya que se pueden encontrar valles, laderas y cimas con diferente grado de pendiente y altura. Como resultado, las distintas áreas están sujetas a diferente exposición a la radiación solar. La radiación solar afecta directamente las tasas de evapotranspiración, lo que genera una diferenciación en la disponibilidad de agua en el suelo entre las distintas zonas (Galicia *et al.*, 1999). Por otra parte, la disponibilidad de agua en el suelo también se ve influenciada, pero en menor grado, por una variación espacial en la capacidad del suelo para retener agua (Galicia, 1992; Galicia *et al.*, 1999).

En particular, en la selva seca se ha detectado la influencia que el gradiente de disponibilidad de agua en el suelo tiene sobre la riqueza, composición y estructura de la

comunidad, limitando la distribución espacial de las especies de plantas (Murphy y Lugo, 1986; Borchert, 1994; Galicia *et al.*, 1999; Segura *et al.*, 2003). En Chamela, Balvanera *et al.* (2002) registraron una distribución diferencial de las especies guiada principalmente por factores que afectan la disponibilidad de agua en el suelo, como lo son la posición topográfica y la exposición a la radiación solar. A su vez, en un gradiente de disponibilidad de agua de longitud menor a 1 km, ubicado dentro de una pequeña cuenca hidrológica, Segura *et al.* (2003) encontraron una marcada variación en la composición y estructura de la comunidad de árboles y reconocen que solamente se comparte un tercio de las especies entre la zona baja (mayor disponibilidad de agua en el suelo) con las zonas media y alta de la cuenca (menor disponibilidad de agua en el suelo). Esta diferencia en la composición a tan fina escala sugiere que existe un reclutamiento diferencial en el gradiente de humedad. Además, este cambio observado en la composición de las especies puede estar directamente relacionado con los niveles de especialización que las especies presentan en relación a los gradientes de humedad. Por lo tanto, es esperable que las especies registren una diferenciación en sus atributos morfológicos y fisiológicos que les permitan especializarse a las distintas condiciones hídricas.

Adaptaciones de las plántulas a ambientes con alta y baja disponibilidad de agua en el suelo

Las plantas que viven en áreas en las que experimentan estrés hídrico provocado por la limitación del agua exhiben una serie de características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas, que les permiten sobrevivir el estrés (Nilsen y Orcutt, 1996). Este conjunto de mecanismos puede ser dividido en tres clases de estrategias: escape, evitar y tolerar a la sequía (Kramer, 1983; Nilsen y Orcutt, 1996; DaCosta y Huang, 2007). Los mecanismos de

escape a la desecación generalmente involucran aspectos relacionados con el desarrollo de los ciclos de vida y la fenología de las especies. Básicamente, este mecanismo se presenta cuando todo el ciclo de vida, el desarrollo de estructuras y las actividades fisiológicas ocurren o están desplazados a periodos con alta disponibilidad de agua (Kramer, 1983; Nilsen y Orcutt, 1996; DaCosta y Huang, 2007). Las plantas que evitan la desecación mantienen el estatus hídrico de la planta, en periodos con limitación de agua, ya sea incrementando la capacidad de absorción de agua en las raíces ó reduciendo la pérdida de agua en las hojas (DaCosta y Huang, 2007). La tolerancia a la desecación involucra características que la planta desarrolla para poder continuar con sus procesos metabólicos durante periodos con una limitación del agua. Cuando se disminuye la disponibilidad de agua, algunas especies mantienen sus actividades metabólicas a pesar de que en sus tejidos se presentan potenciales hídricos bajos; otras ajustan su metabolismo para mantener constantes los potenciales hídricos de sus tejidos (Kramer, 1983; Nilsen y Orcutt, 1996; Tyree *et al.*, 2003).

En general, se han descrito una serie de atributos morfológicos y fisiológicos de las especies de plantas adaptadas a ambientes con baja disponibilidad de agua. Entre otros, están los atributos que confieren una mayor capacidad de absorción de agua, como lo es una mayor asignación de biomasa a la raíz, además de desplegar una mayor superficie radicular en relación al área fotosintética (Walck *et al.*, 1999; Nicotra *et al.*, 2002; Paz, 2003; Poot y Lambers, 2003; Aspelmeier y Leuschner, 2006; DaCosta y Huang, 2007). Otra estrategia general que se ha encontrado para el sistema radicular es una modificación en el despliegue de superficie radicular por unidad de biomasa invertida (longitud radicular específica) (Cornelissen *et al.*, 2003). En general, se ha encontrado que muchas especies desarrollan un sistema radicular compuesto principalmente por raíces más delgadas (mayor longitud

radicular específica) como medida para incrementar la absorción de agua (Poot y Lambers, 2003). Contrariamente, se ha encontrado que algunas especies de ambientes con baja disponibilidad de agua también pueden desarrollar raíces más gruesas (menor longitud radicular específica). Se piensa que este patrón está relacionado con la acumulación de reservas o le confiere a las especies una mayor resistencia a la desecación del suelo (Wright y Westoby, 1999; Nicotra *et al.*, 2002). Para el caso de la raíz principal, se ha observado que presenta una mayor tasa de elongación que el resto del sistema radicular, generando raíces más profundas. Este tipo de crecimiento garantiza el acceso a zonas más profundas del suelo donde la limitación del agua es menor (Nicotra *et al.*, 2002; Paz, 2003; Poot y Lambers, 2003).

Para el caso de las hojas, se ha detectado que la estrategia general es una tendencia a la disminución de la pérdida de agua mediante la reducción del área foliar (hojas más pequeñas y con menor área foliar específica). Además, hojas más pequeñas presentan una capa límite menor lo que permite un enfriamiento de forma más rápido; gracias a este mecanismo la transpiración, como medida de disipación de calor, se ve reducida (Cunningham *et al.*, 1999; Wright y Westoby, 1999; Cornelissen *et al.*, 2003; McDonald *et al.*, 2003; Gómez, 2005). Por otra parte, se ha observado que algunas de las especies de climas más áridos presentan hojas gruesas, de textura dura, con cutícula cerosa gruesa (esclerofilas), lo que trae como consecuencia la reducción en las tasas de transpiración logrando minimizar la pérdida de agua, además de mantener la integridad estructural de sus tejidos (Turner, 1994; Cunningham *et al.*, 1999). Por otro lado, se ha propuesto que las hojas de especies adaptadas a sitios secos tienden a presentar una mayor densidad de tricomas y estomas. Se cree que los tricomas incrementan la eficiencia de uso de agua, mediante el

aumento de la resistencia de la capa limítrofe, además como generalmente son blancos, reflejan la radiación, evitando que los tejidos alcancen temperaturas altas (Turner, 1994; Savé *et al.*, 2000; Bacelar *et al.*, 2004). Para el caso de los estomas, se piensa que un incremento en su densidad puede contribuir a una mejor regulación de la conductancia estomática, transpiración y enfriamiento de las hojas (Larcher, 1983; Turner, 1994). Asimismo, un mecanismo alternativo es la caducidad de las hojas, con lo que la transpiración prácticamente se ve reducida en su totalidad (Kramer, 1983; Chapin *et al.*, 1993).

Otro carácter que se ha propuesto como adaptativo para las especies de ambientes más secos o con mayor tolerancia al estrés hídrico es una menor vulnerabilidad a la pérdida de la conductividad hidráulica (cavitación) inducida a través de los embolismos en el xilema (Kavanagh *et al.*, 1999; Engelbrecht *et al.*, 2000; Tyree *et al.*, 2003; Maherali *et al.*, 2004). Se considera que esta característica permite conservar la continuidad de la columna de agua manteniendo así la integridad del sistema conductor, de forma que la planta garantiza la funcionalidad del mismo. El grado de vulnerabilidad a la pérdida de la conductividad hidráulica (cavitación), se ha relacionado con el diámetro de los vasos del xilema y el reforzamiento de las paredes de los mismos. Especies con diámetros de vasos más grandes y con poco reforzamiento de las paredes vasos (maderas menos densas) son las más susceptibles a la formación de burbujas de aire (embolismos) y por tanto a la pérdida de la conductividad, pero a su vez son las más eficientes conduciendo el agua (Tyree y Ewers, 1991; Tyree *et al.*, 1994; Kolb *et al.*, 1996; Kavanagh *et al.*, 1999; Hacke *et al.*, 2001; Santiago *et al.*, 2004), lo cual impone una disyuntiva funcional entre la eficiencia de transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación.

Por otro lado, se ha propuesto que una adaptación general a ambientes con limitación de recursos, incluyendo el agua, comprende una baja tasa fotosintética y una alta asignación a defensas físicas (hojas y raíces más duras o tejidos con altas concentraciones de compuestos fenólicos) (Turner, 1994; Chapin *et al.*, 1993; Comas y Eissenstat, 2004). Esta estrategia conservadora de recursos puede ser una adaptación a ambientes extremos en la limitación de los mismos, incluyendo el agua (Chapin *et al.*, 1993). Otro aspecto fundamental en la supervivencia de las especies que viven bajo la limitación de recursos es la asignación de una gran cantidad de carbohidratos a reservas (Nilsen y Orcutt, 1996). Esta estrategia garantiza la supervivencia de la planta o la recuperación de sus tejidos perdidos, ya sea por herbivoría o por muerte durante periodos con limitación extrema de recursos, tales como la sequía (Canham *et al.*, 1999).

Para el caso de las especies adaptadas a ambientes húmedos, éstas presentan hojas grandes y delgadas, raíces más superficiales, bajas tasas de asignación a reservas, mayor asignación de biomasa a la parte aérea y altas tasas de crecimiento (Larcher, 1983; Chapin *et al.*, 1993, Cunningham *et al.*, 1999; Nicotra *et al.*, 2002; McDonald *et al.*, 2003; Wright y Westoby, 1999). Además se ha propuesto que las especies de sitios húmedos presentan una mayor susceptibilidad a presentar embolismo pero a su vez tienen una alta conductividad hidráulica de sus tallos lo que les permite mantener altas tasas transpiratorias y de ganancia de carbono (Kavanagh *et al.*, 1999; Engelbrecht *et al.*, 2000; Maherali *et al.*, 2004).

Es posible que en la selva de Chamela, la diferenciación morfo-funcional y la especialización a hábitats contrastantes haya ocurrido durante la fase de plántulas, debido a que éstas son más sensibles a los microambientes ya que presentan raíces superficiales y un limitado acceso al gradiente vertical de agua en el suelo. Estudios previos en selvas tropicales

húmedas (Engelbrecht y Kursar, 2003; Tyree *et al.*, 2003; Paz, 2003) han detectado diferenciación morfológica y fisiológica de plántulas entre especies arbóreas de una misma comunidad, definida principalmente por sus estrategias para soportar el estrés hídrico. En Chamela, se han estudiado diferentes aspectos de la respuesta de las plántulas de múltiples especies a ambientes contrastantes de luz y nutrientes (Huante *et al.*, 1995; Huante y Rincón, 1998). Sin embargo, los patrones de especialización de plántulas de especies arbóreas a ambientes contrastantes de disponibilidad de agua del suelo son aún poco conocidos para las selvas y en particular para las selvas secas.

Disyuntivas entre atributos de las especies

Las plantas solamente pueden adquirir una cantidad limitada de recursos lo que hace que existan demandas conflictivas de inversión entre dos funciones, por lo que la asignación del recurso solamente podrá estar destinada a una sola función esto hace que se generen “disyuntivas fisiológicas” (Stearns, 1992). Por otra parte, las disyuntivas evolutivas entre caracteres están limitadas por la historia filogenética del taxón, es decir, en algún tiempo de la historia esta correlación negativa entre caracteres fue fijada. Las disyuntivas fisiológicas pueden causar que los alelos implicados tengan efectos pleiotrópicos antagónicos y por su parte estos alelos podrán dar correlaciones genéticas negativas entre las características. Por esta razón se piensa que las disyuntivas fisiológicas pueden limitar las trayectorias evolutivas de las poblaciones y dar origen a disyuntivas evolutivas. Así, aunque se pueden encontrar en las especies cierta combinación de características tal que les permita tener un mejor desempeño bajo las condiciones de estrés donde habitan, no se espera que se presenten en conjunto todas las características en una sola especie, debido a la existencia de disyuntivas

entre características. Por lo tanto, es posible observar en los organismos disyuntivos de inversión o de diseño entre dos o más caracteres (Dyer *et al.*, 2001; Patek y Oakley, 2003).

OBJETIVOS

Objetivos generales

1. Explorar los patrones de divergencia en la morfología aérea y subterránea de plántulas entre especies congénicas especializadas a ambientes contrastantes en disponibilidad de agua del suelo en la selva seca de Chamela, Jalisco.

Objetivos particulares

- Explorar divergencias en atributos morfo-funcionales de las raíces, hojas y tallos, entre especialistas de hábitats secos vs. húmedos en condiciones de ambiente común.
- Explorar el grado de plasticidad de la respuesta morfológica de las especies a ambientes hídricos experimentales.
- Explorar la existencia de complejos adaptativos a ambientes contrastantes en disponibilidad de agua del suelo.

HIPÓTESIS

Al comparar pares de especies congénicas que muestren divergencias en el uso del hábitat hídrico (húmedo vs. seco), se observarán patrones generales de divergencia en sus atributos morfológicos de raíces y hojas que sugieran adaptaciones a ambientes con un riesgo de desecación contrastante. En particular, se exploran las siguientes predicciones planteadas en la literatura:

1) Las especies de hábitat seco presentarán una mayor superficie total de absorción radicular por unidad de área foliar que las especies de hábitat húmedo.

2) Las especies de hábitat seco asignarán mayor biomasa a raíz que a la parte aérea que las especies de hábitat húmedo, ya sea para aumentar la capacidad de absorción de agua o bien para aumentar la cantidad de reservas de carbohidratos o defensa de las raíces, lo cual puede favorecer el crecimiento o la supervivencia en ambientes con riesgo de desecación

3) Las especies de hábitat seco presentarán raíces más finas y más ramificadas que las especies de hábitats húmedos, de modo tal que se maximice la absorción de agua en el ambiente limitante.

4) Las especies de hábitat seco tendrán una mayor profundidad del sistema radicular por unidad de superficie fotosintética que las especies de hábitat húmedo, de tal modo, que les permita el acceso al agua a mayor profundidad en el gradiente vertical del suelo.

5) En comparación con especies de hábitat húmedo, las raíces de las especies de hábitat seco presentarán una mayor tasa de elongación vertical, de esta forma se garantiza llegar en menor tiempo a zonas donde posiblemente exista una mayor disponibilidad de agua.

6) Las especies de hábitat seco presentarán menores superficies de transpiración por unidad de biomasa total de la planta, que las especies de hábitat húmedo.

7) Las especies de hábitat seco tendrán hojas más gruesas o densas, tales que les permita reducir las tasas de transpiración.

8) Las especies de hábitat seco presentarán una mayor densidad de madera en el tallo, asociada a vasos con menor diámetro y con mayor reforzamiento de sus paredes y por tanto con menor riesgo de cavitación, que las especies de hábitat húmedo.

9) Las especies de hábitat seco tendrán una mayor capacidad de almacenamiento de agua en los tallos, que permita mantener las actividades fisiológicas, esto a pesar de que el nivel de agua en el suelo se vea reducido.

Cabe hacer notar que se espera que dichas hipótesis de variación morfológica se expresen en la misma dirección tanto como divergencias evolutivas entre especies especializadas a ambientes secos *vs.* húmedos, así como entre individuos conespecíficos creciendo en niveles experimentales de riego bajo y alto (llamadas de aquí en adelante respuestas intraespecíficas al tratamiento de riego). Es decir, se espera para el conjunto de especies analizadas como respuesta general al tratamiento de riego bajo (respuesta intraespecífica), un ajuste en su morfología que contribuya al mantenimiento del estatus hídrico de la planta. Asimismo, se predice que esta respuesta morfológica sea aún más severa en las especies especialistas de hábitat seco (mayor plasticidad) para ajustar la morfología ante estrés hídrico (tratamiento de riego bajo), en comparación a las especialistas de hábitat húmedo.

METODOLOGÍA

Sistema de Estudio

Se utilizaron 12 especies de árboles de la selva seca de Chamela, Jalisco (Tabla 1), organizadas en seis pares congénéricos. En cada par una especie hermana se encuentra distribuida en microambientes secos como crestas de loma y sitios con alta exposición a vientos, y otra especie ocupa preferencialmente hábitats húmedos en el bosque, como orillas de arroyo y valles. Dicha distribución diferencial de las especies entre ambientes se ratificó consultando el criterio y datos reportados por tres investigadores con amplia experiencia en la distribución espacial de las especies en Chamela, Dra. Patricia Balvanera, M.C. Alfredo Pérez y Dra. Elvira Durán, quienes amablemente compartieron sus conocimientos para determinar el sistema de estudio. Los valores promedio del contenido volumétrico de agua del suelo en dichos ambientes han sido reportados por Galicia *et al.* (1999), los cuales oscilan entre 6.66 % y 13.05 % para lomeríos y 8.75 % y 19.38 % para orillas de arroyos.

Tabla 1. Lista de especies congénéricas especialistas de hábitat húmedo y hábitat secos de Chamela, Jalisco (P. Balvanera; E. Durán; A. Pérez comunicación personal).

Familia	Género	Especie	Hábitat húmedo	Hábitat seco
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	<i>C. grandiflora</i>		*
		<i>C. aesculifolia</i>	*	
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>C. alliodora</i>		*
		<i>C. dentata</i>	*	
Burseraceae	<i>Bursera</i>	<i>B. fagaroides</i>		*
		<i>B. instabilis</i>	*	
Leguminosae	<i>Caesalpinia</i>	<i>C. coriaria</i>		*
		<i>C. platyloba</i>	*	
	<i>Lonchocarpus</i>	<i>L. magallanesii</i>		*
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>L. constrictus</i>	*	*
		<i>C. liebmannii</i>		*
		<i>C. barbadensis</i>	*	

Diseño Experimental (ambiente común)

Para explorar los patrones de divergencia morfológica de especies especialistas de hábitat seco vs. hábitat húmedo, se realizó un experimento sometiendo 6 pares congénicos (especialista de hábitat seco vs. especialista de hábitat húmedo) a ambientes con riego alto y bajo, simulando los valores de potencial hídrico del suelo encontrados en la selva seca de Chamela.

Se colectaron semillas de 12 especies leñosas pertenecientes a 6 pares congénicos, (ver Tabla 1) de por lo menos 5 individuos por especie. Posteriormente, las semillas fueron almacenadas en seco. Antes de iniciar con el experimento, se hicieron pruebas de germinación para determinar los tiempos de germinación y evaluar la necesidad de aplicar algún tratamiento de pregerminación a las semillas, concluyendo que era necesario aplicar escarificación mecánica a las dos especies del género *Caesalpinia* y a *Lonchocarpus constrictus*. Una vez establecidos los tiempos de germinación y los tratamientos de escarificación necesarios, la germinación se hizo de manera escalonada por pares congénicos, es decir, que se dejó correr un lapso de una semana entre la germinación de cada par congénico, esto para que el trabajo en el tiempo de trasplante y de cosecha se pudiera realizar con éxito.

Para cada especie se seleccionaron al azar 80 plántulas experimentales recién emergidas. A éstas, antes de ser trasplantadas, se les midió el área foliar, el diámetro a la base del tallo y la profundidad máxima de la raíz (ver más adelante protocolo de tasa de elongación vertical). Posteriormente, cada plántula fue trasplantada a una maceta de 14 cm de diámetro x 30 cm de alto (ca. 4.6 l), que contenía arena sílica homogeneizada. A cada maceta de cada plántula se le aplicaron en los primeros centímetros de la arena y

sólo por una ocasión 14.61 g de fertilizante Multicote 8 (18N – 6P – 12K + 2MgO + ME; Haifa Chemicals). Las plántulas se mantuvieron en condiciones comunes dentro de un invernadero en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Morelia, Michoacán, donde se presentó una temperatura promedio de 21.5° C (temperatura máxima de 48° C y mínima de 7.6° C) y una intensidad de luz fotosintéticamente activa promedio de 212.77 $\mu\text{moles m}^2/\text{s}$ y como luz fotosintéticamente activa máxima 914.26 $\mu\text{moles m}^2/\text{s}$.

