



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**AUTOECOLOGÍA DE *Havardia campylacantha* (L. Rico & M. Sousa) BERNEBY & J.  
W. Grimes (FABACEAE) EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE NIZANDA,  
OAXACA, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**MARCO VIRGILIO ALVARADO BUTANDA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**  
FACULTAD DE CIENCIAS

**COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
**DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

**CIUDAD DE MÉXICO, MARZO, 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**AUTOECOLOGÍA DE *Havardia campylacantha* (L. Rico & M. Sousa) BERNEBY & J.  
W. Grimes (FABACEAE) EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE NIZANDA,  
OAXACA, MÉXICO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**MARCO VIRGILIO ALVARADO BUTANDA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**  
FACULTAD DE CIENCIAS

**COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
**DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

OFICIO FCIE/DAIP/107/2020

**ASUNTO: Oficio de Jurado**

**M. EN C. IVONNE RAMÍREZ WENCE**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas y Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de noviembre de 2019 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de Ecología del estudiante **ALVARADO BUTANDA MARCO VIRGILIO** con número de cuenta **308175525** con la tesis titulada "**AUTOECOLOGIA DE *Havardia campylacantha* (L. Rico & M. Sousa) Berneby & J. W. Grimes (LEGUMINOSEA) EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE NIZANDA, OAXACA, MEXICO**", realizada bajo la dirección del **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: **DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN**  
Vocal: **DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA**  
Secretario: **DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO**  
Suplente: **DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA**  
Suplente: **DR. MARCELO RODRIGO PACE**

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 31 de enero de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



AGNS/MVA/ASR/mnm

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**UNIDAD DE POSGRADO**

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX  
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológica por brindarme la oportunidad de continuar mi formación académica y por permitirme contar con el espacio intelectual para mejorar mis habilidades crítica y de investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada (número becario 630621) durante los dos años que duraron mis estudios de maestría; apoyo sin el que este trabajo no se podría haber realizado.

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la Universidad Nacional Autónoma de México, cuyo apoyo financió el proyecto “Dinámica de un bosque tropical caducifolio del sur de México: análisis desde la perspectiva de los procesos antagónicos” (clave IN 218416; otorgado a Jorge A. Meave del Castillo), y por medio del cual fue posible realizar el trabajo de campo y laboratorio que mi proyecto de investigación requirió.

A mi director de Tesis Jorge Meave por aceptarme como su alumno, por la confianza depositada en mí y por todo el apoyo brindado durante mis estudios de maestría.

A los miembros de mi comité tutor, al Dr. Horacio Paz por todos sus comentarios y sugerencias en cada semestre que sirvieron para mejorar este trabajo, y a la Dra. Teresa Terrazas por todo el apoyo brindado y por darme un espacio en su laboratorio en todo momento que así lo requerí.

A los miembros del jurado por sus valiosos comentarios que sirvieron para mejorar la calidad de este trabajo.

## **Agradecimiento a título personal**

Sin ningún orden en particular. Al Dr. Jorge Meave por todo su profesionalismo y rigurosidad académica que le caracteriza; por todo su conocimiento compartido; por exigirme a mejorar siempre; por su entrega y pasión. Eres una genuina inspiración. Por invitarme a trabajar en Nizanda, en donde aprendí mucho y me voy con muy buenos recuerdos.

Con especial afecto a la Dra. Teresa Terrazas por su calidez conmigo; por compartir su entusiasmo por la anatomía; por su paciencia, por todo el tiempo que dedicó en orientarme cuando lo necesité y por todo el conocimiento que compartió conmigo. Por su buen humor y la empatía mutua.

A la (casi) Dra. Eunice Romero agradezco todo el apoyo que me brindó: tu compañía en las salidas al campo (me salvaste en cada una de ellas); por todo el conocimiento que compartiste conmigo tanto en campo como fuera de él; por orientarme cuando lo necesité; por ayudarme a aclarar ideas y mejorar cada aspecto de este trabajo; por contagiarme tu entusiasmo; los agradables y divertidos momentos y, sobre todo, por tu amistad sincera.

A la Dra. Alicia Rojas por su profesionalismo y por todo lo que me enseñó durante mi estancia en el laboratorio de Botánica Estructural; por sus consejos académicos y personales.

Al Dr. Víctor Barradas le agradezco el conocimiento que compartió conmigo y por prestarme, mes con mes, y con entera confianza, el equipo técnico que necesité en mis salidas al campo.

A toda la comunidad del poblado de Nizanda por haberme permitido trabajar dentro de su territorio y por todas las veces que me recibieron con afecto. En especial a Rey David por su compañía en cada una de mis salidas al campo, valoro tu aprecio y entusiasmo por comprender la tierra en la que vives, gracia por la amistad que me brindas. Y en especial a Claudilia Ordaz y a Bartolino Reyes por abrirme las puertas de su casa y por darme cobijo y alimento en cada ocasión. Gracias por su calidez y calidad humana.

Al Arq. Magdiel por su paciencia y comprensión cuando le pedía con insistencia que me ayudara a hacer las ilustraciones de mi especie de estudio. Al final me gustaron mucho. Agradezco también, el impulso que me dio durante la parte burocrática de mi titulación y por animarme a no abandonar todo cuando las responsabilidades me superaron.

A mi hermano Carlos por todo su apoyo y compañía sincera que me ha brindado durante los dos años que llevamos viviendo juntos. Gracias por soportar mi amargura y malhumor. Gracias por pensar que podemos construir uniones duraderas en dónde antes no existieron.

A Verónica, por mantenerse cerca.

A todas aquellas personas que me ayudaron con los trámites administrativos: Fer, Tort y Jacoba.

Primero te retraes,  
te agostas,  
pierdes alma en lo seco,  
en lo que no comprendes,  
intentas llegar al agua de la vida,  
alumbrar una membrana mínima,  
una hoja pequeña.  
No soñar flores.

El aire te sofoca.  
Sientes la arena  
reinar en la mañana,  
morir lo verde,  
subir árido oro.

Pero, y aún sin ella saberlo,  
desde algún borde  
una voz compadece, te moja  
breve, dichosamente  
como cuando rozas  
una rama de pino baja  
ya concluida la lluvia.

Entonces,  
contra lo sordo  
te levantas en música,  
contra lo ardido, manas.

**Aclimatación, Ida Vitale**

# INDICE

<b>RESUMEN</b>	1
<b>ABSTRACT</b>	2
<b>INTRODUCCIÓN</b>	3
Presentación del estudio	3
Atributos asociados con la resistencia a la sequía en especies del bosque tropical caducifolio	5
Planteamiento del problema de investigación	7
Objetivo	8
Hipótesis y predicciones	9
<b>MÉTODOS</b>	10
Descripción de la zona de estudio	10
Datos climáticos del periodo de estudio	12
Anatomía de la madera	14
Desarrollo del xilema	16
Estatus hídrico	18
Registro de la fenología	18
Análisis de datos	19
<b>RESULTADOS</b>	21
Anatomía de la madera	21
Desarrollo del xilema	25
Estatus hídrico	29
Fenología	30
<b>DISCUSIÓN</b>	35
Bases anatómicas y fisiológicas de la resistencia a la sequía en <i>Havardia campylacantha</i>	35
Estacionalidad del crecimiento	42
Conclusiones	49
<b>REFERENCIAS</b>	51



## RESUMEN

Para los bosques tropicales caducifolios (BTCs) se pronostica que la alteración de los patrones pluviales podría tener efectos negativos en numerosos procesos ecológicos. Las plantas de los bosques tropicales caducifolios presentan atributos o comportamientos que les permiten tolerar o evitar el estrés hídrico (pérdida foliar, almacenamiento de agua en los tejidos, xilema resistente a la cavitación, suspensión del crecimiento durante la sequía). En este estudio se evaluó el desempeño ecológico y funcional de *Havardia campylacantha* (Fabaceae) en dos comunidades de BTC con diferente disponibilidad hídrica: (1) baja disponibilidad hídrica (sustrato de filita); y (2) disponibilidad alta (sustrato de caliza). En cada comunidad se analizó la estructura anatómica del xilema, el estatus hídrico mediante el potencial hídrico foliar, el crecimiento a través de la actividad del cambium vascular y la fenología foliar. Los resultados sugieren que *H. campylacantha* tiene una estrategia funcional intermedia entre las especies que funcionalmente escapan a la sequía y las que la toleran. Sus tallos presentan vasos amplios y presentes en bajas densidades que favorecen una conducción eficiente durante las lluvias, pero son sensibles a la cavitación durante el periodo seco. Además, los tallos poseen una cantidad considerable de tejido de agua que protege contra la cavitación durante el periodo seco. Estos atributos caracterizan a especies que evitan la sequía. Por otro lado, su xilema tolera fuertes presiones negativas ( $< -4$  MPa) y su madera densa y resistente le confiere una alta tolerancia a la sequía. *H. campylacantha* conservó hasta la mitad de su follaje durante la estación seca y floreció e inició el crecimiento durante este periodo. La xilogénesis duró ocho meses y se concentró principalmente en la estación lluviosa. En relación con las dos comunidades, sólo hubo diferencias notables en los atributos de la madera. En la comunidad sobre caliza los individuos tuvieron valores mayores en los atributos relacionados con una estrategia para evitar la sequía, mientras que los individuos que crecen sobre filita poseen atributos relacionados con la tolerancia a la sequía. En el resto de los atributos estudiados no se encontraron diferencias entre las dos comunidades. Estos resultados explican en buena medida el éxito ecológico de la especie en el mosaico ambiental presente en esta región.

## ABSTRACT

The modification of rainfall patterns is predicted to have profound effects on tropical dry forests (TDFs) dynamics by altering numerous ecological processes. TDF plants possess attributes that allow them to either tolerate or avoid water stress (loss of foliage, water storage in tissues, cavitation-resistant xylem, growth suspension during drought). In this study, the ecological and functional performance of *Havardia campylacantha* (Fabaceae) was evaluated in two TDF communities differing in water availability: (1) low availability, (shale substrate); and (2) high availability (limestone substrate). In each community the following traits were analyzed: xylem anatomical structure, water status through foliar water potential, and growth seasonality through vascular cambium activity and leaf phenology. The results suggest that the functional strategy of *H. campylacantha* is intermediate between species that functionally escape drought and those that tolerate it. Its wide vessels occur at low densities and favor efficient water conduction during the rainy season, but are sensitive to cavitation during the dry period. In addition, individuals of this species possess a considerable amount of water storing tissue that protects them against cavitation in the dry period. These attributes characterize species that escape drought. On the other hand, its xylem tolerates strong negative pressures ( $<-4$  MPa) and its dense, resistant wood confers on it high tolerance to drought. *H. campylacantha* kept up to half of its foliage during the dry season, and flowered and began to grow in this period. Xylogenesis lasted for eight months, with this process being mainly concentrated in the rainy season. Comparison of the studied traits between the two communities revealed notable differences for wood attributes only. In the community on limestone, individuals had higher values in those features related to a drought avoidance, while individuals growing on shale had attributes rather related to drought tolerance. These results largely explain the ecological success of the species in the environmental mosaic that is present in this region.

# INTRODUCCIÓN

## Presentación del estudio

En los bosques tropicales caducifolios (BTCs), el estado fisiológico de las especies vegetales está estrechamente asociado al régimen de precipitación, de forma que, por lo general, durante la estación lluviosa la mayoría de las especies se encuentran activas fisiológicamente, es decir, con tasas positivas de fotosíntesis (producen hojas), se realiza intercambio gaseoso y por lo tanto el crecimiento es activo (Borchert, 1999; Worbes, 1999; Dié *et al.*, 2012; Worbes *et al.*, 2013; Dong *et al.*, 2016). Al concluir la temporada de lluvias y durante toda la estación seca, la mayoría de las plantas entran en un estado de latencia o baja actividad (pérdida de hojas, Lisi *et al.*, 2008; Dong *et al.*, 2016; Pumijumnong y Buajan, 2013). Pese a que de forma natural existen variaciones en el régimen de precipitación, este ciclo de suspensión y reanudación de la actividad o de fluctuaciones en su intensidad se repite anualmente, por lo que la precipitación modula la dinámica de este tipo de comunidades (Murphy y Lugo, 1986).

Como consecuencia de las de las actividades humanas, en particular del aumento de los gases de efecto invernadero en la atmósfera, se pronostica que la cantidad, simultaneidad y estacionalidad de la precipitación en los BTCs podrían alterarse fuertemente (Dai, 2013; Feng *et al.*, 2013; Allen *et al.*, 2017). En particular, es probable que en el futuro no sólo se reduzca la precipitación total anual en estos sistemas, sino que también se podrían presentar alteraciones en la distribución anual de la lluvia, como el acortamiento e intensificación de la temporada lluviosa, así como retrasos o adelantos en el inicio de la estación lluviosa, además de temporadas secas más largas y sequías anormales durante años consecutivos (Feng *et al.*, 2013; Allen *et al.*, 2017). La actividad fisiológica de las especies vegetales de los BTCs está determinada en gran medida por la estacionalidad de la precipitación, de modo que la alteración de esta última podría tener un impacto directo en la dinámica de estas comunidades (Eamus *et al.*, 2016; Castro *et al.*, 2018). Caracterizar los mecanismos y atributos asociados a la resistencia a eventos de fuerte estrés hídrico, así como su variación en diferentes especies del BTC, es fundamental para la comprensión de la dinámica y futuro de estos ecosistemas.

Una de las hipótesis más robustas que intenta explicar la resistencia a la sequía establece que las plantas deben asegurar el flujo de agua en sus tejidos y mantener la fotosíntesis activa para no sucumbir y morir por una falla hidráulica generalizada o por inanición de carbono (McDowell *et al.*, 2008). Factores internos como la arquitectura hidráulica, la cantidad de reservas almacenadas (tanto hídricas como energéticas) y la fenología, junto con el balance hídrico del suelo, son los principales factores que definen la resistencia o la sensibilidad a la sequía (McDowell *et al.*, 2008; Bonal *et al.*, 2016; Sastry *et al.*, 2018). La conducción del agua en las plantas se lleva a cabo a través de los vasos; las variaciones en características como su diámetro, el grosor de su pared celular, su densidad y su agrupamiento determinan en mayor medida la resistencia de las plantas a la cavitación y, por lo tanto, de sufrir una falla hidráulica generalizada (Poorter *et al.*, 2010; Zanne *et al.*, 2010; Fichtler y Worbes, 2012). Por otro lado, en muchas especies del BTC, el almacenaje y movilización de agua a través de sus tejidos durante la estación seca favorece la resistencia a la cavitación y con ello, evitan sufrir daños irreversibles en su sistema de conducción (Borchert, 1994a, 1994b, 1999; Meinzer *et al.*, 2004; Pineda-García *et al.*, 2013; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). La estacionalidad de eventos como la producción de hojas (Borchert, 1994a, 1994b; Méndez-Alonzo *et al.*, 2013; Pineda-García *et al.*, 2013; Worbes *et al.*, 2013) y del crecimiento (Yáñez-Espinoza *et al.*, 2006; Lisi *et al.*, 2008; Dié *et al.*, 2012; Pumijumnong y Buajan, 2013) son parte de la estrategia de muchas especies del BTC. Estas restricciones permiten, por un lado, limitar el crecimiento a la temporada en que las condiciones hídricas son satisfactorias, y por el otro, reducir la evaporación excesiva de agua a través de las hojas durante la estación seca. El estudio y la asociación de todos estos atributos permitirán entender cómo pueden las especies de los BTCs tolerar la sequía.