Las especies fueron introducidas en el invernadero por pares congénicos arregladas en bloques aleatorios. Cada bloque consistió de dos cuadros, donde cada uno recibió un tratamiento de riego alto y de riego bajo. Estos dos tratamientos simulaban las condiciones naturales del potencial hídrico del suelo correspondientes a hábitat seco y hábitat húmedo en Chamela. Las dos especies de cada par congénico fueron sometidas a los dos distintos tratamientos de riego, esto para probar si existían cambios en las estrategias morfológicas atribuibles al nivel de riego.

Para convertir los valores del contenido volumétrico de agua del suelo detectados por Galicia *et al.* (1999) en campo, para sitios húmedos y sitios secos, a valores del potencial hídrico, se generaron en el laboratorio curvas del potencial hídrico vs. contenido volumétrico de agua, desecando muestras de suelo homogeneizadas provenientes de sitios de selva madura, y utilizando un medidor de potencial hídrico para muestras de suelo modelo WP4-T (Decagon Devices, Inc.). De igual forma, se generaron curvas para la arena sílica que se usó como sustrato en el experimento del presente estudio, determinando que el contenido volumétrico de agua se mantuviera en un rango de entre 15 y 10% (potencial hídrico entre - 0.10 MPa y - 0.22 MPa) para el tratamiento de riego

“alto” y entre 4 y 3% (potencial hídrico entre -1.3 MPa y - 4.8 MPa) para el tratamiento de riego “bajo”, (Figura 1).

De las ochenta plántulas por especie seleccionadas, cuarenta se sometieron al tratamiento de riego “alto” y las otras cuarenta al tratamiento de riego “bajo”. En total, existieron 10 cuadros por tratamiento, cada cuadro (dentro del bloque) tuvo cuatro plántulas por especie. La posición de cada plántula dentro de cada cuadro fue asignada aleatoriamente. Las plántulas tuvieron un periodo de crecimiento en los tratamientos de riego de 90 días, una vez transcurrido este tiempo las plántulas se cosecharon para llevar a cabo las mediciones de las variables morfológicas y la tasa de elongación vertical de la raíz.

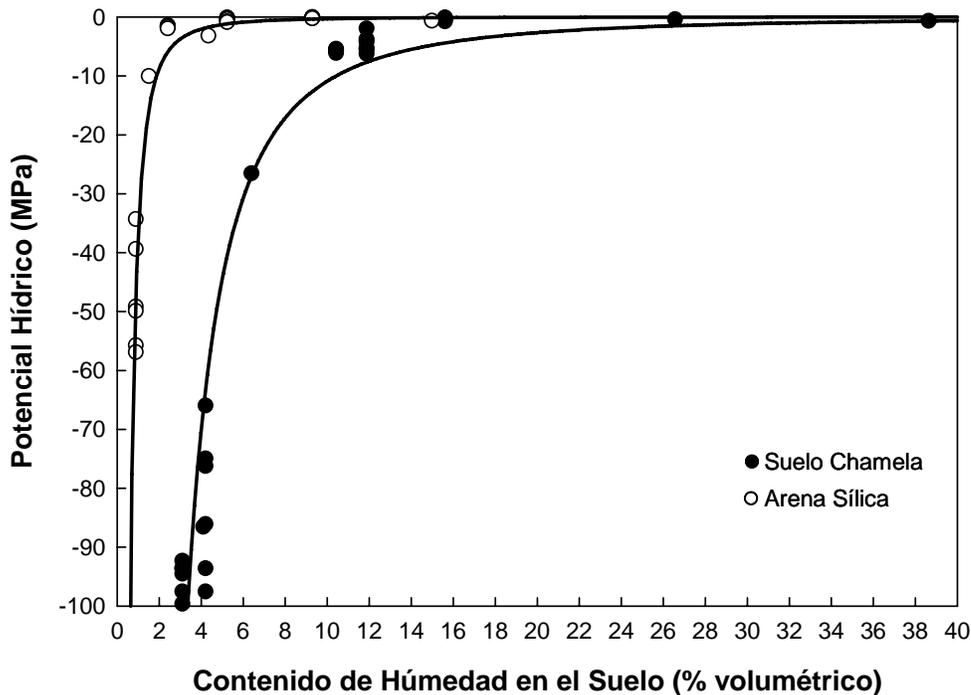


Figura 1. Curvas experimentales del contenido volumétrico de agua en el suelo contra potencial hídrico (Ψ), para una muestra de suelo de la selva seca madura de Chamela (●) y para la arena sílica utilizada como sustrato en condiciones experimentales en este estudio (○).

La humedad de la arena de las macetas se monitoreó con un medidor portátil del contenido volumétrico de agua, modelo HH2 Moisture Meter y un sensor tipo TDR, modelo Tetha Probe ML2X (Δ T Devices, Ltd, Cambridge, England) a dos profundidades, una a 10 cm y la otra a 25 cm. Se decidió medir la humedad a estas dos profundidades para caracterizar de una forma más apropiada la humedad en las macetas, ya que se esperaba un gradiente de humedad, atribuido por una parte a la altura de las macetas y por otra a las propiedades físicas de la arena. Cuando la humedad en las macetas descendía principalmente en los primeros diez centímetros de los rangos establecidos para los dos tratamientos, se aplicaba, con una regadera de jardín, la cantidad de agua necesaria para subir de nuevo nivel de humedad (Figura 2).

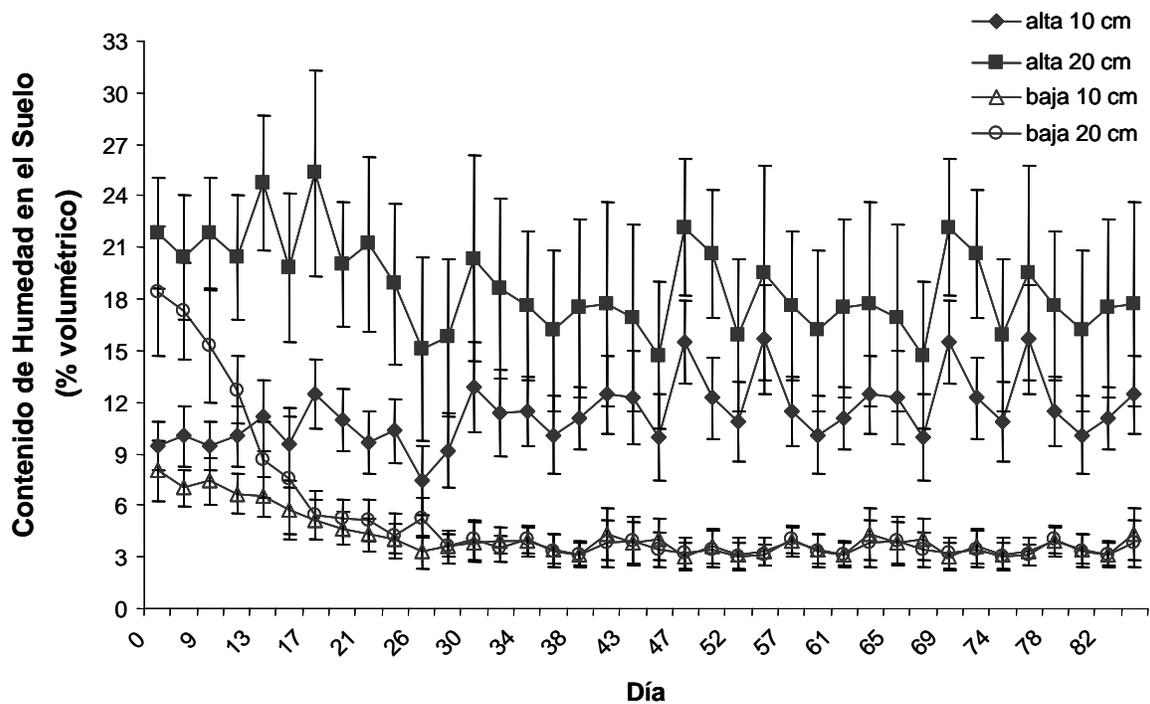


Figura 2. Variación temporal del contenido de humedad en el suelo en los dos tratamientos de riego. En la gráfica se muestran los valores promedio por día y sus desviaciones estándar, para el tratamientos de riego alto a los 10 cm (◆) y 20 cm (■) de la maceta y para el tratamiento de riego bajo a los 10 cm (○) y 20 cm (△) de la maceta.

Atributos morfo-funcionales

Para la cuantificación de las variables morfológicas se escogieron al azar 10 plántulas por especie por tratamiento. Estas plántulas se cosecharon extrayendo, con el mayor cuidado posible, todo el sistema radicular, el cual posteriormente se lavó con agua corriente para remover el suelo adherido. Una vez extraídas y lavadas, las plántulas fueron inmediatamente transportadas sumergidas en agua al laboratorio, donde a cada plántula se le midió la longitud de la raíz principal como un indicador de la profundidad máxima de raíz, la longitud del tallo, así como el diámetro máximo alcanzado.

A continuación, cada plántula fue seccionada en sus distintos componentes (hojas, tallo y sistema radicular). Tanto para el total de hojas bien desarrolladas y sanas, así como para el sistema radicular total, se obtuvo una imagen digital usando un escáner previamente calibrado de alta resolución con doble fuente de luz integrada (Epson 10000XL). Las imágenes obtenidas con el escáner tanto de las hojas como del sistema radicular, se adquirieron en blanco y negro -modo profesional-, con una resolución de 150 dpi y de 400 dpi, respectivamente (ver Anexo). Para la imagen digital de las hojas, se tomo en cuenta sólo la lámina foliar, completamente expandida. Para obtener la imagen digital del sistema radicular, éste se colocó en una charola con agua, las raíces se separaron con el mayor cuidado para evitar la sobreposición. Para el caso de la raíz se tomó una imagen al sistema radicular integro y otra imagen del sistema radicular seccionado. Con las imágenes del sistema radicular y de las hojas, se obtuvo la longitud total del sistema radicular como un indicador de la superficie radicular, y el área foliar, respectivamente, esto mediante el uso del programa WinRhizo (Regent Instruments, Inc, Canadá). Posteriormente, todos los componentes de las plántulas fueron secados en un

horno a 85 °C durante 72 horas. Para la obtención de los pesos en seco de hojas, tallos y raíces se utilizó una balanza analítica OHAUS modelo Adventurer (Ohaus Corp. NJ, USA), con precisión de 0.0001g.

Por otra parte, la capacidad máxima de almacenamiento de agua del tallo y la densidad de la madera se midieron en plántulas de un año de edad, cuando ya habían formado tejido secundario en el tallo. A cinco plántulas de cada especie y tratamiento, se les extrajo una sección del tallo de parte basal, midiéndose el diámetro en los dos extremos y la longitud total para calcular el volumen de la sección. Los tallos se sumergieron en agua destilada por un periodo de 24 horas. Posteriormente, se extrajeron del agua, dejando secar el excedente de agua, para que después se pesaran (peso del tallo a saturación). Por último, los tallos se secaron en el horno a 55° C por un periodo de 72 horas, a continuación se obtuvo el peso seco del tallo. Con los datos obtenidos para cada plántula, se calcularon los siguientes parámetros:

1) Cociente de la Biomasa del Sistema Radicular/Biomasa Parte Aérea (Br/Ba): es una medida de la asignación de biomasa a estructuras de absorción de agua y de nutrientes y a las estructuras de captura de luz y asimilación de carbono. Este cociente ilustra de qué forma se está repartiendo la biomasa entre las estructuras subterráneas y las aéreas. Por lo tanto, se espera que las especies de hábitat seco inviertan una mayor biomasa en el sistema radicular por unidad de biomasa en relación a la parte aérea.

2) Longitud Radicular Específica (LRE): es el cociente de la longitud total del sistema radicular y la biomasa total del sistema radicular (cm/g). Describe el valor promedio de superficie desplegada para absorción por unidad de biomasa invertida en el sistema radicular. Un valor alto de LRE nos indica que las raíces desplegadas son en

promedio más delgadas o que tienen una menor densidad. Por el contrario, un valor bajo de LRE se traduce como raíces en promedio más gruesas.

3) Cociente de la Longitud Total del Sistema Radicular/ Área Foliar (LTR/AF): expresa la longitud de raíz desplegada por unidad de área foliar (cm/cm^2). Este cociente, es un tanto análogo al cociente de biomasa del sistema radicular/biomasa parte aérea (Br/Ba), pero el análisis es en términos de longitud/superficie, no de biomasa. Por lo tanto, se espera que las especies especialistas en hábitat seco desplieguen una mayor superficie del sistema radicular por unidad de área foliar.

4) Área Foliar Específica (AFE): es el cociente entre el área foliar y la biomasa de la misma (cm^2/g). Básicamente, describe la cantidad desplegada de superficie fotosintética por unidad de biomasa invertida en tejido foliar. Un valor alto de AFE indica que las hojas se caracterizan por tener una mayor superficie por unidad de biomasa invertida, es decir, hojas más delgadas. Se espera que las especies de hábitat húmedo desplieguen hojas con una mayor área pero que hayan requerido una menor inversión de biomasa.

5) Cociente de Profundidad Máxima de Raíz/Área Fotosintética (ProfMaxR/AF): es la profundidad máxima alcanzada por el sistema radicular por unidad de área foliar (cm/cm^2). Este cociente describe el grado de exploración o la máxima profundidad alcanzada por la raíz en el gradiente vertical del suelo por superficie fotosintética suplida. Por lo tanto, se espera que las especies de hábitat seco exploren el suelo a una mayor profundidad por unidad de área foliar.

6) Cociente de Área Foliar/Biomasa Total de la Plántula (AF/BT): es la cantidad de superficie foliar desplegada por unidad de biomasa de la plántula (cm^2/g), este

representa el tamaño de la superficie de captura y asimilación de carbono por unidad de biomasa total. Conforme a la hipótesis planteada anteriormente, se espera que las especies especialistas al hábitat húmedo desplieguen una mayor superficie foliar por unidad de biomasa total de la plántula.

7) Densidad de madera (Dt) (g/cm^3): es el peso seco de una sección del tallo dividido por su volumen. A través de la densidad de madera, se puede inferir la vulnerabilidad a presentar embolismos en el tallo (Hacke *et al.*, 2001). Una mayor densidad en los tallos está dada, en parte, por la presencia de una mayor proporción de vasos conductores con paredes gruesas y diámetros reducidos, y por tanto con menor riesgo de cavitación. Por lo que se espera que las especies de hábitat seco, se caracterizaran por presentar una mayor densidad de madera en los tallos.

8) Capacidad de almacenamiento de agua en el tallo (CAAt): es la diferencia entre el peso de una sección del tallo a saturación menos el peso seco de la sección del tallo, todo esto dividido por el peso seco de la misma sección del tallo. Este atributo, explica la estrategia que tienen las plantas para almacenar agua en los tejidos del tallo. Un mayor potencial de almacenamiento permitiría a las especies contar con reservas de agua que podrían ser utilizadas para mantener la captura de carbono a pesar de que el nivel de agua en el suelo descienda.

9) Tasa de elongación vertical de la raíz (TEVR) por plántula se obtuvo como:

$$TEVR = \frac{\ln(\text{profundidad máxima final}) - \ln(\text{profundidad máxima inicial})}{(\text{tiempo final} - \text{tiempo inicial})} = [\ln(\text{cm})/\text{día}]$$

La profundidad máxima inicial se midió para cada plántula de cada especie usada en el experimento general antes de ser transplantadas.

Análisis estadísticos

Los patrones de divergencia morfológica se exploraron en dos pasos. Primero, las diferencias entre el hábitat que ocupan las especies (seco *vs.* húmedo), independientemente del nivel de riego, las diferencias entre niveles de riego, independientemente del hábitat, así como la interacción entre hábitat y nivel de riego, fueron probadas para cada par congénico y cada atributo a través de un modelo de análisis de varianza aplicado a cada género, suponiendo un diseño experimental de Split-Plot (Montgomery, 1984). En éste, el efecto del riego se probó utilizando como error a la varianza debida al término Riego \times Bloque, en tanto que el efecto de Hábitat y la interacción Hábitat \times Riego se probaron con el error residual del modelo (Montgomery, 1984). Dado la baja presencia de interacciones de Hábitat \times Riego, como un segundo paso se exploró la hipótesis de la existencia de patrones generales de divergencia morfológica para el grupo de los seis congéneres utilizando una prueba de *t* pareada. Este análisis se efectuó utilizando a cada género como un punto. Para este procedimiento, se calculó para cada par congénico la diferencia entre las medias (Seco - Húmedo), excluyendo tratamientos de riego, y se probó la hipótesis de que dicha diferencia fuera distinta de cero, dependiendo de la hipótesis propuesta para cada atributo. De igual forma se exploraron los patrones generales de diferenciación en los efectos del nivel de riego (Bajo - Alto), excluyendo los efectos de hábitat hídrico. Todos los análisis estadísticos se exploraron con el programa JMP 5.1 (SAS Institute 2004).

RESULTADOS

Divergencias morfológicas entre hábitats – Análisis género por género

A continuación se describen las evidencias a favor o en contra de las hipótesis planteadas sobre las divergencias morfológicas entre las especies especialistas de hábitats secos vs. especialistas de hábitats húmedos, obtenidas a partir de análisis de varianza realizados para cada género y atributo morfológico.

Hipótesis 1. Las especialistas de hábitat seco presentaran mayor longitud radicular total en relación al área foliar sostenida (LTR/AF). Esto se cumplió en la mitad de los géneros estudiados; *Bursera*, *Caesalpinia* y *Ceiba*. En tanto que lo opuesto ocurrió en el género *Coccoloba*, y el cociente LTR/AF no varió significativamente con el hábitat en el resto de los dos géneros (Figura 3a, Tabla 2).

Hipótesis 2. Las especies de hábitat seco asignan mayor biomasa a la raíz que a la parte aérea, que las especies de hábitat húmedo. En cinco de los seis géneros probados se detectó evidencia a favor de la hipótesis (Tabla 2). Esto es en *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ceiba*, *Coccoloba* y *Cordia*, el promedio del cociente (Br/Ba) fue significativamente mayor en la especialista de hábitat seco que en la de hábitat húmedo (Figura 3b, Tabla 2).

Hipótesis 3. Las especies de hábitat seco desplegaran raíces más finas (mayor LRE) que las de hábitat húmedo, aumentando la eficiencia de captura de agua. Se detectó evidencia de esta hipótesis sólo en el género *Caesalpinia* (Figura 3c, Tabla 2). En contraste, en los cinco géneros restantes, se detectó una respuesta contraria a la esperada; la especie de hábitat seco produjo raíces más gruesas, con menor LRE promedio (Figura 3c, Tabla 2).

Hipótesis 4. Las especies de hábitat seco despliegan sus raíces a una mayor profundidad por unidad de área foliar (mayor ProfMaxR/AF), que las especies de hábitat húmedo. Esto fue

observado en cuatro de los seis géneros; *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ceiba* y *Cordia* (Figura 3d, Tabla 2). Sin embargo, la relación se invierte para los géneros *Coccoloba* y *Lonchocarpus* ya que las especies de hábitat seco presentaron valores menores del cociente ProfMaxR/AF (Figura 3d, Tabla 2).

Hipótesis 5. Las especies de hábitat seco presentarán una mayor tasa de elongación vertical de la raíz (TEVR), que las de hábitat húmedo. Esto sólo ocurrió en el género *Ceiba*. Para el resto de los géneros, no se detectaron diferencias significativas (Figura 3e, Tabla 2).

Hipótesis 6. Asimismo, se esperaba que las especies de hábitat seco desplegaran una menor superficie foliar por unidad de biomasa total (menor AF/BT), que las especies de hábitat húmedo. Esto se cumplió en cuatro de los seis géneros estudiados; *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ceiba*, y *Cordia*. En el resto de los géneros no se presentaron diferencias significativas (Figura 3f, Tabla 2).

Hipótesis 7. Las especies de hábitat seco desplegarán hojas con menor AFE (más gruesas), que permiten disminuir la superficie de pérdidas de agua y/o aumentar las defensas físicas. Esta hipótesis sólo se cumplió en los géneros *Bursera* y *Ceiba*. Por otra parte, en el género *Caesalpinia* también se encontraron diferencias significativas pero en la dirección contraria a lo predicho por la hipótesis. Es decir, la especie de hábitat seco desarrolló hojas con menor área foliar específica (Figura 3g, Tabla 2). En el resto de los géneros analizados no se detectó variación significativa de AFE entre especialistas de hábitats secos y húmedos.