En la región del Istmo de Tehuantepec, en el estado de Oaxaca, México, existe una larga tradición de casi 15 años en el estudio anual del crecimiento de las especies del bosque tropical caducifolio; además de la publicación de un par de investigaciones enfocadas en la dinámica de la comunidad (Muñoz Avilés, 2015; 2018). Como resultado de este esfuerzo se han identificado especies potencialmente exitosas que mantienen tasas positivas de crecimiento y nula mortalidad; no obstante, la presencia de años particularmente secos y la muerte de individuos de otras especies. Derivado de estas observaciones, han surgido varias preguntas: ¿cómo pueden las especies de la zona resistir y sobrevivir a la variabilidad climática? ¿existen especies con mayor tolerancia a la sequía? En caso de que la respuesta a esta última pregunta sea afirmativa, también

cabe preguntarse qué atributos participan en la resistencia a la sequía. Una de estas especies es *Havardia campylacantha* (L. Rico & M. Sousa) Barneby & J.W. Grimes (Fabaceae). En este trabajo se investigaron características funcionales relacionadas con la resistencia a la sequía como base para entender el mecanismo por el cual *H. campylacantha* resiste y sobrevive a la sequía anual en dos hábitats con diferente disponibilidad hídrica, del bosque tropical caducifolio en la región de Nizanda, Oaxaca. Para cumplir con este objetivo, se integró la información de diferentes atributos morfo-fisio-fenológicos (Violle *et al.*, 2007) que forman parte de la estrategia de adquisición y de uso de recursos de *H. campylacantha*. Estos atributos incluyeron la anatomía de la madera, la fenología, el estatus hídrico y la actividad del cambium vascular. Aunque este conjunto de atributos mantiene un vínculo estrecho y todos ellos están implicados en la determinación del flujo de agua entre la planta y la atmósfera, cada uno es informativo de diferentes aspectos del transporte, almacenaje y acceso al agua por parte de la planta.

## Atributos asociados con la resistencia a la sequía en especies del bosque tropical caducifolio

Durante una sequía, las especies arbóreas se enfrentan a dos limitaciones fisiológica que se retroalimentan mutuamente. En primer lugar, la reducción en la disponibilidad de agua interrumpe el flujo en la columna de agua a través del xilema y se generan presiones negativas muy fuertes en los tejidos de la planta (Zimmermann, 1983). Como respuesta al estrés hídrico, las plantas cierran los estomas o pierden hojas para evitar la pérdida excesiva de agua por transpiración; si el flujo de agua no se reestablece, el xilema comienza a llenarse de burbujas de aire y la planta sufre cavitación generalizada. Como respuesta a ello. Al bloquearse el intercambio gaseoso, las hojas son incapaces de capturar el CO<sub>2</sub> atmosférico y la fotosíntesis se interrumpe (McDowell *et al.*, 2008). Si el estrés hídrico es lo suficientemente prolongado, la planta agota sus reservas y muere por inanición o por la falla hidráulica total debido a un embolismo generalizado (McDowell *et al.*, 2008; Allen *et al.*, 2017).

Las plantas de los BTCs poseen diferentes combinaciones de atributos que les permiten enfrentar las mismas condiciones ambientales (Westoby y Wright, 2006; Wright *et al.*, 2006). Debido a que diferentes atributos tienen implicaciones funcionales divergentes, existen numerosas disyuntivas entre estos atributos. Por ejemplo, en la madera el área destinada a cada

uno de los tejidos tiene implicaciones funcionales distintas. Vasos con lumen amplio facilitan la conducción de un volumen de agua mayor por unidad de tiempo, pero son vulnerables a la cavitación; por otro lado, las fibras son los elementos celulares que confieren protección y resistencia química y mecánica a la madera. De esta forma, especies que asignen mayor espacio en su madera a los vasos y menor a las fibras podrán conducir un mayor volumen de agua, pero tendrán una madera ligera y poco resistente (Beeckman, 2016). La integración del conjunto de atributos que poseen las especies dentro del espectro funcional ha permitido identificar y caracterizar dos estrategias fundamentales pero opuestas para hacer frente a la sequía en las especies de los bosques tropicales (Bucci *et al.*, 2004; Fichtler y Worbes, 2012); una de ellas consiste en escapar de los efectos negativos de la sequía mientras que la otra consiste en tolerar la sequía, enfrentándola en lugar de evadiéndola.

Las especies que escapan de la sequía se caracterizan por presentar atributos que favorecen la adquisición eficiente de recursos cuando se encuentran disponibles (Fichtler y Worbes, 2012; Méndez-Alonso *et al.*, 2012, 2013). Estos atributos incluyen un sistema hidráulico con vasos de lumen amplio, los cuales aseguran el transporte eficiente de grandes cantidades de agua (Borchert, 1994a; Poorter *et al.*, 2010; Fichtler y Worbes, 2012) un crecimiento rápido, hojas con tasas fotosintéticas altas y costos de construcción bajos (Franco *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2009), así como una rápida respuesta a un aumento repentino en la disponibilidad de agua (Borchert y Pockman, 2005). Sin embargo, estas especies suelen ser muy sensibles al estrés hídrico y el riesgo de sufrir cavitación en su sistema de conducción es muy alto (Zanne *et al.*, 2010; Zheng *et al.*, 2013). Las especies de este tipo funcional suelen tirar las hojas tempranamente en la época seca, cuando la humedad del suelo se reduce, lo que les permite evitar los efectos negativos de la sequía (Borchert, 1999; Worbes *et al.*, 2013); además, pueden almacenar grandes reservas de agua en sus troncos, protegiendo así su sistema hidráulico contra la cavitación (Borchert y Pockman, 2005; Pumijumnong y Buajan, 2013). Por estas razones, las plantas que presentan este tipo funcional tienen madera de baja densidad, con baja resistencia mecánica y química (Fichtler y Worbes, 2012; Martínez-Cabrera, 2015; Zheng *et al.*, 2013).

En la segunda estrategia se incluyen a las especies que funcionalmente toleran la sequía y que se caracterizan por una adquisición lenta de los recursos y el uso eficiente de los mismos (Fichtler y Worbes, 2012; Méndez-Alonso *et al.*, 2012, 2013). Estas especies poseen un sistema vascular con vasos de lumen angosto, los cuales son más resistentes a la cavitación (Poorter *et*

*al.*2010; Scholz *et al.*, 2014; Beeckman, 2016), hojas cuya construcción es energéticamente costosa pero su vida larga, madera densa y almacenes pequeños de agua (Poorter *et al.*, 2010; Fichtler y Worbes, 2012; Zheng *et al.*, 2013). Estos atributos van acompañados de proporciones grandes de fibras de paredes gruesas que le otorgan resistencia química y mecánica; además, estas especies suelen tolerar presiones negativas muy fuertes en su xilema sin sufrir cavitación (Borchert y Pockman, 2005). Debido a los altos costos de construcción de sus órganos y tejidos, las plantas que presentan este tipo funcional se caracterizan por un crecimiento lento y, por lo general, son especies perennes o tardíamente deciduas (Borchert, 1999; Worbes *et al.*, 2013; Zheng *et al.*, 2013).