Hipótesis 8. Las especies de hábitat seco tendrán madera más densa con menor riesgo de embolismos, que las especies de hábitat húmedo. Esta predicción se cumplió en los géneros *Caesalpinia*, *Coccoloba* y *Cordia*. En el género *Ceiba* la especie de hábitat seco presentó significativamente una menor densidad de la madera del tallo, en tanto que no se presentaron diferencias significativas para los dos géneros restantes (Figura 3h, Tabla 2).

Hipótesis 9. Las especies de hábitat seco tendrán tallos con una mayor capacidad para almacenar agua (mayor CAA_t), que las especies de hábitat húmedo. Esta predicción se cumplió sólo en el género *Ceiba*. En los géneros *Caesalpinia*, *Coccoloba* y *Cordia* la relación se invirtió, ya que las especies de hábitat seco presentaron un potencial de almacenamiento de agua en los tallos significativamente menor (Figura 3i, Tabla 2).

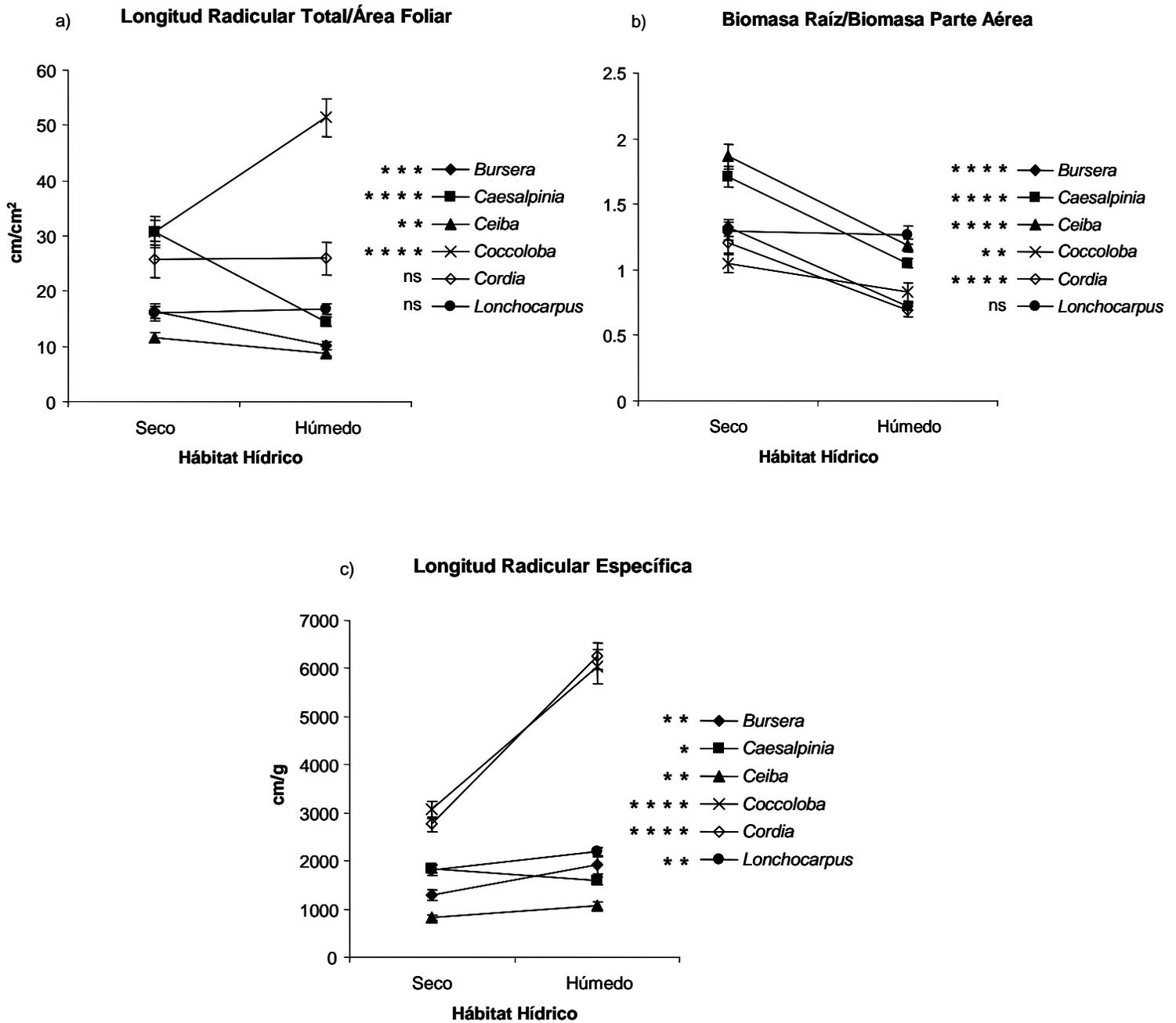


Figura 3 (a-c). Divergencias de atributos morfo-funcionales entre las especies especialistas de hábitat seco y hábitat húmedo: a) cociente longitud total radicular entre superficie foliar, b) cociente de biomasa de raíz entre biomasa parte aérea y c) longitud radicular específica. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de ANOVA: ns = no significativo, * = $P \leq 0.05$, ** = $P \leq 0.01$, *** = $P \leq 0.001$ y **** = $P \leq 0.0001$.

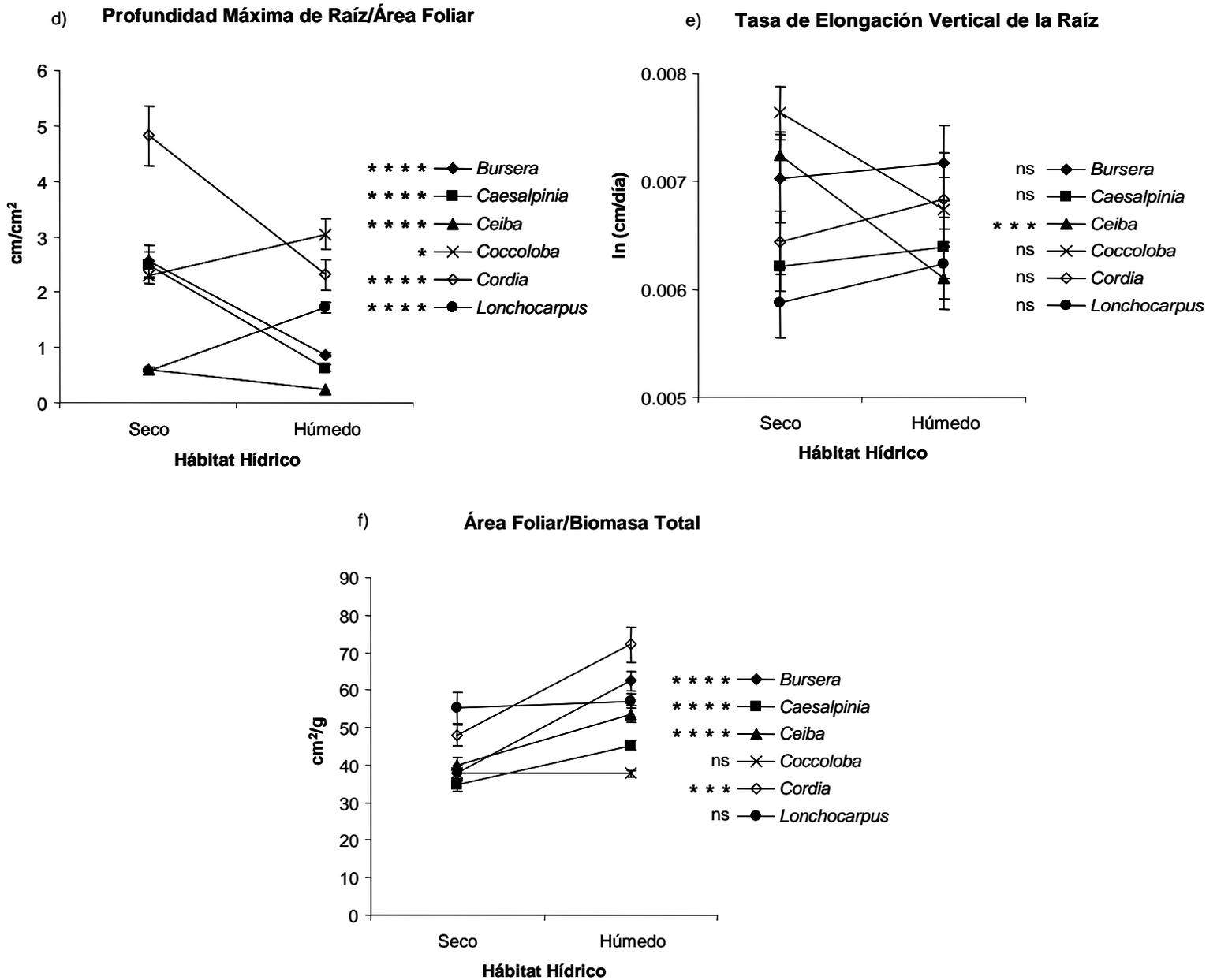


Figura 3(d-f). Divergencias de atributos morfo-funcionales entre las especies especialistas de hábitat seco y hábitat húmedo: d) cociente profundidad máxima de raíz por unidad de superficie foliar, e) tasa de elongación vertical de la raíz y f) cociente de área foliar entre biomasa total. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de ANOVA: ns=no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

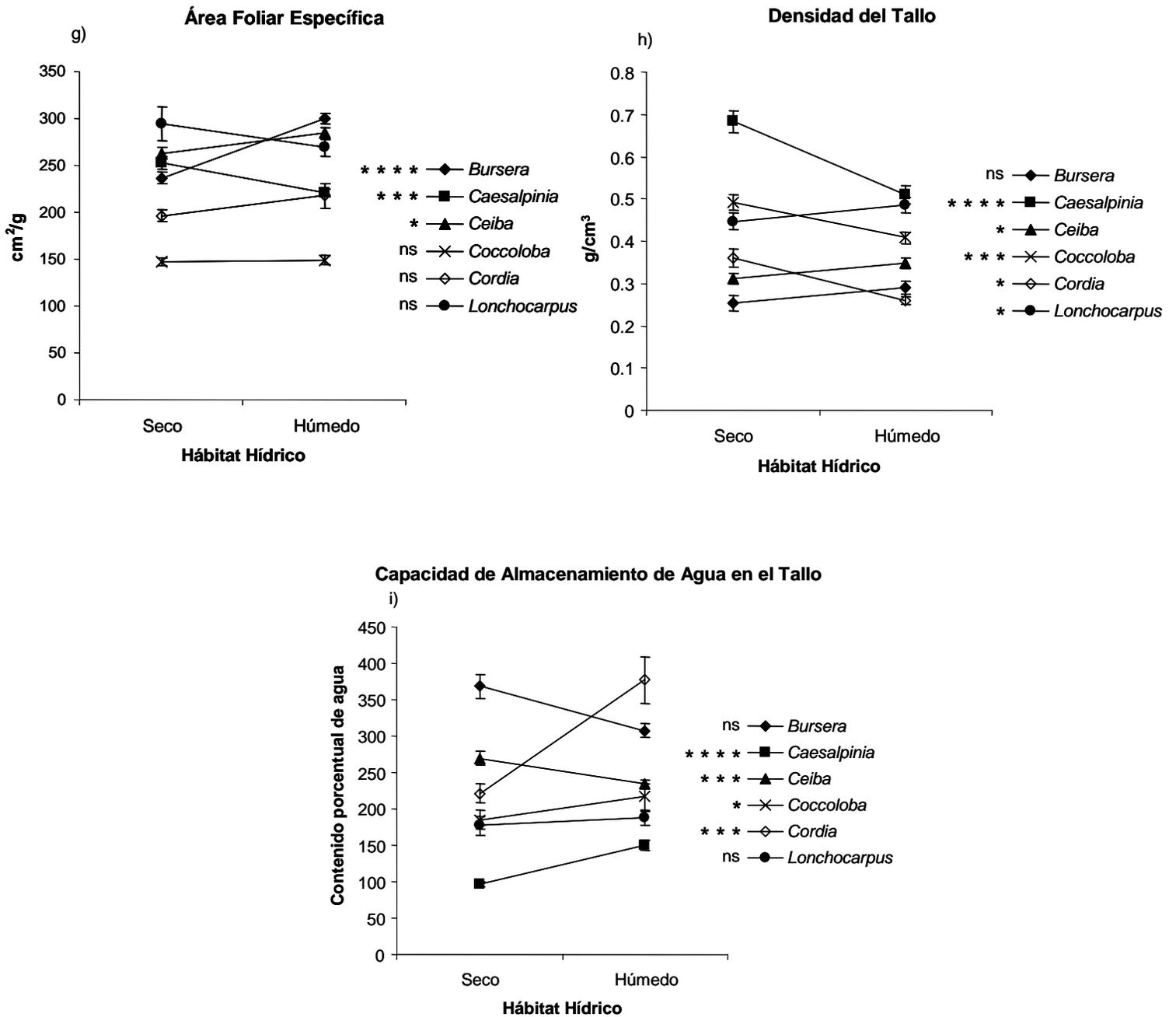


Figura 3(g-i). Divergencias de atributos morfo-funcionales entre las especies especialistas de hábitat seco y hábitat húmedo: g) área foliar específica, h) densidad de tallo y i) capacidad de almacenamiento de agua en el tallo. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de ANOVA: ns=no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

Respuestas intraespecíficas al nivel de riego - Análisis género por género

A continuación se describen los efectos del nivel de riego experimental sobre la morfología de plántulas de especies de hábitats secos y húmedos en su conjunto, obtenidos a partir de ANOVAs aplicados a cada género y variable morfológica.

Para el cociente de longitud total radicular por superficie foliar (LTR/AF), la relación aumentó desde el riego alto hacia el riego bajo en los géneros *Bursera*, *Coccoloba* y *Lonchocarpus* (Figura 4a, Tabla 2). La asignación de biomasa a raíz (Br/Ba) fue mayor en el nivel de riego bajo que en el de riego alto en el caso de los géneros *Bursera*, *Coccoloba* y *Lonchocarpus*, en tanto que no hubo efectos significativos del riego para los otros tres géneros (Figura 4b, Tabla 2). Asimismo, LRE aumentó desde riego alto a riego bajo sólo en el género *Ceiba*, en tanto que en el resto de los géneros no se registraron diferencias significativas (Figura 4c, Tabla 2).

En general la profundidad de raíz en relación al área foliar (ProfMaxR/AF) no cambió con el nivel de riego (no hubo efectos significativos del riego en 5 géneros, (ver Figura 4d y Tabla 2). Sólo para el género *Coccoloba*, se observó que el cociente ProfMaxR/AF fue mayor en el nivel de riego bajo. Contrariamente a lo esperado, la tasa de elongación vertical de la raíz (TEVR) fue mayor en el riego alto que en el bajo en tres de los seis géneros *Bursera*, *Caesalpinia* y *Lonchocarpus* (Figura 4e, Tabla 2), en tanto que no fue sensible al riego en los otros tres géneros.

El cociente de área foliar entre biomasa total de la plántula (AF/BT) fue insensible al riego para cinco de los seis géneros (Tabla 2). Sólo en el género *Ceiba*, contrario a lo esperado, el valor AF/BT fue mayor en bajo que en riego alto (Figura 4f, Tabla 2). El AFE cambió con el riego en cuatro géneros *Bursera*, *Ceiba*, *Coccoloba* y *Cordia*, pero en dirección opuesta a lo

esperado; en el tratamiento de riego bajo las plántulas desarrollaron hojas más delgadas (menor AFE) que en el riego alto (Figura 4f). En el resto de los géneros el AFE no cambió con el riego (Figura 4g, Tabla2).

Para la densidad de madera en el tallo (Dt) sólo se encontraron efectos del riego en dos géneros (*Bursera* y *Lonchocarpus*) y éstas fueron en direcciones opuestas. Por un lado, para el género *Bursera* se presentó un incremento significativo en la densidad en el tratamiento de riego bajo (Figura 4h, Tabla 2). El caso contrario sucedió para el género *Lonchocarpus* (Figura 4h), donde se registró una disminución significativa de la densidad en el tratamiento de riego bajo. Para la capacidad de almacenamiento de agua en los tallos (CAA_t), se registró una respuesta al tratamiento de riego en cinco de los seis géneros, aunque en direcciones opuestas. Para los géneros *Coccoloba* y *Lonchocarpus* la capacidad de almacenamiento aumentó en el tratamiento de riego bajo, en tanto que los tres géneros restantes (*Bursera*, *Caesalpinia* y *Ceiba*) el potencial de almacenamiento disminuyó en el tratamiento de riego bajo (Figura 4i, Tabla 2).

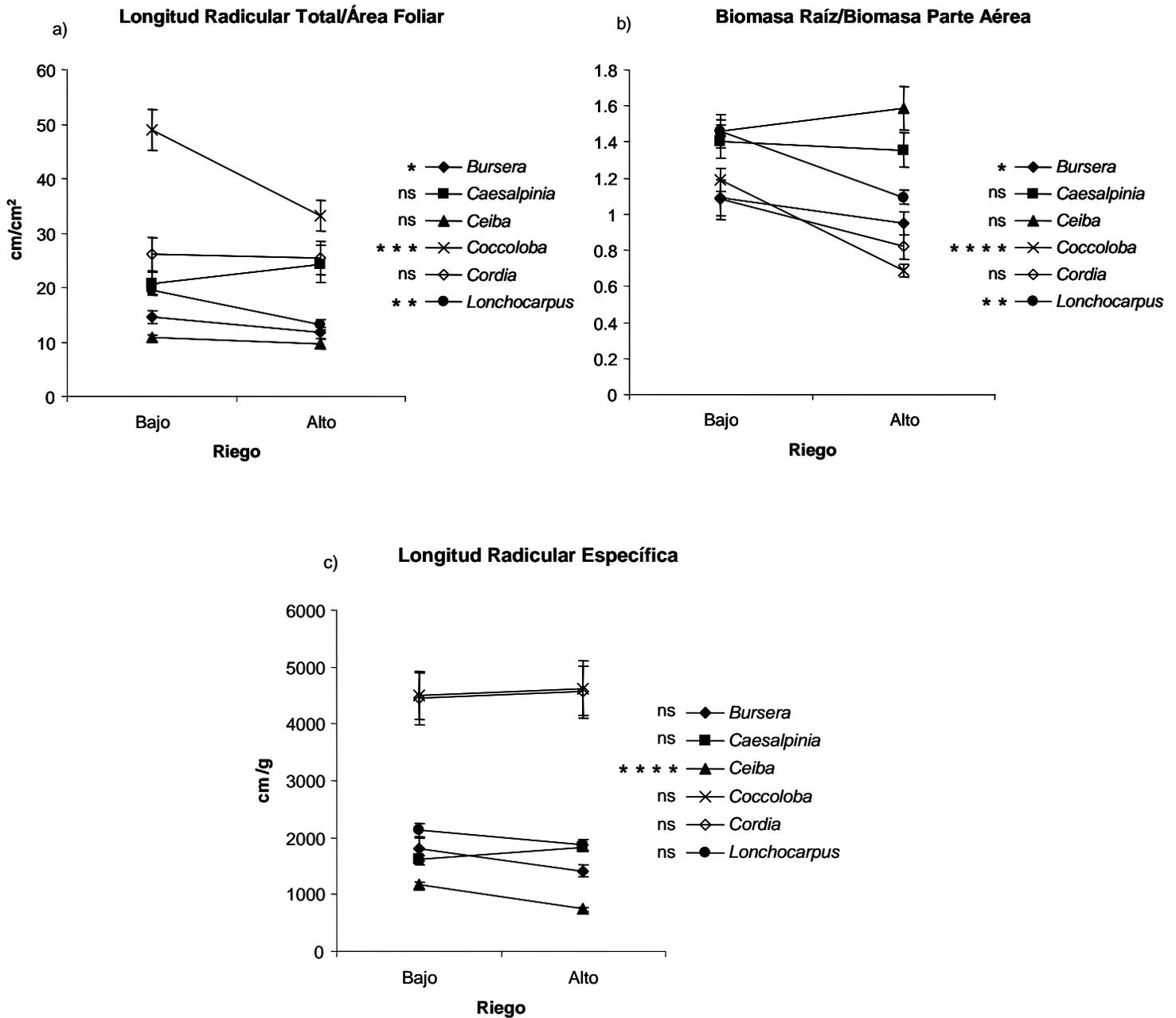


Figura 4 (a-c). Respuesta intraespecífica de los atributos morfo-funcionales entre tratamientos de riego bajo y alto: a) cociente longitud total radicular entre superficie foliar, b) cociente de biomasa de raíz entre biomasa parte aérea y c) longitud radicular específica. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de ANOVA: ns=no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