## Planteamiento del problema de investigación

Los estudios funcionales de las especies arbóreas de los BTCs están recibiendo cada vez más atención a nivel mundial (Borchert, 1999, 1994a, b; Eamus *et al.*, 2016; Franco *et al.*, 2005; Fichtler y Worbes, 2012; Johnson *et al.*, 2009; Mendivelso *et al.*, 2013; Sastry *et al.*, 2018; Scolz *et al.*, 2014; Worbes *et al.*, 2013), sobre todo los estudios que intentan explicar la diversidad funcional de estos sistemas (Borchert, 1999, 1994a, b; Méndez-Alonzo *et al.*, 2012, 2013) y la forma en que los diferentes grupos funcionales resisten a la sequía (Pumijumnong y Buajan, 2013; Pineda-García *et al.*, 2013; Scolz *et al.*, 2014; Eamus *et al.*, 2016). Sin embargo, la mayoría de estas investigaciones se centran en el análisis de un solo atributo o un par de ellos (*e.g.*, estructura hidráulica-fenología, atributos foliares-estructura hidráulica) y suelen dar explicaciones generales para una comunidad a partir de atributos que solo dan respuestas parciales a la pregunta de cómo las especies de los BTCs enfrentan la sequía. En México, los estudios funcionales son bastante escasos y aunque se han realizado algunos trabajos tanto en la zona de estudio (Maldonado Romo, 2014; Romero Pérez, 2014; González Rebeles, 2015), como en otras regiones del país (Querejeta *et al.*, 2007; Méndez-Alonzo *et al.*, 2012, 2013; Pineda-García *et al.*, 2013), estos son aún insuficiente para evaluar la diversidad funcional y para conocer con detalle las maneras en las que las especies enfrentan la sequía anual de los bosques tropicales secos. Esta situación es preocupante, considerando que en México existen grandes extensiones de este tipo de ecosistema.

Los estudios del BTC de Nizanda han permitido establecer que la dinámica de la vegetación podría estar fuertemente afectada por la precipitación y su estacionalidad (Muñoz-Avilés, 2015). Además, se ha mostrado que la riqueza de especies y procesos subyacentes como cambios en la biomasa, densidad, reclutamiento y mortalidad se encuentran en un equilibrio estable (Muñoz-Avilés, 2018), aun cuando la vegetación está sometida a una importante variación en la cantidad de precipitación entre años. Estos hallazgos dieron lugar a nuevas preguntas como las siguientes: ¿cómo hacen las especies de Nizanda para resistir extremos ambientales cada año?, ¿existen especies con atributos ventajosos que les permiten adaptarse mejor a las condiciones ambientales? Una de las especies que se cree cuenta con una estrategia muy eficiente para la adquisición de recursos es *Havardia campylacantha* (Fabaceae). Esta especie se caracteriza por presentar policaulescencia, es decir, la presencia de numerosos tallos que, en ocasiones, pueden llegarse a contabilizar hasta 20. Como resultado de ello, algunos individuos llegan a tener valores de biomasa mucho más altos que los de otras especies arbóreas con las que coexiste. Por otro lado, los datos de crecimiento obtenidos durante más de diez años han revelado que *H. campylacantha* es una de las pocas especies que mantiene una tasa de crecimiento positiva y una mortalidad nula, incluso en años considerados como muy secos. Todas estas razones hacen de *H. campylacantha* un modelo interesante para llevar a cabo un estudio que analice la relación entre diferentes atributos que participan en la resistencia a la sequía.

## Objetivo

El objetivo principal de esta investigación fue evaluar el desempeño ecológico de *H. campylacantha* a través del análisis integral de un conjunto de atributos fenológicos, fisiológicos y morfoanatómicos relacionados con el desempeño hidráulico de la planta en dos hábitats con diferente disponibilidad hídrica. Para contestar a la pregunta central sobre cómo logra esta especie resistir la sequía, se analizaron y asociaron atributos representativos de diferentes niveles de organización, lo cual dio lugar a la formulación de los siguientes objetivos secundarios: (1) analizar la estructura anatómica de la madera de esta especie, (2) determinar si su crecimiento tiene un patrón estacional o no, (3) analizar su comportamiento fenológico, tanto vegetativo como reproductivo, y (4) determinar el estatus hídrico de la especie en diferentes momentos del año. En la zona de estudio, el tipo de roca madre sobre el que se desarrolla el BTC tiene un efecto notable



en la estructura de la comunidad; por lo tanto, el estudio contempló esta variabilidad al incluir individuos que crecían en sitios distintos, representantes de las diferencias estructurales de la vegetación de la región.

## Hipótesis y predicciones

Con base en las observaciones que se han hecho de la especie y de los estudios de fenología y dinámica de la comunidad en la región de estudio, se planteó la hipótesis de que *H. campylacantha* es una especie con una estrategia de adquisición lenta de recursos, conservadora en el uso del agua y tolerante a la sequía. Por lo tanto, se predijo que esta estrategia de uso del recurso hídrico se reflejaría en diferentes atributos tales como vasos de lumen angosto, madera densa, fenología tardíamente decidua, bajo almacenaje de agua, resistencia a potenciales hídricos muy bajos y crecimiento estacional.

Por otro lado, con base en la evidencia obtenida en los estudios de la dinámica del BTC de Nizanda, en las diferencias estructurales entre el bosque que se desarrolla en cada tipo de sustrato y en la observación previa de que en la comunidad sobre caliza son comunes los individuos de *H. campylacantha* con valores de área basal muy grandes, se hipotetizó que el sustrato derivado de la roca caliza tiene una mayor capacidad de retener el agua y por ello facilita la existencia de individuos con valores de biomasa muy altos.

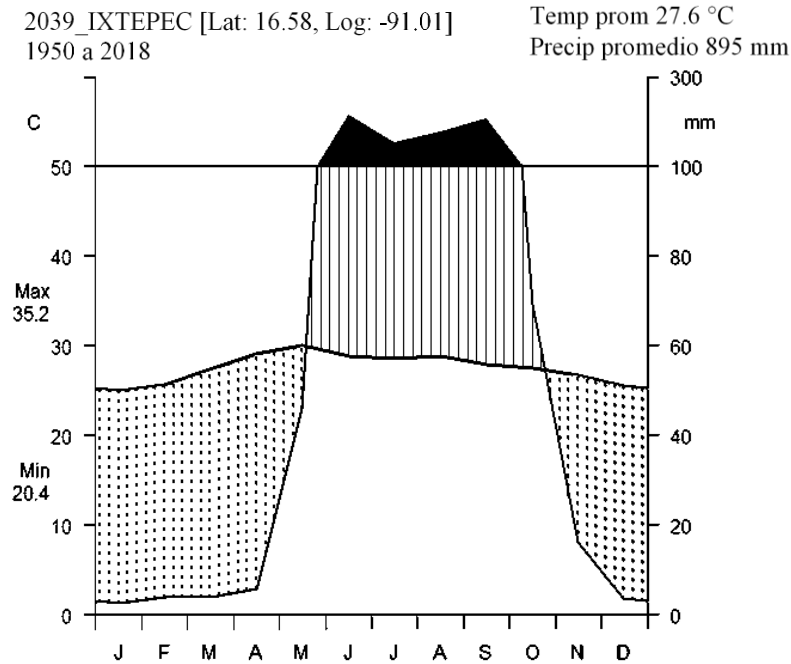
Si se considera que la disponibilidad hídrica de las dos comunidades como un factor que diferencia a los individuos de ambas comunidades, se predijo que los atributos de los individuos de la comunidad sobre caliza se asociarían con un ambiente menos estresante desde el punto de vista de las condiciones hídricas (mayor disponibilidad hídrica). Por su parte, para la comunidad sobre filita se predijo que los atributos de los individuos se asociarían con un ambiente más estresante (menor disponibilidad hídrica). Estas diferencias incluirían vasos de mayor diámetro, menor cantidad de reservas almacenadas, mayor tiempo de retención de las hojas, temporada de crecimiento de mayor duración y valores de potencial hídrico menos negativos en las plantas de la comunidad sobre caliza, respecto a los individuos de la comunidad sobre filita.

# MÉTODOS

## Descripción de la zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en los alrededores del poblado de Nizanda, ubicado en el estado de Oaxaca, en la región de Istmo de Tehuantepec ( $16^{\circ} 39' 30''$  N,  $95^{\circ} 00' 40''$  O). Este poblado pertenece al municipio de Asunción Ixtaltepec, Distrito de Juchitán (Pérez-García *et al.*, 2001). La zona está dominada por lomeríos bajos de alrededor de 250 m de altitud, con altitudes mínimas de alrededor de 100 m s.n.m. y con una altitud máxima de alrededor de 750 m s.n.m. en la cima del Cerro Naranja. En la región hay numerosos afloramientos de roca caliza en forma de cerros escarpados (Pérez-García *et al.*, 2001). La geología se compone principalmente de roca filita siliciclástica del Mesozoico y en menor medida roca caliza del Cretácico inferior (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). En general, el suelo es somero en la cima de los cerros y aumenta su profundidad conforme se desciende hacia el piedemonte. En los terrenos calizos el suelo es especialmente escaso, constituido únicamente por la materia orgánica que se acumula entre la roca (Pérez-García y Meave, 2005).

De acuerdo con los datos de la estación meteorológica más cercana (2039\_IXTEPEC;  $16^{\circ} 58' N$ ,  $91^{\circ} 01'$ ; CLICOM, 2018) y cuya información abarca más de 60 años, el clima de la región corresponde al  $A_w$  (ecuatorial sabanoide con invierno seco, Figura 1) según el sistema Köppen-Geiger (Kottek *et al.*, 2006). La temperatura anual promedio presenta poca variación, con un valor anual medio de  $27.6^{\circ}C$ . La precipitación total anual promedio (68 años) es de 869 mm, con una alta variación interanual (coeficiente de variación 39.47 %) y una estacionalidad muy marcada y pronunciada. Respecto a esta última variable, en la zona se distinguen dos temporadas más o menos bien diferenciadas en relación a la precipitación: una estación seca que dura entre seis y siete meses (noviembre-mayo, noviembre-abril), en la que la precipitación que cae es menor al 10% de la precipitación total ( $< 89$  mm), y una estación lluviosa en verano de entre cinco y seis meses (junio-octubre, mayo-octubre), en la que se acumula cerca del 90 % de la precipitación total. A esta distribución tan asimétrica de la lluvia a lo largo del año se suma el hecho de que buena parte de la precipitación total en el año cae en unos pocos eventos en unos cuantos días. Por otra parte, la estación seca está acompañada de altas temperaturas y una atmósfera con alta demanda evaporativa.



**Figura 1.** Climograma de la zona de estudio elaborado con los datos de la estación meteorológica más cercana (2039\_Ixtepec 16.58; -91.01). Los datos abarcan el periodo entre 1950 y 2018. Los datos fueron descargados a través del sistema CLICOM del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California (CICESE). El área punteada representa los meses de aridez en los que la temperatura excede la precipitación. El área con líneas verticales indica los meses en el que la precipitación excede a la temperatura (balance hídrico positivo) y el área sombreada en negro los meses en los que la precipitación fue mayor a 100 mm.

La vegetación de Nizanda es muy heterogénea, pues diferentes tipos de vegetación se entremezclan formando un mosaico paisajístico complejo (Pérez-García y Meave, 2005). Sin duda, el bosque tropical caducifolio es la vegetación característica y más extendida en la zona. Su diversidad es alta y en ella no existe una dominancia clara por parte de ninguna especie; sin embargo, algunas especies son mucho más abundantes que otras (sobre todo miembros de Fabaceae; Pérez-García *et al.*, 2001). La altura media del dosel es de 8 m (pero con frecuencia rebasa 15 m) y la cobertura es de más de 300 % (Pérez-García *et al.*, 2001; Muñoz-Avilés, 2015). En relación con los dos tipos de material parental dominante en la zona, se identifican dos variantes del BTC: el que se desarrolla sobre roca filita siliciclástica y otro que se desarrolla sobre roca caliza. La tipificación de estos dos tipos de bosque responde no solo a diferencias en el material parental, sino también a diferencias estructurales, de composición y de diversidad de especies (Muñoz-Avilés, 2015).

## Datos climáticos del periodo de estudio

Para evaluar los elementos climáticos durante el periodo de trabajo se obtuvieron los datos de la estación meteorológica instalada en la zona de estudio. Los datos utilizados correspondieron al periodo comprendido de febrero de 2018 a febrero de 2019. Para obtener una aproximación más detallada acerca de las condiciones hídricas del sitio y su relación con el estatus hídrico de las plantas, se calcularon los valores diarios de déficit de presión de vapor (DPV) y la evapotranspiración de referencia ( $ET_o$ ).

El DPV es un estimador preciso de la capacidad evaporativa del aire y por lo tanto del efecto del estrés hídrico sobre las plantas (Anderson, 1936). Los cálculos se realizaron utilizando la fórmula propuesta por Allen *et al.* (2006):

$$DPV (kPa) = e_s - e_a$$
$$e_s = \frac{e^\circ(T_{\max}) + e^\circ(T_{\min})}{2} \quad (kPa)$$
$$e_a = 0.6108e^{\left[\frac{17.27 T_{dew}}{T_{dew} + 237.3}\right]} \quad (kPa)$$
$$e^\circ(T_{\max}) = 0.6108e^{\left[\frac{17.27 T_{\max}}{T_{\max} + 237.3}\right]}$$
$$e^\circ(T_{\min}) = 0.6108e^{\left[\frac{17.27 T_{\min}}{T_{\min} + 237.3}\right]}$$

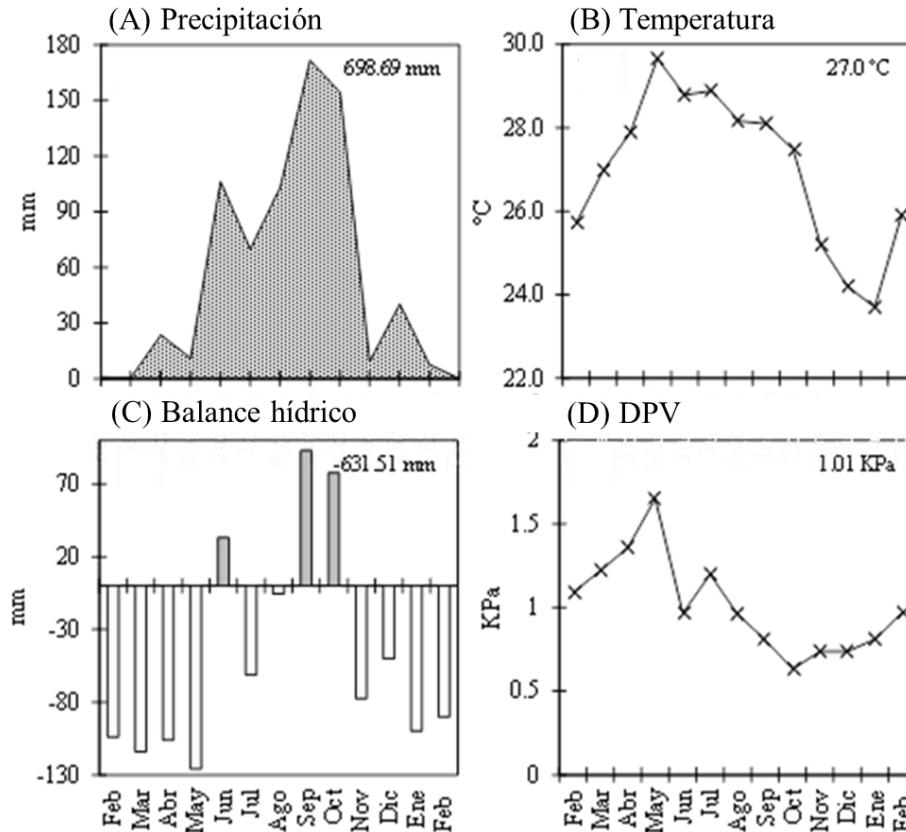
Donde  $e_s$  es la presión de saturación media, es decir, la presión a la cual el aire está saturado de agua y en la que la cantidad de moléculas que se evaporan y las que regresan a la fuente evaporante están en equilibrio. A mayor temperatura, el aire tiene una mayor capacidad de almacenar vapor de agua y el valor de la presión de saturación será más alto.  $e_a$  es la presión de vapor actual, es decir, la presión que ejerce el vapor de agua en ese momento. La presión real de vapor siempre será más baja que la presión de saturación, excepto cuando el aire está saturado.  $T_{dew}$  es la temperatura de punto de rocío, es decir, la temperatura a la cual el aire necesita ser enfriado para saturarse. Cuanto más seco sea el aire, más grande es la diferencia entre la temperatura del aire y la temperatura del punto de rocío.  $e^\circ(T_{\max})$  y  $e^\circ(T_{\min})$  son las presiones de saturación a temperatura máxima y mínima del día.