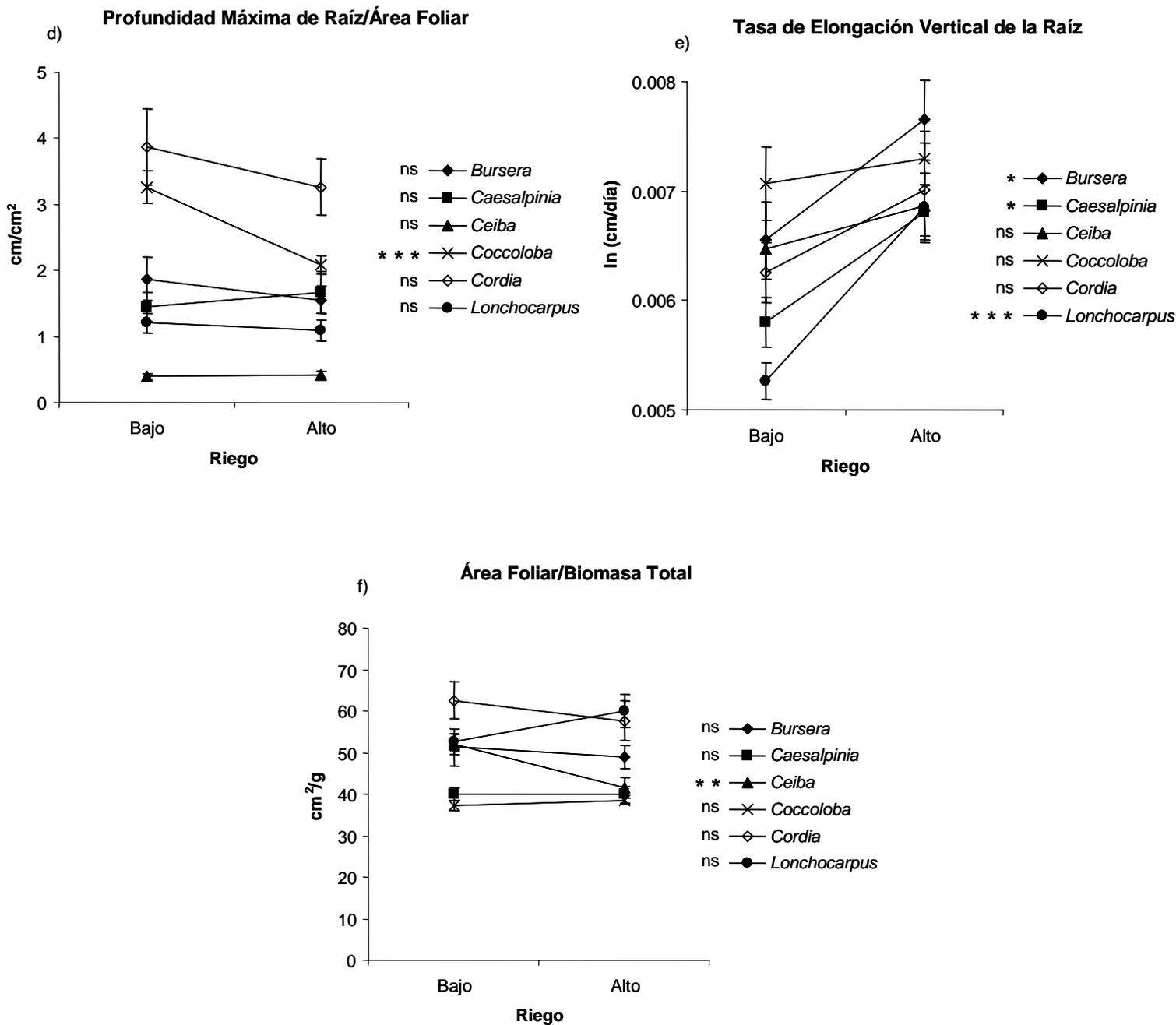


Figura 4 (d-f). Respuesta intraespecífica de los atributos morfo-funcionales entre tratamientos de riego bajo y alto. d) cociente profundidad máxima de raíz por unidad de superficie foliar, e) tasa de elongación vertical de la raíz y f) cociente de área foliar entre biomasa total. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de ANOVA: ns=no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

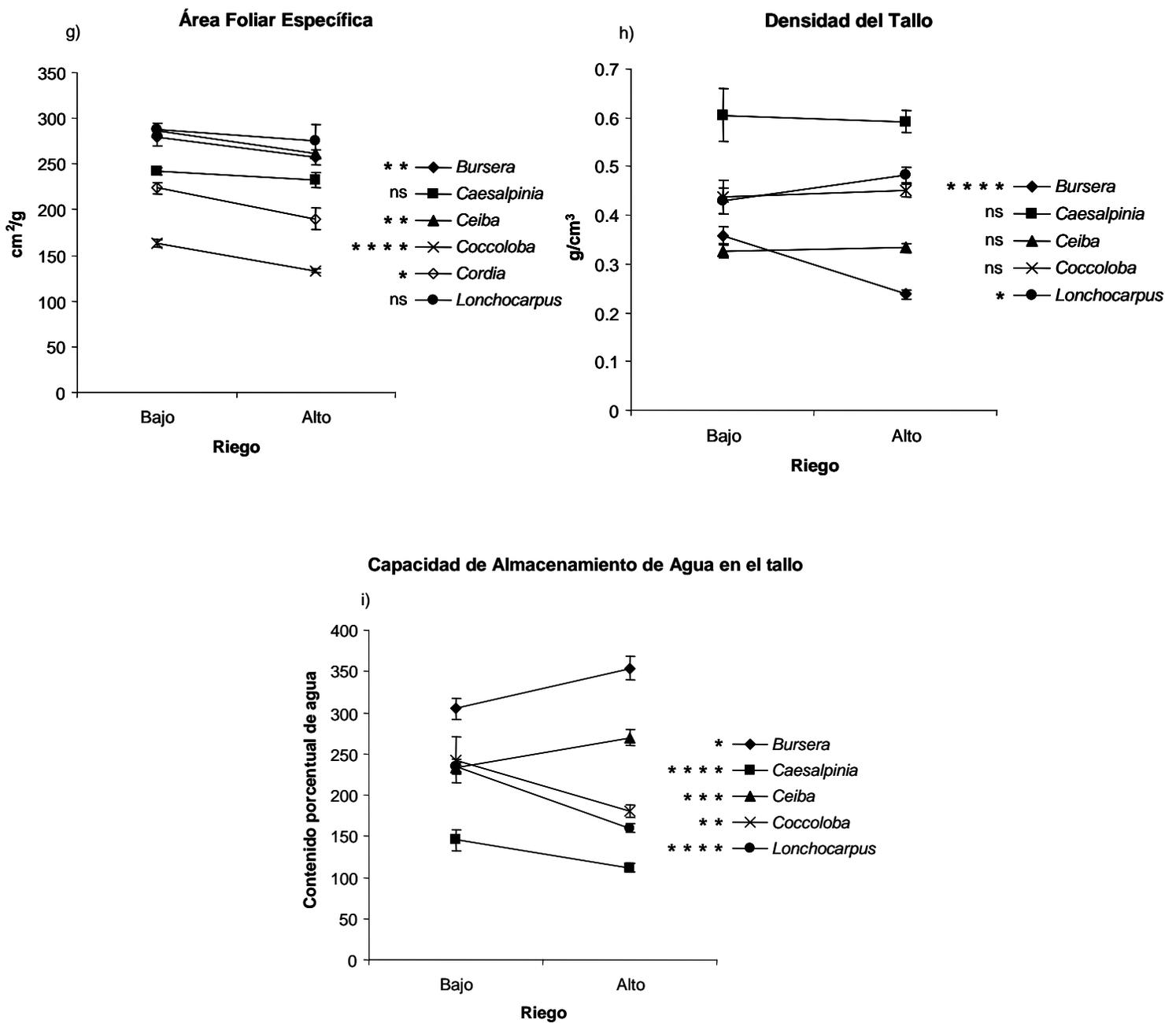


Figura 4 (g-i). Respuesta intraespecífica de los atributos morfo-funcionales entre tratamientos de riego bajo y alto: g) área foliar específica, h) densidad de tallo y i) capacidad de almacenamiento de agua en el tallo. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de ANOVA: ns=no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

Interacción entre Tratamiento de Riego y Hábitat Hídrico

Cuando se evaluó si existía un posible cambio en las estrategias morfológicas de las especies al ser sometidas a distintos niveles de riego se encontró que las interacciones significativas entre hábitat y nivel de riego fueron poco frecuentes, limitándose a 11 casos de un total de 54 analizados (Tabla 2), y no mostraron ningún patrón de diferencias entre especies de hábitats secos y húmedos. Los casos en que se presentaron interacciones significativas entre hábitat y riego se presentan en la Figura 5.

En particular, a favor de la hipótesis planteada, las especies de hábitat seco de los géneros *Bursera* y *Cordia*, aumentaron la inversión de biomasa a raíz desde riego alto a bajo, en tanto que las especies de hábitat húmedo no variaron su cociente Br/Ba entre niveles de riego (Figura 5a y 5b, respectivamente). En contra de lo esperado, las especies de hábitat húmedo de *Bursera* y *Ceiba*, exhibieron una respuesta plástica más drástica desde riego alto a bajo en términos de su LRE (Figura 5c y 5d, respectivamente). Asimismo, las especies de hábitat húmedo de *Caesalpinia* y *Lonchocarpus*, exhibieron una respuesta plástica mayor de riego alto a bajo en su AFE, en tanto que las especies de hábitat secos no respondieron al riego (Figura 5e y 5f, respectivamente). Por otra parte, para los géneros *Bursera* y *Ceiba* las especies de hábitat seco aumentaron su capacidad de almacenamiento de agua desde el tratamiento de riego bajo hacia el de riego alto (Figura 5i y 5j), en tanto que para el género *Caesalpinia* ocurrió lo contrario, la capacidad de almacenamiento de agua aumento desde riego alto a bajo en la especie de hábitat húmedo (Figura 5 k).

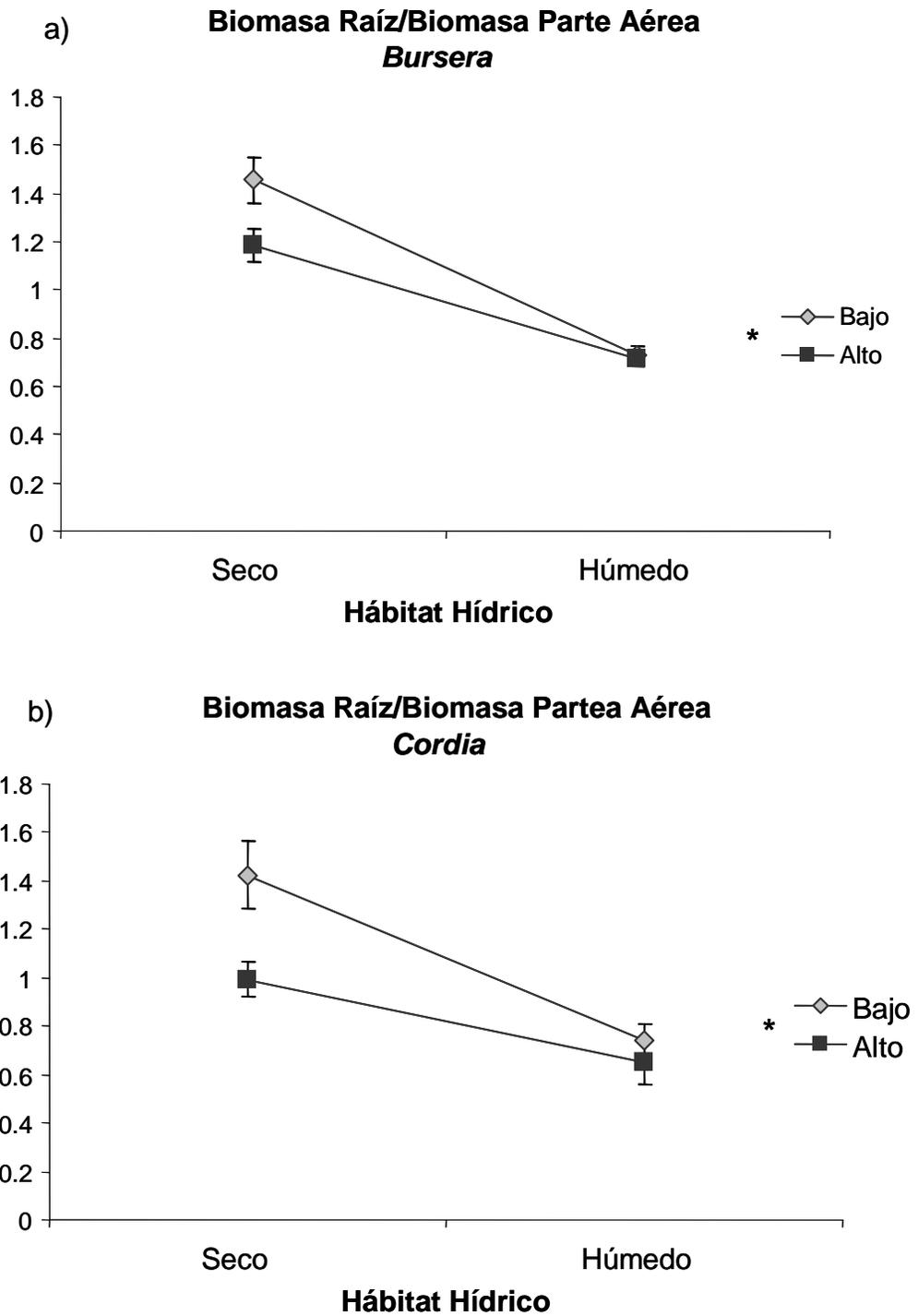


Figura 5 (a-b). Interacción entre hábitat y tratamiento de riego para cociente biomasa de raíz entre biomasa parte aérea para el género *Bursera* (a) y para el género *Cordia* (b). En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de F: ns = no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$

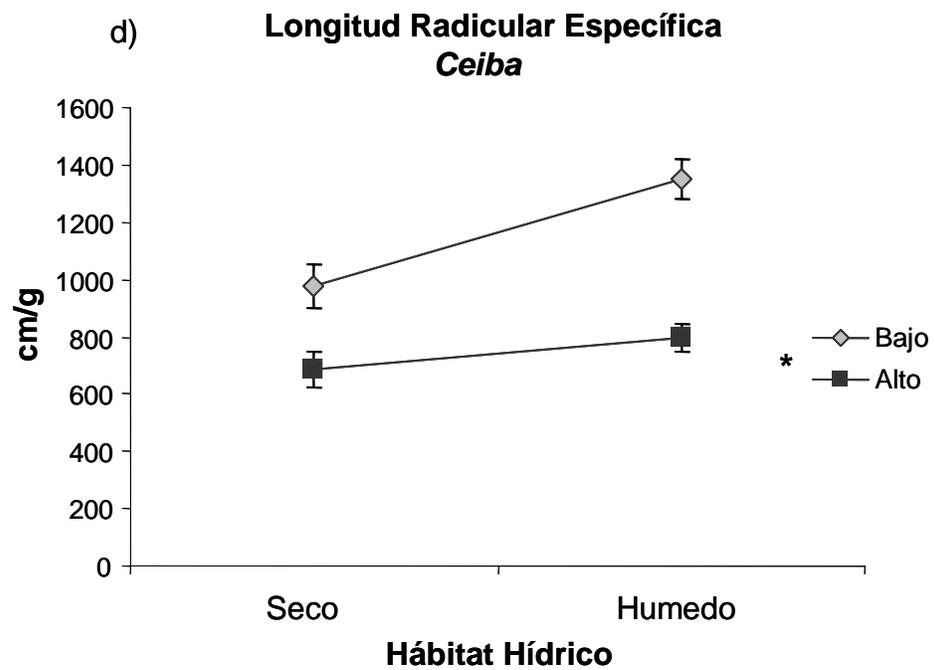
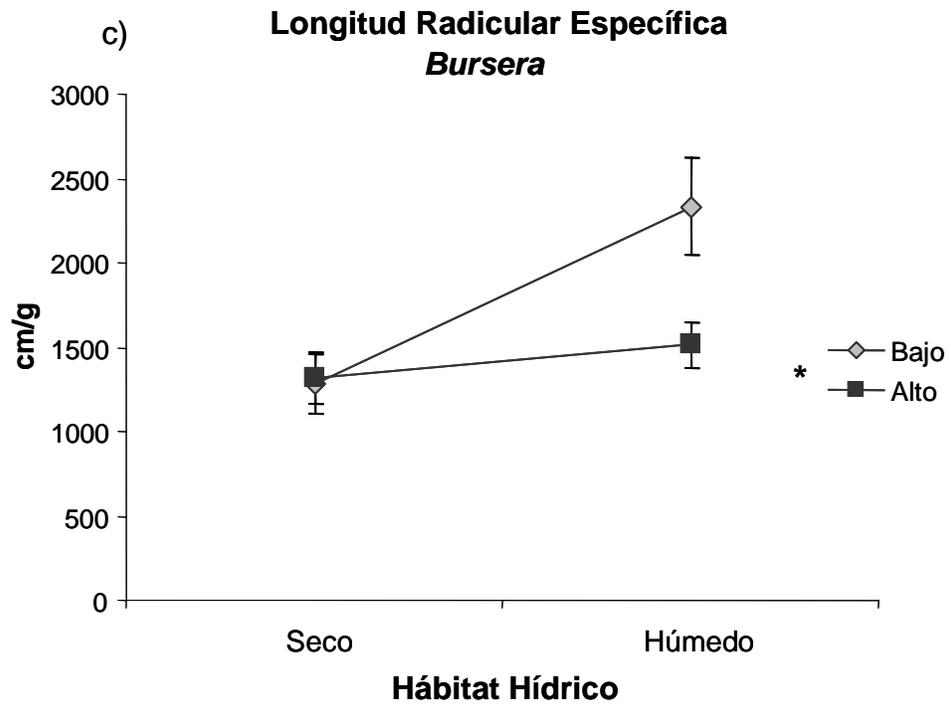


Figura 5 (c-d). Interacción entre hábitat y tratamiento de riego para longitud radicular específica para el género *Bursera* (c) y para el género *Ceiba* (d). En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de F: ns = no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