Debido a la dificultad para estimar la evapotranspiración actual de la vegetación natural, así como al número de variables involucradas, la evapotranspiración de referencia ( $ET_o$ ) sirve como un indicador de referencia. En términos generales, la  $ET_o$  es la cantidad de agua que se

evapotranspira en una superficie ideal de referencia sin restricciones de agua. Esta variable se introdujo como una herramienta para estudiar la demanda evaporativa de la atmósfera, independiente de la superficie en cuestión y del tipo de manejo (Allen *et al.*, 2006). Para obtener los datos de  $ET_o$  se utilizó la calculadora de evapotranspiración en su versión 3.2 desarrollada por la FAO (FAO, 2012). La calculadora considera datos generales de ubicación geográfica, altitud, posición respecto a la costa y condiciones generales de humedad y viento. Las variables que se utilizaron en los cálculos de la evapotranspiración fueron temperaturas máxima y mínima diarias, humedad relativa diaria y la velocidad del viento. La calculadora utiliza la ecuación modificada de Penman-Monteith para los cálculos de la  $ET_o$  (Allen *et al.*, 2006). Con los datos de precipitación y evapotranspiración se calculó el balance hídrico mensual como la diferencia entre ambas variables.

La precipitación total durante el periodo de monitoreo fue de 689.69 mm y la temperatura media fue de 27.0 °C ( $DE \pm 2.36$  °C; Figura 2A, B). La estación lluviosa estuvo comprendida entre los meses de junio y octubre, periodo en el que cayó 87.8 % de la precipitación total anual (605.33 mm, Figura 2A). En los meses restantes cayó menos del 10 % de la precipitación anual. En general, la temperatura no varió mucho en todo el año. El valor promedio mínimo mensual de temperatura se registró en enero de 2019 (23.7 °C) y el máximo promedio en mayo de 2018 (29.7 °C).

Aunque la estación lluviosa se extendió por cinco meses, es claro que se trató de un año relativamente seco. El total de lluvia que recibió la región durante el año cayó en 102 días y sólo hubo 20 días con eventos importantes de lluvia en los que cayó más de 10 mm de lluvia. Estos 20 días representaron el 77 % del total de la precipitación anual (510.47 mm), mientras que hubo 346 días sin lluvia o con una cantidad de lluvia despreciable ( $< 3$  mm). Julio fue un mes especialmente seco; el promedio de precipitación durante 65 años para dicho mes es de más de 100 mm, pero en el año de estudio apenas cayeron 69.83 mm, es decir, menos del 10 % de la precipitación anual total. Durante el año de estudio el balance hídrico fue en general negativo (-541.31 mm anual) y solo durante junio, septiembre y octubre se registró un balance hídrico mensual positivo (Figura 2C). El periodo más caliente, de mayor demanda hídrica atmosférica y mayor evapotranspiración se presentó al final de la temporada seca, entre marzo y mayo.



**Figura 2.** Valores mensuales de las variables climáticas durante el periodo de estudio (febrero 2018-febrero 2019). Para el caso de la temperatura y el déficit de presión de vapor se presentan los valores promedio mensuales. En la parte superior derecha se indican los valores totales y los promedios anuales.

## Anatomía de la madera

En cada una de las dos comunidades de BTC diferenciadas por el tipo de sustrato sobre el que se desarrollan se seleccionaron seis individuos sanos y reproductivamente activos, procurando que hubiera homogeneidad entre ellos para evitar efectos de la edad y la morfología en la anatomía de la madera. De cada árbol se midió la altura, la cobertura de la copa, el diámetro a la altura del pecho (a una altura de 1.3 m sobre el suelo) y se obtuvo una muestra de madera. Las muestras se tomaron a una altura de 1.3 m con ayuda de un serrucho para madera Silky Pocketboy 130-20, a una profundidad aproximada de 5 cm. Cada pieza de madera se cortó en tres partes. Las dos esquinas se utilizaron para obtener los cortes histológicos y la parte central se conservó para calcular la densidad de la madera. Cada muestra se envolvió en papel aluminio, se

almacenó individualmente en una bolsa hermética y se mantuvo en refrigeración a una temperatura superior a 0 °C para evitar el daño de los tejidos por la congelación.

En el laboratorio se obtuvieron cortes en los planos transversal, tangencial y radial a 18-20 µm de espesor con micrótopo de deslizamiento Leica 2000R. Los cortes obtenidos se deshidrataron en diferentes concentraciones de alcohol desde 50 % hasta 100 %, se tiñeron con safranina y verde rápido (Ruzin, 1999), y se montaron en resina sintética. Para cuantificar la longitud de las fibras y de los elementos de vaso, las muestras de madera se maceraron usando la solución de Jeffrey (Ruzin, 1999); una vez disociada la madera se hicieron preparaciones temporales. La descripción de la madera y la medición de los caracteres cuantitativos se realizaron siguiendo las recomendaciones propuestas por el Comité IAWA (2004). Para cada carácter cuantitativo se hicieron 25 mediciones o conteos por individuo, excepto para las longitudes de las fibras y de los elementos de vaso, para los cuales se hicieron 50 mediciones (Cuadro 1). Para estimar las proporciones de los diferentes tejidos en la madera se midió el área por milímetro cuadrado en sección transversal ocupado tanto el parénquima axial como las fibras. Para ello, únicamente se estimó el área en 10 campos debido a la cantidad limitada de tejido disponible. Todas las mediciones se realizaron con ayuda del analizar de imágenes IMAGE-Pro Plus versión 7.1 adaptado a un microscopio Olympus B51 y usando una cámara Infinitum. Para obtener mayor información en relación a la eficiencia en la conducción, se calculó el área de los vasos, la densidad de vasos, la fracción lumen-vaso y el índice de composición de vasos (Zanne *et al.*, 2010; Cuadro 1).

La densidad de la madera se obtuvo usando el método de desplazamiento (Bergman, 2010). Cada muestra se sumergió en agua corriente y se pesó en una balanza de precisión (Adventurer N13123, Ohaus, China, precisión 0.001 gramos). El peso de desplazamiento se transformó en volumen. Posteriormente, las muestras se secaron en un horno a una temperatura de entre 100 y 105 °C durante 72 horas o hasta alcanzar un peso constante. La densidad se calculó como el cociente entre la masa seca y el volumen.

**Cuadro 1.** Unidades y definición de los caracteres anatómicos medidos en la madera de *Havardia campylacantha*.

<b>Carácter</b>	<b>Unidad</b>	<b>Descripción</b>
<b>Vasos</b>		
V <sub>D</sub>	µm	Diámetro tangencial de los vasos.
V <sub>A</sub>	mm <sup>2</sup>	Área del lumen de los vasos. Área=D <sub>1</sub> × D <sub>2</sub> × π. D <sub>1</sub> = Diámetro tangencial. D <sub>2</sub> = Diámetro radial
V <sub>L</sub>	µm	Longitud del elemento de vaso
V <sub>P</sub>	µm	Diámetro de la punteadura intervascular
Vmm <sup>-2</sup>	vasos mm <sup>-2</sup>	Densidad de vasos: número de vasos por milímetro cuadrado
S	mm <sup>4</sup>	Índice de composición de vasos. V <sub>A</sub> /V <sup>mm-2</sup>
F	mm <sup>2</sup> mm <sup>-2</sup>	Fracción lumen-vaso. F = V <sup>mm-2</sup> × V <sub>A</sub>
<b>Parénquima</b>		
P <sub>L</sub>	µm	Altura de los radios de parénquima
P <sub>A</sub>	µm	Ancho de radios de parénquima
Pmm <sup>-2</sup>	mm <sup>2</sup> mm <sup>-2</sup>	Área que ocupa el parénquima axial en sección transversal
<b>Fibras</b>		
F <sub>L</sub>	µm	Longitud de las fibras
F <sub>GP</sub>	µm	Grosor de la pared de las fibras
Fmm <sup>-2</sup>	mm <sup>2</sup> mm <sup>-2</sup>	Área que ocupan las fibras en sección transversal
DM	g cm <sup>-3</sup>	Densidad de la madera

## Desarrollo del xilema

En cada una de las dos comunidades se seleccionaron dos individuos para el estudio del crecimiento radial. Los árboles seleccionados eran individuos adultos, sanos, reproductivos y con troncos con DAP > 10 cm. Para evitar efectos indeseados relacionados con la edad y la morfología de cada individuo, e intentando que la diferencia entre comunidades fuera el único factor que interviniera en el crecimiento radial, se puso particular atención para seleccionar individuos que fueran similares morfológicamente, en particular respecto a su altura, número de troncos y diámetro de tronco.

Una vez por mes y durante 13 meses (febrero 2018 a febrero 2019), de cada individuo se obtuvo una muestra de madera proveniente de ramas jóvenes de la parte superior de la copa. En cada toma de estas muestras se cuidó que la rama seleccionada estuviera fisiológicamente activa, con presencia de hojas sanas y totalmente expuestas al sol. Cada muestra consistió en una pieza cilíndrica de madera de al menos 1 cm de diámetro y longitud. Las muestras se envolvieron en papel aluminio y se almacenaron individualmente en bolsas herméticas, las cuales se mantuvieron



en refrigeración a no menos de 0 °C para evitar el daño de los tejidos por la congelación. En el laboratorio se hicieron cortes de la sección transversal a 18-20 µm de espesor con micrótopo de deslizamiento Leica 2000R. Los cortes obtenidos se procesaron utilizando el método descrito arriba para el análisis de la anatomía de la madera.

Debido a que el floema es un tejido mucho más activo y voluble, con cambios constantes y rápidos en su extensión y composición en relación al xilema, y dado que cada muestra mensual provenía de una rama distinta, su análisis resultaba complicado. Por estas razones, esta parte del estudio únicamente se concentró en la descripción de la xilogénesis (*i.e.*, el desarrollo de la madera). La descripción de la xilogénesis se basó en observaciones minuciosas de varias laminillas con cortes de la sección transversal de cada individuo. Se hicieron observaciones de los tres tipos celulares que la componen al xilema (vasos, parénquima y fibras). Para determinar el estado de desarrollo de la madera se consideró el tamaño, la forma, el arreglo y el engrosamiento de paredes de cada componente celular. En virtud de que el cambium vascular origina tanto al floema como al xilema, y debido a que la formación de un tejido no necesariamente va en detrimento de la formación del otro, el hecho de que no hubiera formación de madera no necesariamente se consideró como un indicador de que el cambium estuviera inactivo.

Para obtener información adicional sobre la estacionalidad del crecimiento y el posible arresto del mismo, se analizó la formación del anillo de crecimiento. Para cumplir con dicho propósito se hizo una lesión en la región cambial (*cambial wounding*). En cada comunidad se seleccionaron cuatro individuos a los que se les infligió una herida con ayuda de una navaja en una rama fisiológicamente activa; el procedimiento se llevó a cabo al inicio del estudio (marzo 2018) y la herida fue lo suficientemente profunda como para atravesar la corteza y llegar a la zona cambial. Al final del periodo de estudio se cortó la zona de la rama lesionada. Las muestras se almacenaron y procesaron de acuerdo con los métodos descritos atrás. La interrupción del crecimiento y la formación del anillo de crecimiento se identificaron a partir del tejido de cicatrización, el xilema formado durante el periodo de crecimiento y los elementos celulares característicos del anillo de crecimiento que forma la especie.

## Estatus hídrico

Con el fin de asociar con mayor claridad los resultados y de proporcionar una explicación completa del crecimiento y las relaciones hídricas de la especie, para el estudio del estatus hídrico se hicieron mediciones en los mismos individuos que fueron utilizados en el análisis del crecimiento radial. Una vez por mes y durante 10 meses (mayo 2018 a febrero 2019), de cada individuo se registró el potencial hídrico foliar del medio día ( $\Psi_{md \text{ foliar}}$ ). El potencial hídrico se midió en hojas de ramas jóvenes totalmente expuestas a la luz solar con una bomba de presión. La recolección de hojas y la medición del potencial hídrico se llevaron a cabo en el periodo de mayor estrés hídrico del día, es decir, durante las horas de mayor insolación y temperatura (entre las 12:00 pm y las 14:00 pm). La medición del potencial hídrico se realizó inmediatamente después del corte de las hojas (no más de 3 min) para evitar fluctuaciones debido a la manipulación. El método utilizado permite obtener datos de la tensión en xilema como resultado de la demanda hídrica por parte de la hoja (Borchert, 1994a), por lo que se puede considerarse como un indicador indirecto del estatus hídrico del xilema.

## Registro de la fenología

En cada una de las dos comunidades incluidas en el estudio se seleccionaron diez individuos sanos, reproductivamente activos y con DAP > 10 cm. Los individuos seleccionados estaban ampliamente distribuidos a través de la zona de estudio, intentando maximizar la heterogeneidad en el comportamiento fenológico de los individuos, aunque procurando tener fácil acceso a ellos. Cada árbol se identificó de manera individual y se marcó para asegurar su identidad.

Una vez por mes y durante 13 meses (febrero 2018–febrero 2019) se registró la fenología de cada individuo. Las observaciones fenológicas incluyeron tanto la fase vegetativa como la reproductiva. Para la fase vegetativa se incluyeron las variables foliación y la cantidad de hojas maduras. Para la fase reproductiva se hicieron registros de las flores en desarrollo, flores en anthesis; así como de los frutos en desarrollo y maduros. El registro de cada evento fenológico (fenofase de ahora en adelante) consistió en la observación (directa o con ayuda de binoculares) del porcentaje de la copa ocupado por cada estructura que define a una fenofase (hojas, flores o frutos).

Para caracterizar el patrón fenológico anual de la especie, establecer si había o no eventos estacionales y comparar la fenología entre sitios, con los datos obtenidos se calculó la duración, la intensidad y la estacionalidad de cada fenofase en cada sitio. La duración se define como el tiempo en meses entre el comienzo y el final de una fenofase. La intensidad se evaluó a través del índice de Fournier (1974). Considerando una distribución circular en la que cada mes representa un ángulo ( $360/12 = 30^\circ$ ) y que cada fenofase se distribuyó a lo largo del año, la estacionalidad se estimó calculando el ángulo medio y el valor del vector  $r$  (radio). De acuerdo con el valor que toma el ángulo medio, éste se asocia a una fecha específica en la que la mayoría de los individuos presentan una fenofase específica.

## Análisis de datos

En función de las numerosas mediciones que se hicieron en un mismo individuo y del hecho de que éstas no son independientes, para el análisis de la anatomía de la madera, se ajustó un modelo lineal generalizado de efectos mixtos (GLMM) para cada variable medida, con el fin de homogeneizar el efecto de cada individuo y obtener el efecto de cada sustrato. Como factor fijo se utilizó el tipo de roca madre, con dos niveles (caliza y filita) y como efecto aleatorio se utilizó el individuo en el que se midieron los caracteres (seis individuos por cada nivel del factor). Una vez ajustados los modelos, se obtuvo una nueva matriz con datos de cada individuo.

modelo con efectos:                      caracter anatómico  $\sim$  sustrato (1| individuo) +  $\epsilon$

modelo nulo:                              caracter anatómico  $\sim$  1 (1| individuo) +  $\epsilon$

Para conocer la relación entre variables, con esta matriz se hizo una ordenación de los individuos a través de un análisis de componentes principales (PCA). Para probar las diferencias en los caracteres anatómicos entre individuos de las dos comunidades de BTC se realizó un análisis de varianza (ANOVA). Para ello, se ajustó un GLMM nulo en el que se eliminó el efecto del sustrato al quitar este factor dentro de la función. Para detectar diferencias entre sitios se realizó una prueba de  $\chi^2$  entre ambos modelos. Se consideró  $\alpha = 0.05$  como valor de significancia.