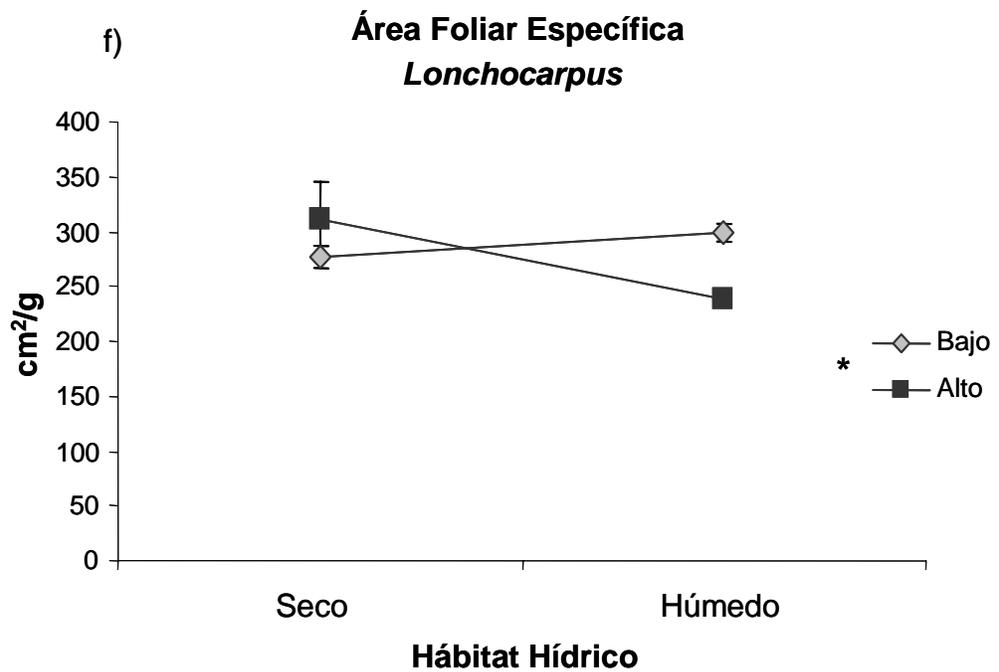
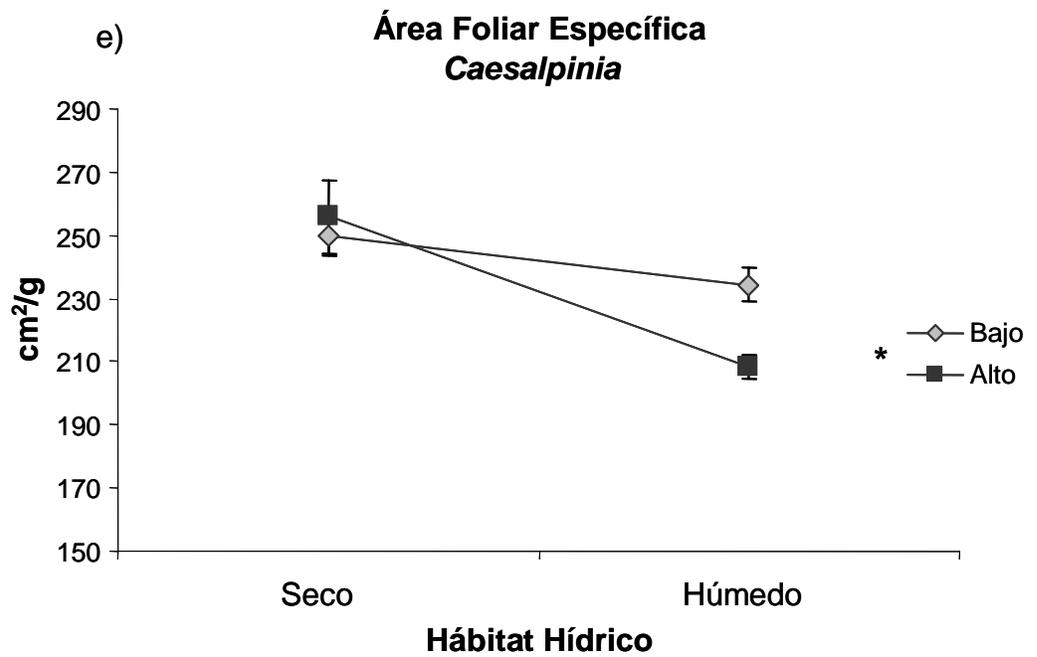


Figura 5 (e-f). Interacción entre hábitat y tratamiento de riego para el área foliar específica para el género *Caesalpinia* (e) y para el género *Lonchocarpus* (f). En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de F: ns = no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$

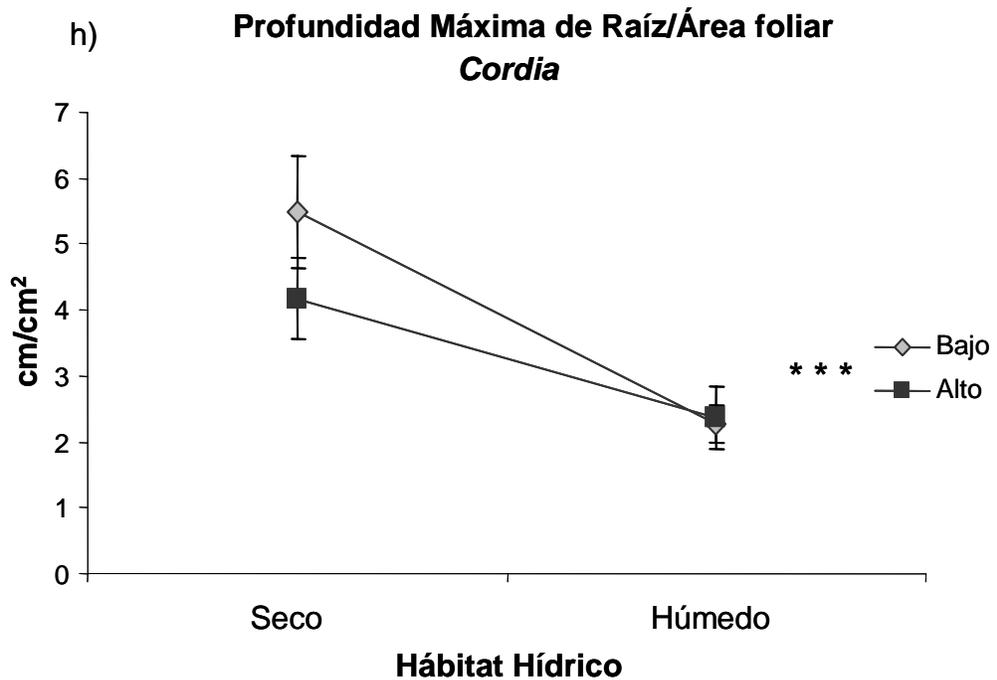
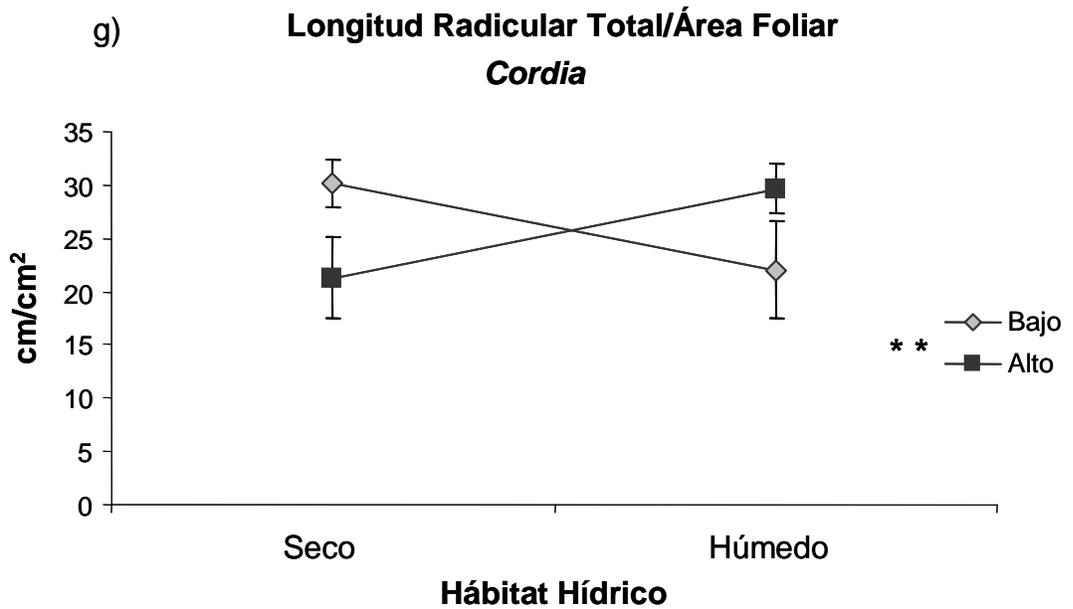


Figura 5 (g-h). Interacción entre hábitat y tratamiento de riego para el género *Cordia* para el cociente longitud total radicular entre superficie foliar (g) y para el cociente de profundidad máxima de raíz entre superficie foliar (h). En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de F: ns = no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

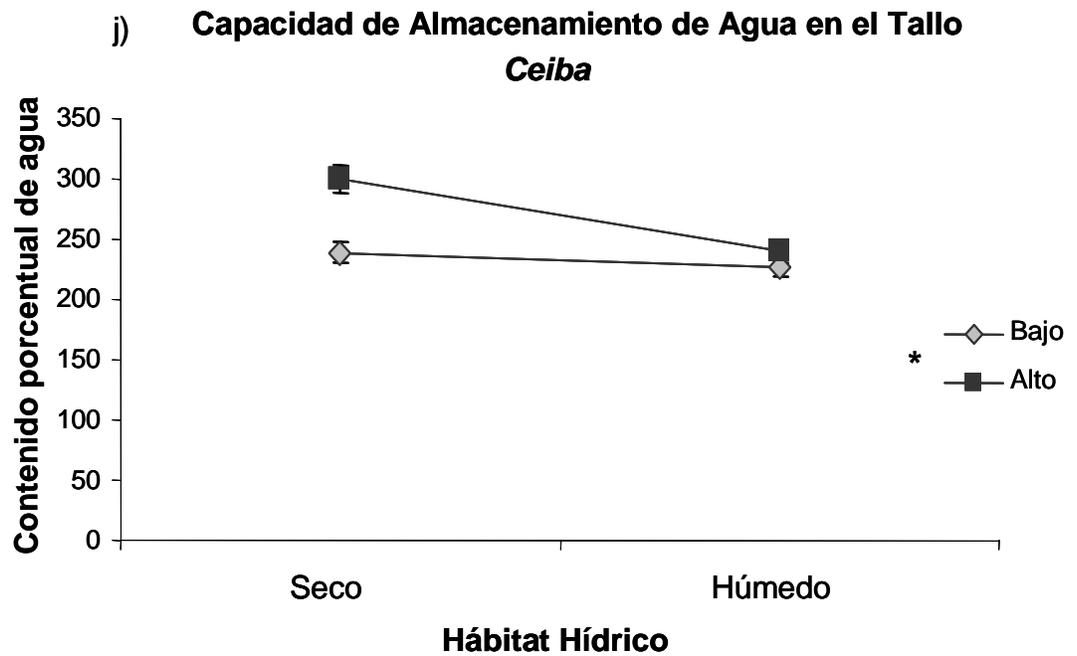
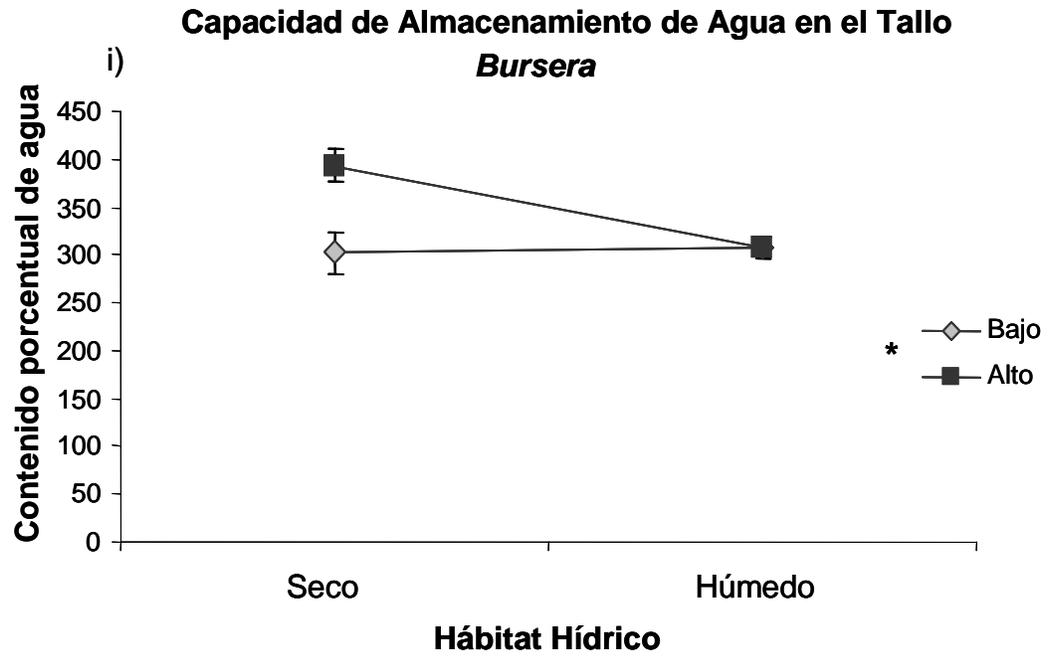


Figura 5 (i-j). Interacción entre hábitat y tratamiento de riego para la capacidad de almacenamiento de agua en el tallo para el género *Bursera* (i) y para el género *Ceiba* (j). En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de F: ns = no significativo, $*$ = $P \leq 0.05$, $**$ = $P \leq 0.01$, $***$ = $P \leq 0.001$ y $****$ = $P \leq 0.0001$.

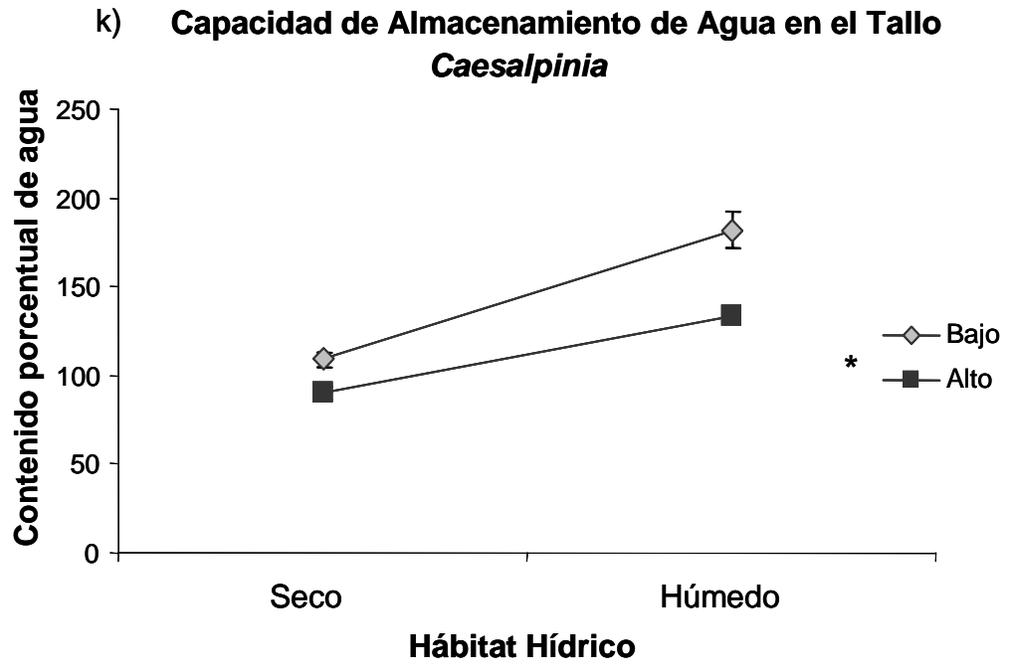


Figura 5 (k). Interacción entre hábitat y tratamiento de riego para la capacidad de almacenamiento de agua en el tallo para el género *Caesalpinia*. En el gráfico se muestra el promedio y el error estándar para cada especie. Prueba de F: ns = no significativo, $*=P\leq 0.05$, $**=P\leq 0.01$, $***=P\leq 0.001$ y $****=P\leq 0.0001$.

Tabla 2. Resumen estadístico de los ANOVAs para detectar efectos del hábitat que ocupa la especie, del nivel de riego y su interacción sobre atributos morfo-funcionales de plántulas para cada uno de seis pares de congéneres. Esp_{s-h} indica la dirección esperada para la divergencia morfológica entre hábitats (seco - húmedo). $Obs_{(s-h)}$ indica la dirección de la divergencia observada. Esp_{b-a} indica la dirección esperada para la respuesta morfológica entre niveles de riego (bajo - alto). $Obs_{(b-a)}$ indica la respuesta al riego observada. El efecto del hábitat y la interacción hábitat x Riego se probaron utilizando el error del modelo (gl = 18), en tanto que el efecto del riego se probó utilizando el termino Riego x Bloque como error (gl = 9). Los valores de P en negrita indican diferencias significativas y ns indica que las diferencias no fueron significativas.

Hábitat	Hídrico	Variables	Esp (s-h)	Bursera			Caesalpinia			Ceiba			Coccoloba			Cordia			Lonchocarpus		
				Obs _(s-h)	F	P	Obs _(s-h)	F	P	Obs _(s-h)	F	P	Obs _(s-h)	F	P	Obs _(s-h)	F	P	Obs _(s-h)	F	P
Hábitat	Hídrico	LTR/AF	>0	>0	20.23	0.0002	>0	32.71	<0.0001	>0	9.85	0.004	<0	31.81	<0.0001	<0	0.01	ns	<0	0.16	ns
		Br/Ba	>0	>0	90.51	<0.0001	>0	54.97	<0.0001	>0	48.71	<0.0001	>0	13.10	0.004	>0	32.18	<0.0001	<0	0.12	ns
		LRE	>0	<0	11.75	0.006	>0	7.68	0.02	<0	14.99	0.002	<0	58.89	<0.0001	<0	78.47	<0.0001	<0	11.85	0.004
		ProfMaxR/AF	>0	>0	36.59	<0.0001	>0	55.80	<0.0001	>0	61.47	<0.0001	<0	6.91	0.02	>0	32.01	<0.0001	<0	96.43	<0.0001
		TEVR	>0	<0	0.30	ns	<0	0.25	ns	>0	15.23	0.001	>0	0.03	ns	<0	0.39	ns	<0	0.09	ns
		AF/BT	<0	<0	116.08	<0.0001	<0	43.88	<0.0001	<0	26.14	<0.0001	>0	0.002	ns	<0	17.69	0.0004	<0	0.12	ns
		AFE	<0	<0	86.60	<0.0001	>0	18.18	0.0004	<0	7.74	0.01	<0	0.22	ns	<0	0.66	ns	>0	1.95	ns
		Dt	>0	<0	3.03	ns	>0	22.76	<0.0001	<0	4.74	0.04	>0	18.05	0.0003	>0	7.47	0.02	<0	4.29	0.05
		CAAt	>0	>0	3.87	ns	<0	120.77	<0.0001	>0	15.06	0.0004	<0	4.44	0.04	<0	27.98	0.0004	<0	0.04	ns
		Tratamiento de Riego	Variables	LTR/AF	>0	>0	4.59	0.04	<0	1.27	ns	>0	1.07	ns	>0	30.46	0.0006	>0	0.36	ns	>0
Br/Ba	>0			>0	5.07	0.03	>0	0.23	ns	<0	0.93	ns	>0	79.78	<0.0001	>0	4.32	ns	>0	19.08	0.004
LRE	>0			>0	2.69	ns	<0	4.83	ns	>0	72.50	<0.0001	<0	0.12	ns	<0	1.35	ns	>0	2.67	ns
ProfMaxR/AF	>0			>0	1.28	ns	<0	0.96	ns	<0	0.19	ns	>0	28.19	0.0006	>0	0.18	ns	>0	1.11	ns
TEVR	>0			<0	5.31	0.04	<0	8.55	0.02	<0	0.65	ns	<0	0.28	ns	<0	3.57	ns	<0	37.64	0.0002
AF/BT	<0			>0	0.55	ns	<0	0.0003	ns	>0	14.78	0.004	<0	0.72	ns	>0	1.22	ns	<0	3.90	ns
AFE	<0			>0	16.04	0.002	>0	2.36	ns	>0	11.20	0.008	>0	63.89	<0.0001	>0	6.51	0.02	>0	0.46	ns
Dt	>0			>0	48.15	<0.0001	>0	0.13	ns	<0	0.05	ns	<0	0.06	ns	—	—	—	<0	4.43	0.05
CAAt	>0			<0	4.91	0.03	>0	39.26	<0.0001	<0	15.50	0.0004	>0	9.04	0.006	—	—	—	>0	63.83	<0.0001
Hábitat Hídrico × Tratamiento de Riego	Variables			LTR/AF	S > H	S < H	0.02	ns	S < H	0.74	ns	S < H	3.99	ns	S < H	0.03	ns	S > H	9.81	0.006	S > H
		Br/Ba	S > H	S > H	4.16	0.05	S < H	0.06	ns	S < H	0.78	ns	S > H	0.09	ns	S > H	5.17	0.04	S < H	0.06	ns
		LRE	S > H	S < H	5.55	0.03	S > H	0.59	ns	S < H	4.49	0.05	S > H	2.80	ns	S > H	0.31	ns	S > H	1.72	ns
		ProfMaxR/AF	S > H	S > H	0.44	ns	S < H	1.02	ns	S < H	1.97	ns	S < H	1.64	ns	S > H	17.77	0.0005	S > H	0.01	ns
		TEVR	S > H	S < H	0.17	ns	S > H	0.002	ns	S > H	0.16	ns	S < H	0.97	ns	S < H	0.05	ns	S < H	0.30	ns
		AF/BT	S > H	S < H	3.63	ns	S > H	0.23	ns	S > H	0.26	ns	S < H	0.03	ns	S < H	3.57	ns	S < H	2.14	ns
		AFE	S > H	S < H	0.31	ns	S < H	4.81	0.04	S > H	0.05	ns	S < H	1.24	ns	S < H	0.12	ns	S < H	6.96	0.017
		Dt	S > H	S > H	1.08	ns	S > H	0.16	ns	S > H	0.003	ns	S > H	4.05	ns	—	—	—	—	—	—
		CAAt	S > H	S < H	5.20	0.03	S < H	7.36	0.01	S < H	6.64	0.01	S < H	2.94	ns	—	—	—	—	—	—

Nota: Como hipótesis general para la interacción hábitat hídrico x Riego se espera que la respuesta al riego (bajo – alto) sea mayor para la especie especialista hábitat seco que la especialista a hábitat húmedo, en cada género ($S_{(b-a)} > H_{(b-a)}$).

Patrones generales de divergencias entre Hábitat Hídrico

Cuando se evaluó la existencia de patrones generales de divergencias en el uso del hábitat hídrico para los seis géneros en su conjunto, únicamente se presentaron diferencias significativas para dos variables, Br/Ba y AF/BT (Tabla 3). Estos resultados coinciden con los encontrados al analizar género por género. En primer lugar, las especies de hábitat seco se caracterizaron por invertir una mayor biomasa en el sistema radicular por unidad de biomasa aérea (mayor Br/Ba) (Tabla 3). En segundo lugar, las especies de hábitat húmedo desplegaron una mayor superficie foliar por unidad de biomasa total (AF/BT) que las especies de hábitats secos (Tabla 3).

Patrones generales de respuesta al Tratamiento de Riego

Al evaluar si existían patrones o estrategias generales de respuesta al tratamiento de riego para los seis géneros en su conjunto, se observaron dos tendencias generales significativas. Por un lado, el patrón general del conjunto de especies fue la de desarrollar hojas más delgadas en el tratamiento de riego bajo (valor más alto de AFE) que en el de riego alto (Tabla 4). La segunda respuesta generalizada consistió en una disminución de la tasa de elongación vertical de la raíz (TEVR) en el tratamiento de riego bajo (Tabla 4). Este análisis general coincide con los análisis realizados género por género.

Tabla 3. Patrones de divergencias generales entre hábitat hídrico para cada uno de los atributos estudiados, explorados con prueba de t pareada. $Esp_{(s-h)}$ indica la divergencia esperada; $Obs_{(s-h)}$ = divergencia observada. Seco > Húmedo, Seco < Húmedo, indica el número de géneros donde el valor del atributo morfológico fue mayor en la especie de sitios secos que en la de húmedos y viceversa. Los valores de P en negrita indican diferencias significativas.

<i>Variables</i>	<i>Hábitat Hídrico</i>					
	$Esp_{(s-h)}$	$Obs_{(s-h)}$	t pareada	P	Seco>Húmedo	Seco<Húmedo
LTR/AF	>0	0.609	0.12	0.907	4	2
Br/Ba	>0	0.451	4.17	0.009	6	0
LRE	>0	-1246	-1.93	0.222	1	5
ProfMaxR/AF	>0	0.759	1.24	0.268	4	2
TEVR	>0	0.00016	0.58	0.585	2	4
AF/BT	<0	-12.476	-2.90	0.034	0	6
AFE	<0	-8.465	-0.59	1.421	3	3
Dt	>0	0.041	1.10	0.322	3	3
CAAt	>0	-25.896	-0.83	0.444	3	3

Tabla 4. Patrones de generales respuesta intraespecífica al tratamiento de riego para cada uno de los atributos estudiados, explorados con prueba de t pareada. $Esp_{(b-a)}$ indica la respuesta al riego esperada; $Obs_{(b-a)}$ indica la respuesta al riego observada. Bajo > Alto, Bajo < Alto, indica el número de géneros donde el valor del atributo morfológico fue mayor en el tratamiento de riego bajo que en alto y viceversa, respectivamente. Los valores de P en negrita indican diferencias significativas.

<i>Variables</i>	<i>Tratamiento de Riego</i>					
	$Esp_{(b-a)}$	$Obs_{(b-a)}$	t pareada	P	Bajo>Alto	Bajo<Alto
LTR/AF	>0	3.864	1.42	0.214	5	1
Br/Ba	>0	0.198	2.15	0.084	5	1
LRE	>0	101.758	0.88	0.842	3	3
ProfMaxR/AF	>0	0.332	1.62	0.334	4	2
TEVR	>0	-0.0008	-4.18	0.017	0	6
AF/BT	<0	1.528	0.61	1.434	4	2
AFE	<0	22.3153	5.88	0.002	6	0
Dt	>0	0.013	0.43	0.687	2	3
CAAt	>0	17.1726	0.68	0.536	3	2

DISCUSION

Divergencias morfológicas entre hábitats

El análisis de las divergencias morfológicas entre hábitats indicó que la mayor parte de los atributos morfológicos no han divergido entre hábitats en la misma dirección para el conjunto de los seis géneros. De los nueve atributos comparados, sólo en tres se detectó evidencia de cambio unidireccional con el hábitat. La asignación de biomasa a la raíz con respecto a la parte aérea y el cociente de área foliar por unidad de biomasa total cambiaron claramente en una sola dirección entre los hábitats, en tanto que la longitud de raíz específica (LRE) exhibió una tendencia marginal de cambio.

Longitud radicular total en relación al área foliar

Una de las hipótesis centrales sobre las adaptaciones de las plantas a sitios con baja disponibilidad de agua en el suelo es que las especies que habitan sitios secos despliegan una mayor superficie de absorción de agua en relación a la superficie de pérdida de la misma (Chapin *et al.*, 1993). En el presente estudio no se detectó evidencia de un patrón de divergencia generalizado entre los seis géneros en estudio. En particular, en el análisis género por género se detectó que sólo en tres casos (*Bursera*, *Caesalpinia* y *Ceiba*) la especie de hábitat seco presentó un mayor cociente de longitud radicular total entre el área foliar total (LTR/AF). Tampoco se detectó un patrón de divergencia generalizado al considerar a cada género como un punto en el análisis (diferencia entre el especialista de sitio seco y el de sitio húmedo). Si bien resulta obvio que a nivel morfológico la capacidad de las plantas para mantener el balance hídrico depende tanto de las superficies de absorción de agua por debajo del suelo, como de las superficies de pérdida de la misma vía el tejido fotosintético, hasta

donde se sabe no existen estudios previos que analicen el cambio conjunto de ambas superficies entre especies que habitan ambientes contrastantes en disponibilidad de agua. Esto no permite explorar la generalidad del resultado en el presente trabajo. Dado que un aumento en el cociente LRT/AF puede ocurrir por un aumento en la superficie radicular, una disminución en el área foliar o bien ambos, el análisis detallado de los componentes morfológicos que determinan las superficies subterráneas y aéreas es crucial para entender las adaptaciones.

Asignación de biomasa a raíz vs. parte aérea

Un componente del sistema radicular que se piensa contribuye al mantenimiento del estatus hídrico de la planta es el cociente de biomasa de raíz entre biomasa de la parte aérea. La predicción de que las especies de hábitat seco asignan una mayor biomasa a raíz que las especies de hábitat húmedo fue apoyada por los resultados del presente estudio. En cinco de los seis géneros, las especies de hábitat seco se caracterizaron por tener un mayor cociente de biomasa de raíz por biomasa de la parte aérea. Además, este fue un patrón de divergencia generalizado. Este resultado ha sido previamente detectado al comparar especies no relacionadas filogenéticamente que se distribuyen en sitios con una fuerte limitación de agua y otros recursos, principalmente en desiertos y zonas mediterráneas (Chapin *et al.*, 1993; Schenk y Jackson, 2002). Comúnmente se ha interpretado que este aumento en la asignación a la raíz se corresponde con un aumento en la superficie de absorción de agua (ver Chapin *et al.*, 1993; Paz 2003). Sin embargo, como se pudo observar previamente, al explorar directamente la superficie total de captura de agua en relación a la superficie de pérdida de agua, entre especialistas de hábitat seco vs. húmedo, no se detectó evidencia a favor de la

hipótesis planteada. En conjunto estos resultados sugieren que en especies de sitios secos, una mayor asignación de biomasa a raíz no tiene como función necesariamente aumentar la capacidad de absorción de agua en el suelo. Este resultado contradice el valor funcional que convencionalmente se ha asignado a la asignación de biomasa a raíz derivado de estudios en horticultura. Un estudio previo realizado por Paz (2003) indicó que esta desconexión funcional entre biomasa de raíz y longitud radicular ocurre también entre especies de árboles de bosques tropicales húmedos. Hasta el momento, el escaso número de estudios en plantas silvestres comparando tanto, la inversión a raíz como a la superficie radicular total en plantas silvestres, no permite explorar en qué escenarios ambientales puede ocurrir la desconexión funcional entre biomasa y superficies de absorción. Alternativamente, en las especies estudiadas, esta mayor asignación de biomasa a la raíz en relación a la parte aérea puede reflejar un aumento en la cantidad de reservas de carbohidratos no estructurales, como parte de una estrategia de permanencia en el ambiente y tolerancia ante estrés hídrico.

Recientemente se ha encontrado evidencia que apoya esta hipótesis. Por un lado, especies con alta asignación de biomasa a la raíz presentan altas concentraciones de carbohidratos no estructurales en matorral mediterráneo (Verdaguer y Ojeda, 2002), en sabana (Hoffmann y Franco 2003; Hoffmann *et al.*, 2004), y en comunidades arbustivas de Australia (Knox y Clarke, 2005). Estudios experimentales han detectado correlaciones positivas entre la capacidad de rebrote después de la pérdida de la parte aérea de la planta y la concentración de reservas de carbohidratos en la raíz (Canham *et al.*, 1999; Knox y Clarke, 2005).

Longitud radicular específica

Un componente más del sistema radicular que nos habla específicamente del grado de eficiencia de captura de recursos por abajo del suelo es la longitud radicular específica (Comas *et al.*, 2002; Comas y Eissenstat, 2004). En particular, se propuso la hipótesis de que las especies adaptadas a los hábitats secos desarrollarían sistemas radiculares con raíces más finas (valores más altos del LRE) con mayor relación superficie/volumen y por tanto con mayor eficiencia de absorción por unidad de biomasa invertida a raíz. Los resultados encontrados no apoyan dicha hipótesis. En contra de lo esperado, las especies de hábitat seco tendieron a presentar raíces más gruesas (menor LRE), probablemente con menor eficiencia de absorción de agua. En cinco de seis géneros las especies de hábitat seco presentaron LRE mas bajo, en tanto que lo opuesto ocurrió sólo en el género *Caesalpinia*. Esta fuerte tendencia en el análisis género por género, se detectó sólo de manera marginal en el análisis del conjunto de todos los géneros, debido probablemente a que la potencia estadística estuvo limitada por el reducido número de géneros analizados. La evidencia a favor de la adaptación de las plantas a ambientes con limitación hídrica vía la presencia de raíces más delgadas, con altos valores de LRE y mayor eficiencia de absorción, parece ser equívoca. Por un lado, de tres estudios previos donde se comparan en condiciones comunes la morfología de raíces de especies que habitan sitios con limitación hídrica contrastantes, uno apoya la hipótesis planteada (Poot y Lambers, 2003), y dos ofrecen evidencia justo en contra (Wright y Westoby, 1999; Nicotra *et al.*, 2002). Poot y Lambers (2003) detectaron que al comparar varias especies de *Hackea* en Australia, las especies que habitan zonas rocosas con mayor drenaje presentaron valores más altos de LRE que las especies de sitios más húmedos. En contraste, Wright y Westoby (1999) y Nicotra *et al.* (2002) al comparar pares congénicos

encontraron que plántulas de especies que habitan sitios con baja precipitación en Australia, presentaron un menor LRE promedio para todo el sistema radicular, que las especies de sitios con alta precipitación. Por otro lado, aún cuando la presencia de raíces gruesas con bajo LRE pudiera ser una adaptación a sitios con limitación hídrica, su significado funcional no es claro. Wright y Westoby (1999) detectaron además que los valores bajos de LRE parecen ser resultado de la presencia de raíces con diámetros grandes y plantean la hipótesis de que raíces más gruesas pueden facilitar la penetración del suelo. Es posible que valores bajos de LRE en especies de hábitat seco sea simplemente producto de promediar todo el sistema radicular, escondiendo posibles aumentos del LRE en las raíces más finas, en las cuales ocurre la mayor absorción. En el presente estudio no es posible probar formalmente esta posibilidad pues no se separaron las raíces por sus diámetros, sin embargo observaciones durante el experimento sugieren que aún las raíces finas tienen mayor diámetro en las especies de hábitats secos. Nicotra *et al.* (2002) detectaron también que las especialistas de sitios con baja precipitación presentaron menores valores del LRE al considerar todo el sistema radicular. Sin embargo, este resultado se invirtió cuando se evaluó el LRE sólo de raíces primarias y secundarias (las más gruesas en el sistema radicular). Si bien este resultado indica que el valor de LRE depende de la parte del sistema radicular evaluado, no apoya la idea de que una adaptación de las especies a hábitats secos sea la presencia de raíces de absorción con valores elevados de LRE. Finalmente, es posible que las raíces gruesas con una menor LRE funcionen como zonas de almacenaje de reservas de carbohidratos no estructurales, que favorezcan la habilidad para rebrotar y reponer las estructuras muertas por desecación. Esta función de almacenaje de raíces gruesas está bien documentada en especies comerciales y se correlaciona tanto con la presencia de una asignación alta de biomasa a la raíz, y en particular

a raíces de gran grosor, ricas en almidones. La elevada frecuencia de especies que rebrotan ante la pérdida de la parte aérea en comunidades mediterráneas y en la selva seca sugieren fuertemente que las raíces gruesas pueden ser clave para la permanencia de las plántulas a largo plazo.

Profundidad máxima de la raíz en relación al área foliar

La profundidad de raíz por unidad de área foliar es otra de las características del sistema radicular que se piensa contribuyen a mantener el balance hídrico de la planta cuando los niveles de agua desciendan en las capas superficiales del suelo. Este riesgo ambiental puede ser más alto en la cima de los lomeríos en Chamela donde el drenaje es más acelerado y se puede potenciar durante las sequías cortas que ocurren con frecuencia en la época de lluvias (García-Oliva *et al.*, 1991; Galicia *et al.*, 1999; García-Oliva *et al.*, 2002; Páramo-Pérez datos no publicados). Por lo tanto, se esperaba que las especies de hábitat seco tuvieran raíces que llegaran a una mayor profundidad en el gradiente vertical del suelo. En el presente estudio, se detectó que algunos géneros sí responden en la dirección esperada. Sin embargo, esta respuesta no fue un patrón general y parece depender del género en cuestión. En *Bursera*, *Caesalpinia*, *Ceiba* y *Cordia*, las especies de hábitat seco despliegan la raíz a una mayor profundidad por unidad de superficie fotosintética (mayor ProfMaxR/AF), en tanto que en *Coccoloba* y *Lonchocarpus*, ocurrió lo opuesto. En la literatura no existen suficientes casos para contextualizar los resultados del presente trabajo. Paz (2003), en un estudio que compara especies de árboles de distintos sitios de bosque tropical húmedo de Sudamérica, encontró que en el sitio con mayor estacionalidad en la disponibilidad de agua las especies tienen una

mayor profundidad máxima de raíz por unidad de área foliar, que las especies de los sitios con una menor estacionalidad en la disponibilidad de agua.

Tasa de elongación vertical de la raíz

Se predijo que las especialistas del hábitat seco presentan una mayor tasa de elongación vertical de la raíz que las especies de hábitats húmedos, como una adaptación que favorece el escape de las zonas superficiales del suelo, con mayor riesgo de desecación. Los resultados del presente trabajo no apoyan esta predicción, ya que no se encontraron diferencias significativas para cinco de los seis géneros evaluados. Es notable que la ausencia de cambio de la TEVR entre hábitats refleje la alta variabilidad presentada para este atributo. Es interesante mencionar, sin embargo, que para cuatro de estos cinco géneros, las especies de hábitat seco tendieron a reducir la tasa de elongación vertical de la raíz del eje principal. Esta tendencia puede simplemente reflejar las diferencias en las tasas de crecimiento relativo entre las especies de hábitat seco y las de hábitat húmedo. En el único género (*Ceiba*) donde sí hubo diferencias significativas, la especie de hábitat seco presentó una mayor tasa de elongación vertical del eje principal. Nicotra *et al.* (2002) encuentran que al comparar especies que se distribuyen en sitios con menor precipitación contra especies de sitios con mayor precipitación, las primeras se caracterizaron por tener una menor tasa de elongación vertical para todo el sistema radicular. Este patrón se invierte cuando la tasa de elongación vertical se evaluó sólo para el eje principal de la raíz. Es notorio que la estrategia de las especies de sitios con un alto estrés hídrico sea la tratar de alcanzar en menor tiempo, zonas en el gradiente vertical del suelo con una mayor disponibilidad de agua. Sin embargo, las especies de hábitat seco, del presente estudio, no apoyaron esta predicción.

Fracción de área foliar por peso total

Como se mencionó anteriormente, las plantas pueden mantener el estatus hídrico a través de cambios en las estrategias morfo-funcionales, tanto para la superficie radicular como para las superficies fotosintéticas. Una forma de lograr el mantenimiento del estatus hídrico de la planta es mediante la minimización de la superficie de pérdida de agua reduciendo el área foliar. Esta predicción es apoyada por los resultados del presente estudio. En cuatro de los seis géneros evaluados, las especies de hábitat seco tuvieron una menor superficie fotosintética por unidad de biomasa total de la planta y dos fueron neutros. Asimismo, se detectó un patrón de divergencia generalizado al tomar a cada género como un punto en el análisis. Entonces, en el presente estudio, la estrategia general de las especies de hábitat seco para mantener el balance hídrico no fue la de incrementar las superficies de captura de agua por debajo del suelo, sino reducir de forma significativa las de pérdida de agua por arriba del suelo. La presencia de baja área foliar por unidad de biomasa de la planta parece ser una estrategia generalizada para una amplia gama de especies que habitan en sitios con limitación hídrica como matorrales mediterráneos, matorrales xerófitos y desiertos (Hoffmann y Franco 2003; Valladares y Sánchez-Gómez, 2006).

Área foliar específica

En la literatura se ha propuesto que hojas densas o gruesas (con valores bajos de AFE) pueden ser adaptaciones de las especies que habitan sitios con estrés hídrico. Las hojas densas debido a la presencia de cutículas gruesas y/o pelos y tricomas disminuyen la pérdida de agua y el sobrecalentamiento de la hoja (Mooney, 1982; Pignatti, 1984; Turner, 1994;

Salleo *et al.*, 1997). Además, las hojas densas con paredes celulares gruesas pueden aumentar la resistencia de los tejidos de la hoja a presiones negativas de turgor durante eventos de estrés hídrico (Oertli *et al.*, 1990). En el presente trabajo no se detectó una respuesta en AFE para todos los géneros estudiados que sugiera una divergencia general entre hábitats hídricos. En particular, en tres de los seis géneros evaluados el AFE no cambió significativamente entre especialistas de hábitats secos *vs.* húmedos. De los tres casos donde se presentaron diferencias significativas, en dos géneros (*Bursera* y *Ceiba*) las especies de hábitat seco concuerdan con la predicción general. En el género *Caesalpinia*, el resultado que se encontró va en dirección contraria a la hipótesis propuesta, ya que la especie de sitios secos se caracterizó por desarrollar hojas con una mayor área foliar específica. La baja sensibilidad de AFE al hábitat hídrico contrasta con estudios previos que han detectado relaciones negativas entre el AFE y el nivel limitación hídrica del hábitat (Cunningham *et al.*, 1999; Reich *et al.*, 1999; Wright y Westoby, 1999; McDonald *et al.*, 2003; Gómez, 2005). Varios factores pueden influir en esta baja sensibilidad del AFE en el presente estudio. Por un lado, especies del mismo género pueden presentar variación más reducida en AFE que especies no emparentadas, es decir, el AFE puede ser un carácter relativamente conservado dentro de ciertos géneros. Éste es el caso de *Caesalpinia*, género para el cual se han detectado valores altos de AFE en varias especies en Chamela (Huante *et al.*, 1995). Esto no parece ser una regla, ya que evidencia a favor de valores de AFE bajos en hábitats con estrés hídrico fue apoyada en un estudio previo al comparar pares de especies de un mismo género en Australia (Wright y Westoby, 1999; Cunningham *et al.*, 1999). Por otro lado, los contrastes en el nivel de limitación hídrica son mayores en estudios previos, los cuales utilizan gradientes geográficos (Reich *et al.*, 1999; McDonald *et al.*, 2003; Gómez, 2005) más que

microclimáticos, siendo éste el caso también para los únicos estudios realizados donde utilizan congéneres (Cunningham *et al.*, 1999; Wright y Westoby, 1999). Por último, la baja sensibilidad de AFE entre hábitats puede deberse en parte al estado ontogenético de las plantas. Observaciones durante el experimento indican que plantas de mayor edad presentan diferencias más notorias en los valores de AFE. Por lo que la diferenciación en términos del AFE entre especies especialistas de hábitat seco y hábitat húmedo pudiera estar ocurriendo en un estado ontogénico más avanzado y donde tal vez este carácter tuviera una mayor importancia en el mantenimiento del estatus hídrico de la planta.

Densidad y capacidad de almacenamiento de agua del tallo

Dos atributos morfológicos del tallo se han relacionado con la capacidad de las plantas para mantener el balance hídrico en ambientes con limitación por agua, la densidad de la madera y la capacidad de almacenamiento de agua en el tallo. Especies con maderas densas presentan vasos del xilema con paredes engrosadas y diámetros reducidos, con menor riesgo de cavitación aún a potenciales hídricos muy negativos (Hacke *et al.*, 2001; Santiago *et al.*, 2004). Este mecanismo permite conservar la continuidad de la columna de agua manteniendo así la integridad y la funcionalidad del sistema conductor aun cuando la planta sufra déficit hídrico severo. Por otro lado, una mayor capacidad de almacenamiento de agua en el tallo permite tener reservas de agua que podría usar para conservar el balance hídrico cuando los niveles de agua en el suelo desciendan (Stratton *et al.*, 2000; Choat *et al.*, 2005, Borchert, 1994). En el presente estudio, tanto la densidad como la capacidad de almacenamiento de agua en el tallo entre especialistas de hábitat seco vs. húmedo no cambiaron siguiendo un patrón general. En particular, tres de los seis géneros evaluados (*Caesalpinia*, *Coccoloba* y

Cordia), desarrollaron tallos con una mayor densidad, pero una menor capacidad de almacenamiento de agua, en tanto que *Bursera*, *Ceiba* y *Lonchocarpus* la respuesta se invierte, aunque para el género *Bursera* la diferencia fue marginalmente significativa. Esta ausencia de un patrón generalizado de variación en ambos atributos, y más aún la variación dependiente de la identidad de cada taxón coincide con lo reportado en un estudio previo realizado en un bosque tropical seco en Costa Rica (Borchert, 1994). La presencia de patrones inversos de variación entre la densidad de la madera y la capacidad de almacenamiento del tallo sugieren estrategias excluyentes para la adaptación a ambientes hídricos limitantes. Lo que sugiere una disyuntiva funcional (trade-off) entre este par de atributos y sea detectado que ocurre como consecuencias de las diferencias estructurales a nivel de la madera. Las maderas más densas presentan un mayor número de vasos con paredes reforzadas y de menor diámetro además de una mayor proporción de fibras (Hacke *et al.*, 2001; Choat *et al.*, 2005). Por otra parte, maderas menos densas y con una mayor capacidad de almacenar agua se caracterizan por presentar vasos de mayor diámetro y principalmente tienen una mayor proporción de tejido de parénquima y donde presumiblemente ocurre el almacenaje de agua (Borchert, 1994; Borchert y Pockman, 2005; Choat *et al.*, 2005).

Respuestas intraespecíficas al nivel de riego

Al analizar el efecto de los tratamientos de riego (alto vs. bajo) sobre la morfología de las plántulas (respuesta intraespecífica a la disponibilidad de agua) se detectó que el resultado más general fue una baja sensibilidad de los atributos al nivel de riego. Esto es, de los nueve atributos analizados sólo dos (AFE y CAA t) cambiaron con el riego en más de cuatro

géneros, en tanto que el resto de los atributos varió en uno a tres géneros. Se detectó además una marcada diferencia en el nivel de plasticidad al tratamiento de agua entre los géneros; desde géneros donde cinco y seis de los nueve atributos estudiados fueron sensibles al tratamiento (*Coccoloba*, *Lonchocarpus*, *Bursera*), hasta géneros donde sólo dos atributos mostraron plasticidad (*Cordia* y *Caesalpinia*).

Como hipótesis general se esperaba que la respuesta intraespecífica al estrés hídrico (comparación entre riego bajo y alto) ocurriera en la misma dirección que las divergencias de las especies entre hábitats hídricos (comparación entre hábitat húmedo y seco). Tres resultados encontrados no apoyan dicha hipótesis. Por un lado, la mayor parte de los atributos no respondieron al nivel de riego en tres o más géneros. Por otro lado, los atributos que cambiaron con el nivel de riego no siempre lo hicieron en la dirección de la hipótesis planteada y la dirección de dicho cambio dependió en parte del género en cuestión. Finalmente, para aquellos atributos donde se detectó un patrón general de respuesta plástica al nivel de riego fueron los menos variables al nivel interespecífico.

Por ejemplo, la longitud radicular específica, el cociente de área foliar por biomasa total y la profundidad máxima de raíz por área foliar fueron los atributos menos plásticos, difiriendo entre niveles de riego sólo para un género. Hasta donde se conoce, no existen estudios previos que analicen la respuesta plástica al nivel de riego de la longitud radicular específica y del cociente de área foliar entre biomasa total de la plántula, tal que permita comparar nuestros resultados. Sin embargo, de manera interesante, en la literatura los reportes de la profundidad máxima de raíz indican, al igual que en nuestro estudio, que la mayor parte de las especies no responden al nivel de riego. Haciendo un meta-análisis, de un total de 61 especies (59 hierbas y 2 árboles) analizadas en cuatro estudios (Park, 1990; Evans

y Etherington, 1991; Reader *et al.*, 1993; Thomas y Gausling, 2000), sólo en 13 especies las plántulas creciendo en riego bajo presentaron raíces más profundas que las de riego alto, en tanto que en 49 la profundidad de raíz no cambió ($\chi^2 = 21.26$, $P < 0.0001$).

La asignación de biomasa a raíz con respecto a la parte aérea (Br/Ba) y la longitud radicular total en relación al área foliar (LTR/AF) fueron dos atributos que presentaron un grado de plasticidad intermedio, exhibiendo efectos del nivel de riego en tres de los seis géneros analizados. En este caso, Br/Ba y LTR/AF aumentaron desde riego alto a riego bajo, como un ajuste de las plantas para maximizar la superficie de captura de agua, como se planteo en la hipótesis. Este cambio se detectó para los mismos tres géneros (*Bursera*, *Coccoloba* y *Lonchocarpus*), al parecer como una respuesta coordinada entre el aumento en la asignación de biomasa a raíz con respecto a parte aérea y el despliegue de una mayor superficie de absorción de agua. En el único estudio previo donde se reportan este par de atributos, Aspelmeier y Leuschner (2006) no encuentran esta respuesta coordinada entre los dos atributos en condiciones de limitación de agua para la especie *Betula pendula* (el cociente Br/Ba se incrementa y el cociente de LTR/AF no cambia). Al hacer un meta-análisis de los casos en la literatura donde se reporta la respuesta del cociente de Br/Ba al nivel del riego, se encontró que no existe una respuesta generalizada al nivel de riego entre las especies, al igual que en el presente estudio. De un total de 20 especies, reportadas en 10 estudios, sólo 13 especies incrementan la inversión de biomasa a raíz con respecto a la parte aérea en el nivel de riego bajo, y las siete restantes no cambian ($\chi^2 = 1.8$, $P > 0.18$) (Sultan y Bazzaz, 1993; Huang y Fry, 1998; Wang *et al.*, 1998; McConnaughay y Coleman, 1999; Khurana y Singh, 2000; Thomas, 2000; Thomas y Gausling, 2000; Evers y Parsons, 2003; Khurana y Singh, 2004; Aspelmeier y Leuschner, 2006).

Es notable que dos atributos sí cambiaron de manera generalizada entre niveles de riego para todo el conjunto de géneros; la tasa de elongación de la raíz (TEVR) y el área foliar específica (AFE). Sin embargo, ambos atributos cambiaron en la dirección opuesta a la propuesta en la hipótesis; la TEVR disminuyó y el AFE aumentó en condiciones de estrés hídrico. En el caso de la TEVR, nuestro resultado no concuerda con lo reportado en estudios previos. En un trabajo realizado para dos especies de *Quercus* creciendo en condiciones de riego alto y bajo (Thomas y Gausling, 2000), se encontró que la TEVR aumentó en el tratamiento de riego bajo, de acuerdo a nuestra predicción. Sin embargo, Schütz *et al.* (2002) encuentran que en cuatro especies de *Eucalyptus*, sólo dos especies aumentan la TEVR en los tratamientos con mayor estrés hídrico y las otras dos especies no modificaron la TEVR entre tratamientos. En el presente estudio es posible que valores más altos de la tasa de elongación vertical de la raíz en riego alto simplemente reflejen que las plántulas presentaron una mayor tasa de crecimiento de todos sus órganos en la condición menos estresante, y no una respuesta específica para aumentar la capacidad de forrajeo a profundidad en el suelo.

En el presente estudio se planteó la predicción de que en condiciones de riego bajo las plántulas de cada especie producirían hojas más gruesas y/o más densas como un ajuste para disminuir la pérdida de agua por unidad de superficie foliar. En contraste, los resultados indican que las plántulas expuestas a condiciones de estrés hídrico presentaron hojas menos densas o menos gruesas que las plántulas expuestas a condiciones de alta humedad en el suelo. El significado funcional de hojas con menor AFE en condiciones de riego alto es aún una pregunta abierta en nuestro estudio. Una posibilidad es que especies caducifolias, como las especies típicas de las selvas secas, apuesten a la producción de hojas más baratas bajo condiciones de limitación hídrica más que a hojas más gruesas y/o más densas, las cuales

tienen una menor tasa de pérdida de agua pero a la vez más costosas. Si bien no existen trabajos previos a nivel intraespecífico para bosques tropicales, los estudios previos con plantas de bosques templados (todos con especies caducifolias) indican la ausencia de un patrón generalizado de respuesta de AFE en condiciones de riego bajo. Por un lado, Thomas y Gausling (2000) y Rieger *et al.* (2003), encuentran que AFE no difirió entre tratamientos de riego alto *vs.* bajo para dos especies del género *Quercus* y dos especies del género *Prunus*, respectivamente. Por otro lado, Ibrahim *et al.* (1997) y Thomas (2000) detectaron una disminución de AFE en condiciones de limitación hídrica para cuatro especies (*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Fagus sylvatica*, *Sorbus aria*) y una especie (*Populus balsamifera*), respectivamente. Sin embargo, Aspelmeier y Leuschner (2006) encuentran un aumento de AFE en condiciones de riego bajo en cuatro genotipos de *Betula pendula*. Es importante hacer notar que en el presente estudio, los valores altos de AFE en condiciones de riego bajo pueden estar reflejando la translocación de materiales de las hojas cuando las plantas se someten a condiciones de estrés hídrico. Observaciones durante el experimento indican que las plántulas sometidas a riego bajo tuvieron una producción muy limitada de hojas, por lo cual las hojas medidas al final del tratamiento correspondieron a una mezcla de hojas principalmente producidas antes y en menor medida después de haberse sometido al tratamiento de riego bajo.

Respuesta plástica al riego: variación entre especialistas de hábitats secos y húmedos.

Una predicción central en nuestro estudio es que las especies de hábitats secos tendrán una mayor capacidad plástica que las de hábitats húmedos para optimizar la morfología y contribuir al mantenimiento del estatus hídrico en condiciones de riego bajo. Esto se planteó

debido a que los micrositios secos típicamente presentan variaciones más drásticas y rápidas en los niveles de agua disponible en el suelo para las plantas, en comparación con los hábitats húmedos (Galicia *et al.*, 1999). Se esperaba que dicho fenómeno fuera particularmente importante durante los períodos de sequías cortas en la época de lluvias (M. E. Páramo-Pérez, comunicación personal). En otras palabras, se predecía que la capacidad plástica en la morfología fuera una adaptación a los hábitats secos y altamente variables en el bosque tropical.

Los resultados de este estudio no apoyan dicha hipótesis, ya que en general las especies especializadas a hábitats secos o húmedos respondieron de manera similar a los niveles de riego; de un total de 54 interacciones evaluadas, sólo 11 fueron significativas. Aún más, de estos 11 casos, en cinco de ellos se detectó que al contrario de nuestra predicción, la especie más plástica al nivel de riego fue la especialista de hábitat húmedo. Por ejemplo, en los géneros *Ceiba* y *Bursera*, la especialista de hábitats húmedos desarrolló raíces más finas en respuesta al riego bajo en comparación con la especie de hábitats secos. La evidencia a favor de la hipótesis planteada fue realmente escasa, ya que sólo en tres casos se detectó que la especialista de hábitat seco responde de forma más pronunciada al tratamiento de riego bajo. Por ejemplo, para los géneros *Bursera* y *Cordia*, la especie de hábitat seco presentó una mayor asignación de biomasa a raíz (Br/Ba) en el tratamiento de riego bajo que en el de riego alto, en tanto que la especialista de hábitats húmedos no cambió el Br/Ba con el nivel de riego. Este mismo patrón se detectó para la profundidad máxima de raíz estandarizada por el área foliar en el género *Cordia*. La ausencia de plasticidad detectada en el presente estudio contrasta con los resultados reportados en la literatura incluyendo hierbas y árboles de distintas comunidades vegetales, pero coincide con el único estudio realizado para selvas

secas (Khurana y Singh, 2004). Al hacer un meta-análisis de los estudios donde se reporta el nivel de plasticidad al nivel de riego entre grupos ecológicos, se encontró que las especies con mayor plasticidad en atributos del sistema radicular son las que se distribuyen en sitios con mayor riesgo de desecación y con una mayor heterogeneidad en la disponibilidad de agua ($\chi^2 = 19.73$, $P < 0.0001$) (Park, 1990; Evans y Etherington, 1991; Reader, *et al.*, 1993; Shütz *et al.*, 2002; Khurana y Singh, 2004). Cabe preguntarse si la importancia de la plasticidad al nivel de agua es menos importante en selvas secas que en otras comunidades y por qué. En la literatura existe una discusión sobre en cuáles escenarios ambientales la capacidad plástica puede ser una adaptación. Por un lado, se ha planteado que una amplia repuesta plástica puede ser ventajosa en cualquier ambiente variable en tiempo o espacio, ya que permite al organismo ajustarse para optimizar la captura de recursos (Grime, 1979; Reader, *et al.*, 1993; Fitter, 1991; Alpert y Simms, 2002). Siguiendo esta línea de pensamiento se planteó la predicción de que las especies de hábitat seco presentarían una mayor plasticidad al régimen experimental de agua, debido a que éste es el ambiente más variable en la disponibilidad de agua en el suelo. Por otro lado, se ha planteado que la plasticidad y la capacidad de reaccionar a variaciones en el ambiente pueden ser ventajosas sólo en escenarios ambientales donde la cantidad de recursos no limita fuertemente el crecimiento, es decir donde los organismos tienen suficiente energía y recursos para realizar cambios morfológicos y mantener el costo de los mismos (Chapin *et al.*, 1993; Valladares *et al.*, 2000; Alpert y Simms, 2002). Según esta propuesta, en ambientes donde el costo de producir nuevos tejidos es alto se favorecería una estrategia conservadora de energía con baja plasticidad a cambios ambientales (Chapin *et al.*, 1993). Es posible que los ambientes secos en las selvas secas como Chamela ofrezcan fuertes limitantes al crecimiento (aún durante la época de lluvias

debido a la alta frecuencia de sequías cortas) y por tanto a la capacidad plástica, tal que favorezcan la evolución de estrategias más conservadoras que explotadoras de agua.

CONCLUSIONES

En el presente estudio se encontró evidencia de que especies congénicas de la selva seca de Chamela, Jalisco, que ocupan preferencialmente sitios con distinto nivel de estrés hídrico exhiben diferenciación morfo-funcional importante, así como la existencia de complejos adaptativos a cada microhábitat. Esta diferenciación sugiere una gama de estrategias de explotación del agua entre las especialistas de sitios húmedos, así como estrategias más conservadoras que ayudan a mantener el estatus hídrico de la planta, pero a costa de una disminución potencial en la tasa de crecimiento. La divergencia funcional entre especialistas de hábitat seco vs. húmedo ocurrió, de manera generalizada e independiente del género en cuestión en sólo tres de las 9 características morfológicas analizadas. Por un lado, las especies de hábitat seco parecen haberse adaptado a las condiciones de estrés hídrico disminuyendo la superficie de pérdida de agua y aumentando la asignación de biomasa a la raíz con respecto a la parte aérea. Sin embargo, este aumento en la asignación de biomasa a raíz no parece estar asociado a la maximización de la superficie de absorción de agua, sino más bien al almacenamiento de reservas de carbohidratos, como lo sugiere la presencia de raíces principales y secundarias más gruesas en las especies de sitios secos. Es posible que una alta asignación a reservas sea un mecanismo central de la estrategia de escape al estrés hídrico vía la pérdida de las hojas, ya que las plantas requieren de dichos almacenes para desarrollar tejidos fotosintéticos nuevos cuando el agua está disponible. En comunidades con una marcada estacionalidad en las lluvias, donde la gran mayoría de las plantas tiran las hojas durante la época seca, se espera una importante presión selectiva para almacenar reservas, ya que esto aumentaría la permanencia de las plantas a largo plazo. Dicha presión selectiva

podría ser aún más fuerte en los micrositios secos de Chamela donde existe un mayor estrés hídrico y donde las plantas experimentan déficit hídrico con mayor frecuencia durante la época de lluvias (Galicía *et al.*, 1999; M. E. Páramo-Pérez, comunicación personal).

Por otro lado, se observó un conjunto de caracteres que no cambiaron en la dirección esperada para todos los géneros (la profundidad máxima de la raíz en relación al área foliar, la longitud radicular total en relación al área foliar), y que contribuyen a la alta diversidad de combinaciones de atributos funcionales presentes tanto en especies adaptadas a hábitats húmedos como a hábitats secos. La presencia de múltiples combinaciones de atributos en cada grupo de especies puede indicar varios escenarios funcionales. Por un lado, es posible que estos atributos no tengan un significado funcional importante y por lo tanto varíen libremente entre especialistas de hábitats secos *vs.* húmedo, aunque la importancia de cada atributo reportada en estudios previos hace poco probable dicha posibilidad. Por otro lado, es posible que existan múltiples formas o estrategias para enfrentar el déficit hídrico, en donde cada atributo tiene un significado funcional. En este caso, la diversidad de estrategias puede resultar de disyuntivas entre pares de atributos (X, Y) que hayan marcado rutas alternativas de evolución de las especies favoreciendo un atributo (X) cada vez que se selecciona en contra otro (Y), ya sea por conflictos de inversión de recursos, de diseño o bien por la existencia de presiones selectivas opuestas (Stearns, 1992). Así, en cada hábitat no sería posible la evolución de super-especies optimizadas en todos sus atributos a un ambiente particular como los sitios secos del bosque. Tal es el caso de la disyuntiva funcional detectada entre la capacidad de almacenamiento de agua en los tallos y la densidad de madera del tallo en nuestro estudio. En la hipótesis planteada se esperaba que las especies de hábitat seco se caracterizaran por la presencia de estos dos atributos, pero aquellas especies que

presentaron una mayor densidad del tallo presentaron a su vez una menor capacidad de almacenamiento de agua en el tallo (*Caesalpinia*, *Coccoloba* y *Cordia*), al parecer debido a que un tallo más denso está constituido por tejido más lignificado, con menos parenquima y vasos de menor diámetro (Santiago *et al.*, 2004).

Una predicción central en nuestro estudio fue que la capacidad plástica para optimizar la morfología a condiciones de riego bajo es una adaptación en los hábitats secos con mayor heterogeneidad temporal en el riesgo de sequía en la selva seca de Chamela. Si bien la literatura indica que ésta es una adaptación más a sitios heterogéneos en el nivel de agua, los resultados del presente estudio no apoyan dicha hipótesis. Es posible que en los micrositios secos de Chamela la disponibilidad de agua sea muy limitada, por lo que una mayor plasticidad no represente un atributo adaptativo, y en cambio las especies de hábitat seco apuesten a mantener una estrategia de conservación de recursos. En el presente estudio se plantea esta posibilidad como una hipótesis de trabajo a futuro.

LITERATURA CITADA

- Alpert P. y Simms E. L. 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology* **16**:285-297.
- Aspelmeier S. y Leuschner C. 2006. Genotypic variation in drought response of silver birch (*Betula pendula* Roth): leaf and root morphology and carbon partitioning. *Trees* **20**:42-52.
- Balvanera P., Emily L., Gerardo S., Christina S. y Angeles I. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **13**:145-158.
- Bacelar E. A., Correia C. M., Moutinho-Pereira J. M., Goncalves B. C., Lopes J. I. y Torres-Pereira J. G. M. 2004. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions. *Tree Physiology* **24**:233-239.
- Bazzaz F. 1991. Habitat selection in plants. *The American Naturalist* **137**: S116-S130.
- Borchert R. 1994. Soil stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**:1437-1449.
- Borchert R. y Pockman W. T. 2005. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* **25**:457-466.
- Canham C. D., Kobe R. K., Latty E. F. y Chazdon R. L. 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* **121**:1-11.
- Chapin III F. S., Autumn K. y Pugnaire F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* **142**:S78-S92.

- Choat B., Ball M., Luly J. y Holtum J. 2005. Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* **19**:305-311.
- Comas L. H., Bouma T. J. y Eissenstat D. M. 2002. Linking root traits to potencial growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* **132**:34-43.
- Comas L. H. y Eissenstat D. M. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* **18**:388-397.
- Cornelissen J., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D., Reich P., ter Steege H., Morgan H., van der Heijden M., Pausas J., y Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Cunningham S. A., Summerhayes B. y Westoby M. 1999. Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecology* **69**:569-588.
- DaCosta M. y Huang B. 2007. Physiological adaptations of perennial grasses to drought stress. *En: De la Barrera E. y Smith W. K. (eds.). Perspectivas in biophysical plant ecophysiology. Mildred Mathias Botanical Garden, Los Angeles. En prensa.*
- Dyer L. A., Dodson C. D., Beihoffer J. y Letourneau D. K. 2001. Trade-offs in antiherbivore defenses in *Piper cenocladum*: ant mutualists versus plant secondary metabolites. *Journal of Chemical Ecology* **27**:581-592.
- Engelbrecht B., Velez V. y Tyree M. 2000. Hydraulic conductance of two co-occurring neotropical understory shrubs with different habitat preferentes. *Annals of Forestry Science* **57**: 201-208.
- Engelbrecht B. y Kursar T. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**:383-393.

- Evans C. E. y Etherington J. R. 1991. The effect of soil water potential on seedling growth of some british plants. *New Phytologist* **118**:571-579.
- Evers G. W. y Parsons M. J. 2003. Soil type and moisture level influence on Alamo switchgrass emergence and seedling growth. *Crop science* **43**:288-294.
- Fitter H. A. 1991. Characteristics and functions of root systems. p. 3-25. *En*: Waisel Y., Eshel A. y Kafkafi U. (eds.). *Plant Roots*. Marcel Dekker New York.
- Galicia L. 1992. Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Galicia L., López-Blanco J., Zarco-Arista A. E., Filips V. y García-Oliva F. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* **36**:153-164.
- García-Oliva F., Ezcurra E. y Galicia L. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73**:179-186.
- García-Oliva F., Camou A. y Maass M. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. p. 3-10. *En*: Noguera, F. A., Vega Rivera, J. H., García Aldrete A. N., Quesada Avendaño M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*. UNAM. Instituto de Biología. México.
- Gentry A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. p. 146-190. *En*: H. S. Bullock, A. H. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Gran Bretaña.
- Gómez M. S. 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. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Grime P. J. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons. Chichester.
- Hacke U. G., Sperry J. S., Pockman W. T., Davis S. D. y McCulloh K. A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**:457-461.
- Hoffmann W. A. y Franco A. C. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology* **91**:475-484.
- Hoffmann W. A., Orthen B. y Franco A. C. 2004. Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary. *Oecologia* **140**:252-260.
- Huang B. y Fry J. D. 1998. Root anatomical, physiological and morphological responses to drought stress for tall fescue cultivars . *Crop Science* **38**:1017-1022.
- Huante P., Rincón E. y Acosta I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**:849-858.
- Huante P. y Rincón E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* **113**:53-66.
- Ibrahim L. Proe F. M., Cameron D. A. 1997. Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. *Canadian Journal of Forest Research* **27**:1413-1419.
- Kavanagh K. L., Bond B. J., Aitken S. N., Gartner B. L. y Knowe S. 1999. Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree physiology* **19**: 31-37.
- Kolb K. J., Sperry J. S. y Lamont B. B. 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany* **47**:1805-1810.

- Kramer P. J. 1983. Water relations of plants. Academic Press, Inc. Estados Unidos de Norte América.
- Khurana E. y Singh J. S. 2000. Influence of seed size on seedling growth of *Albizia procera* under different soil water levels. *Annals of Botany* **86**:1185-1192.
- Khurana E. y Singh J. S. 2004. Germination and seedling growth of five tree species from tropical dry forest in relation to water stress: impact of seed size. *Journal of Tropical Ecology* **20**:385-396.
- Knox K. J. E. y Clarke P. J. 2005. Nutrient availability induces contrasting allocation and starch formation in resprouting and obligate seeding shrubs. *Functional Ecology* **19**:690-698.
- Larcher W. 1983. Physiological plant ecology. Springer-Verlag. Alemania.
- Leroi A. M., Kim S. B. y Rose M. R. 1994. The evolution of phenotypic life-history trade-offs: an experimental study using *Drosophila melanogaster*. *The American Naturalist* **144**:661-676
- Maherali H., Pockman W. T. y Jackson R. B. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* **85**:2184-2199.
- McConnaughay K. D. M. y Coleman J. S. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* **80**:2581-2593.
- McDonald P., Fonseca C., Overton J. y Westoby M. 2003. Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients: is the method of size reduction common among clades? *Functional Ecology* **17**:50-57.
- Montgomery C. D. 1984. Design and analysis of experiments. John Wiley & Sons, Inc. Estados Unidos de Norte América.
- Mooney H. A. 1982. Habitat, plant form and plant water relations in Mediterranean climate regions. *Ecologia Mediterranea* **8**:287-296.

- Murphy G. P. y Lugo E. A. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annuals Reviews in Ecological Systematics* **17**:67-88.
- Nicotra A., Babicka N. y Westoby M. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* **130**: 136-145.
- Nilsen E. T. y Orcutt D. M. 1996. Physiology of plants under stress: Abiotic factors. John Wiley & Sons, Inc. Estados Unidos de Norte América.
- Oertli J. J. Lips H. S. y Agami M. 1990. The strength of sclerophyllous cells to resist collapse due to negative turgor pressure. *Acta Oecologica* **11**:281-289.
- Paz H. 2003. Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* **35**: 318-332.
- Park Y. M. 1990. Effects of drought on two grass species with different distribution around coastal sand-dunes. *Functional Ecology* **4**:735-741.
- Patek N. S. y Oakley H. T. 2003. Comparative tests of evolutionary trade-offs in a palinurid lobster acoustic system. *Evolution* **57**:2082-2100.
- Pignatti S. 1984. The consequence of climate on the Mediterranean vegetation. *Annali di Botanica* **81**:123-130.
- Poot P. y Lambers H. 2003 Are trade-offs in allocation pattern and root morphology related to species abundance? A congeneric comparison between rare and common species in the south-western Australian flora. *Journal of Ecology* **91**:58-67.
- Reader R. J., Jalili A., Grime J. P., Spencer R. E. y Matthews N. 1993. A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *Journal of Ecology* **81**:543-550.

- Reich P. B., Ellsworth D. S., Walters M. B., Vose J. M., Gresham C., Volin J. C. y Bowman W. D. 1999. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology* **80**:1955-1969.
- Rieger M., Lo Bianco R. y Okie W. R. 2003. Responses of *Prunus ferganensis*, *Prunus persica* and two interspecific hybrids to moderate drought stress. *Tree Physiology* **23**:51-58.
- Rzedowski J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* **14**: 3-21.
- Salleo S., Nardini A. y Lo Gullo M. A. 1997. Is sclerophylly of mediterranean evergreens an adaptation to drought? *New Phytologist* **135**:603-612.
- Santiago L. S., Goldstein G., Meinzer F.C., Fisher J. B., Machado K., Woodruff D. y Jones T. 2004. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**:543-550.
- Savé R., Biel C. y de Herralde F. 2000. Leaf pubescence, water relations and chlorophyll fluorescence in two subspecies of *Lotus creticus* L. *Biologia Plantarum* **43**:239-244.
- Schenk H. J. y Jackson R. B. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water limited ecosystems. *Journal of Ecology* **90**:480-494.
- Schütz W., Milberg P. y Lamont B. B. 2002. Germination requirements and seedling responses to water availability and soil type in four eucalypt species. *Acta Oecologica* **23**:23-30.
- Segura G., Balvanera P., Durán E., y Pérez A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* **169**:259-271.
- Stearns S. 1992. The evolution of life histories. Oxford University. Gran Bretaña.

- Stratton L., Goldstein G. y Meinzer F. C. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* **23**:99-106.
- Sultan S. E. y Bazzaz F. A. 1993. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* **47**:1032-1049.
- Thomas F. M. 2000. Growth and water relations of four deciduous tree species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Sorbusaria* [L.] Cr.) occurring at Central-European tree-line sites on shallow calcareous soils: physiological reactions of seedlings to severe drought. *Flora* **195**:104-115.
- Thomas F. M. y Gausling T. 2000. Morphological and physiological responses of oak seedlings (*Quercus petraea* and *Q. robur*) to moderate drought. *Annals of Forest Science* **57**:325-333.
- Trejo I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relación con el clima y el suelo. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Turner I. M. 1994. Sclerophylly: Primarily protective? *Functional Ecology* **8**:669-675.
- Tyree M. y Ewers F. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**:345-360.
- Tyree M., Davis S. y Cochard H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *International Association of Wood Anatomists Journal* **15**:335-360.
- Tyree M., Engelbrecht B., Vargas G. y Kursar T. 2003. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* **132**:1439-1447.

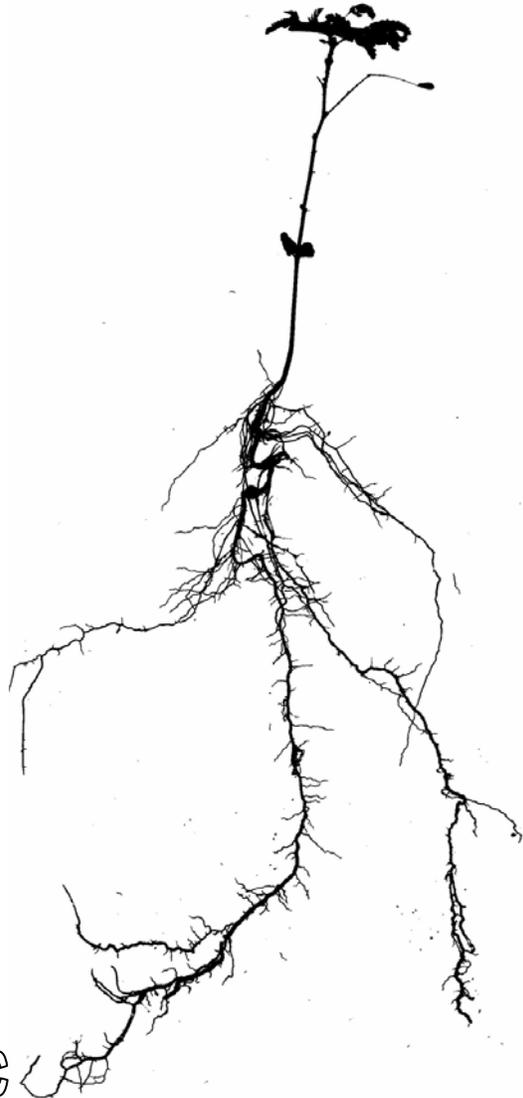
- Valladares F., Wright S. J. Lasso E., Kitajima K. y Pearcy R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* **81**:1925-1936.
- Valladares F. y Sánchez-Gómez D. 2006. Ecophysiological traits with drought in Mediterranean tree seedlings: individual responses versus interspecific trends in eleven species. *Plant Biology* **8**:688-697.
- Verdaguer D. y Ojeda F. 2002. Root starch storage and allocation patterns in seeder and resprouter seedlings of two Cape *Erica* (Ericaceae) species. *American Journal of Botany* **98**:1189-1196.
- Wang J R., Hawkins C. D. B. y Letchford T. 1998. Relative growth rate and biomass allocation of paper birch (*Betula papyrifera*) populations under different soil moisture and nutrient regimes. *Canadian Journal of Forest Research* **28**:44-55.
- Walck J., Baskin J. y Baskin C. 1999. Relative competitive abilities and growth characteristics of a narrowly endemic and a geographically widespread *Solidago* species (Asteraceae). *American Journal of Botany* **86**: 820-828.
- Wright I. y Westoby M. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* **87**: 85-97.

ANEXO

Imágenes digitales de las plántulas y sistema radicular del grupo de especies estudiadas



Imágenes de plántulas de a) *Bursera fagaroides* (hábitat seco) y b) *Bursera instabilis* (hábitat húmedo).



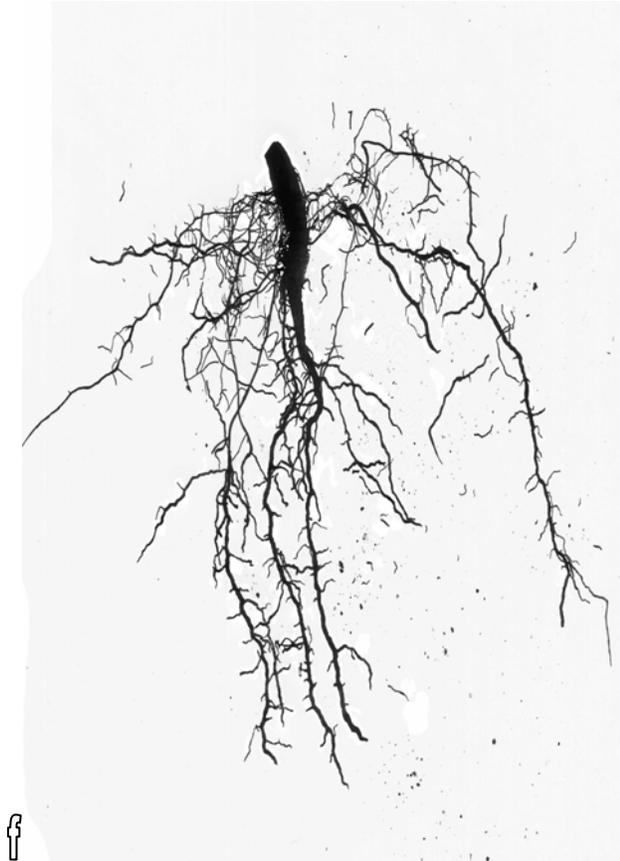
c

d

Imágenes de plántulas de c) *Caesalpinia coriaria* (hábitat seco) y d) *Caesalpinia platyloba* (hábitat húmedo).

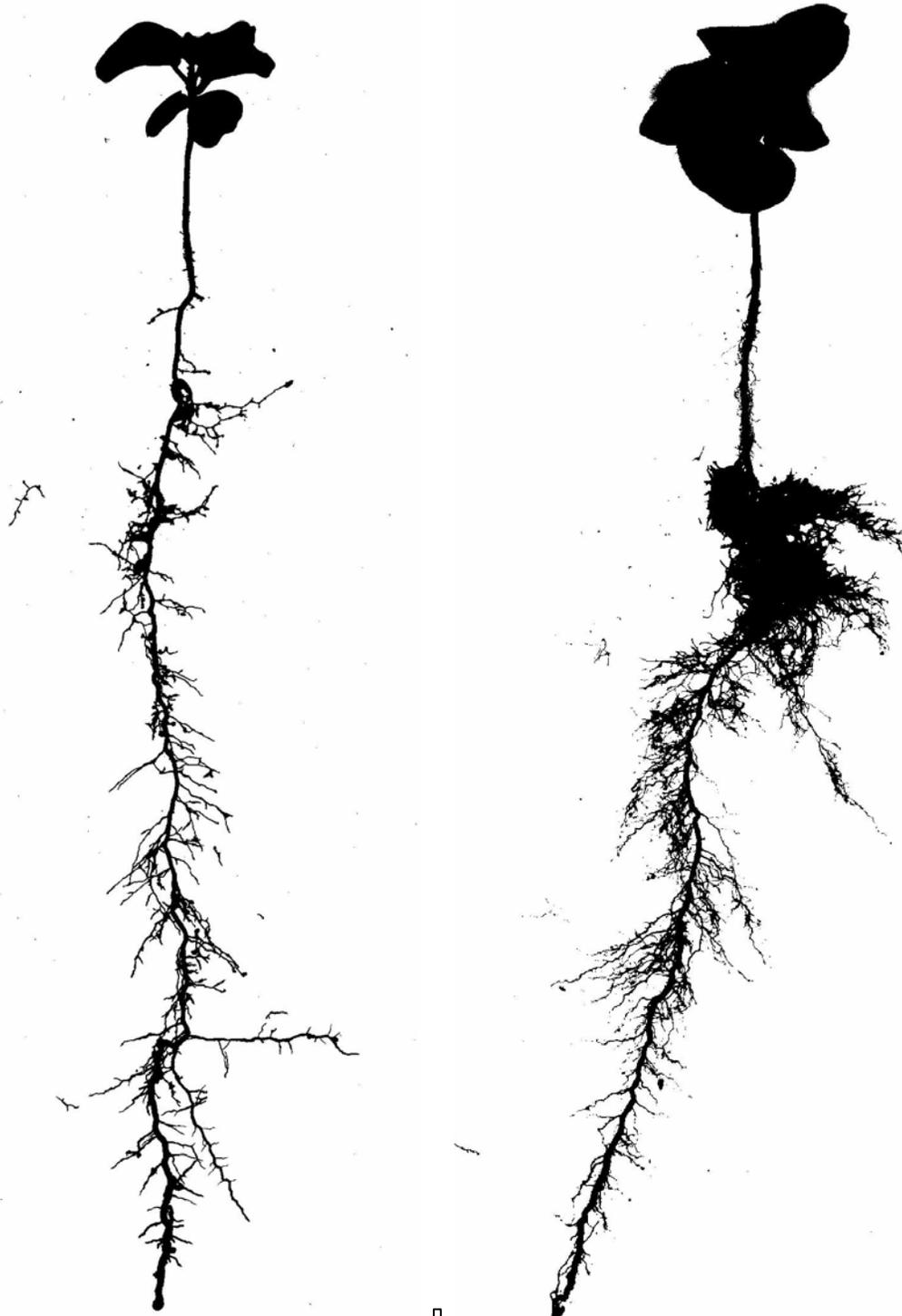


e



f

Imágenes del sistema radicular de e) *Ceiba grandiflora* (hábitat seco) y f) *Ceiba aesculifolia* (hábitat húmedo).



g

h

Imágenes de plántulas de g) *Coccoloba liebmannii* (hábitat seco) y h) *Coccoloba barbadensis* (hábitat húmedo).



i

j

Imágenes de plántulas de i) *Lonchocarpus magallanesii* (hábitat seco) y j) *Lonchocarpus constrictus* (hábitat húmedo).



Imágenes del sistema radicular de k) *Cordia alliodora* (hábitat seco) y l) *Cordia dentata* (hábitat húmedo).