Con los datos por sitio de potencial hídrico y de fenología se hizo un análisis de correlación entre los valores mensuales promedio de potencial hídrico y de cada fenofase y con los valores promedio mensuales de las variables climáticas. Todos los análisis se llevaron a cabo

en R (versión 3.5.1; R Core Team, 2018), usando el paquete 'lme4' para estimar los GLMM (Bates *et al.*, 2014). Para ajustar los GLMM se consideró una distribución Gaussiana de los errores en todas las variables anatómicas, excepto para la densidad de vasos y para el agrupamiento de los vasos, variables para las cuales se declaró una distribución del error de tipo Poisson. Se verificó que todas las variables cumplieran el supuesto de normalidad; aquellas que no lo hicieron se transformaron a logaritmo base 10.

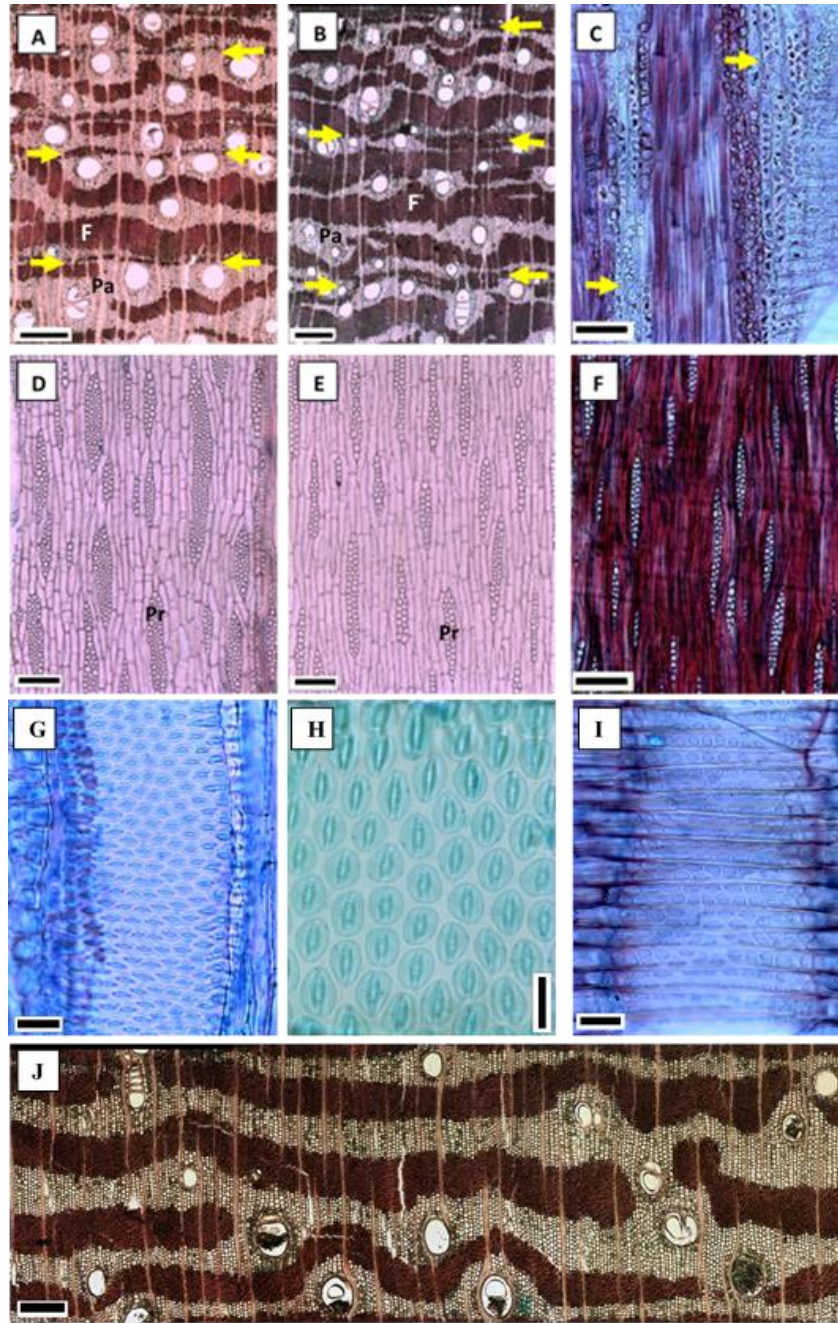
# RESULTADOS

## Anatomía de la madera

A partir del análisis anatómico de la madera de esta especie, se elaboró la siguiente descripción para este tejido, de acuerdo con los lineamientos estándar del comité de la IAWA.

La porosidad es difusa. En promedio ( $\pm$  DE) se registraron  $7.15 \pm 2.59$  vasos $\cdot$ mm<sup>-2</sup>, con una abundancia mayor de vasos solitarios (55 %) y una proporción menor de vasos en grupos radiales de 4 o 5 vasos (Figura 3 Ay B), o grupos de 2 o 3 vasos sin ningún tipo de arreglo, aunque en ambos casos se pueden encontrar grupos de hasta 10 vasos estrechos. El diámetro de los vasos es amplio ( $113.3 \pm 40.0$   $\mu$ m, máximo 254.74  $\mu$ m); los vasos más amplios son solitarios, mientras que los más estrechos tienden a estar agrupados. La longitud de los elementos de vaso es corta ( $299.17 \pm 60.01$   $\mu$ m) y éstos tienen placas de perforación simple y punteaduras intervasculares alternas, pequeñas ( $5.33 \pm 4.43$   $\mu$ m) y con ornamentaciones (Figura 3G y H); algunos vasos están ocluidos por gomas. El parénquima es paratraqueal y está dispuesto en bandas confluentes anchas con abundantes cristales y gránulos de almidón (Figura 3C y J). La serie parenquimatosa tiene 3 o 4 células (ocasionalmente 5 o 6, Figura 3D y E). Los radios son homocelulares, comúnmente 2-3-seriados, aunque pueden ser uniseriados o 4-seriados (esto último sobre todo en caliza). Todas las células son procumbentes y las punteaduras vaso-radio son similares a las punteaduras intervasculares en forma y tamaño (Figura 3I). La altura media de los radios ( $\pm$  DE) es de  $241.72 \pm 82.17$   $\mu$ m y su ancho promedio es de  $30.38 \pm 7.17$   $\mu$ m. No hay inclusiones de ningún tipo en los radios (Figura 3D y E). Las fibras son libriformes, no septadas, de longitud media ( $1128.29 \pm 199.38$   $\mu$ m) y de paredes gruesas ( $4.71 \pm 1.49$   $\mu$ m); éstas se arreglan en bandas más o menos tangenciales, intercalándose con el parénquima axial (Figura 3F). Casi la totalidad de las fibras presentes en la madera son de tipo gelatinoso.

El análisis de ordenación realizado con los datos anatómicos mostró que los tres primeros componentes explicaron en conjunto 85.5 % de la varianza total en los atributos de la madera de *H. camyplacantha* (Cuadro 2). El primer componente explicó 55.0 % de la variación y seis variables tuvieron la mayor carga (diámetro y área de vaso, longitud de los elementos de vaso; alto y ancho de los radios y longitud de las fibras). El segundo componente explicó menos de la tercera parte de la fracción explicada por el primer componente (15.9 % de la variación total).



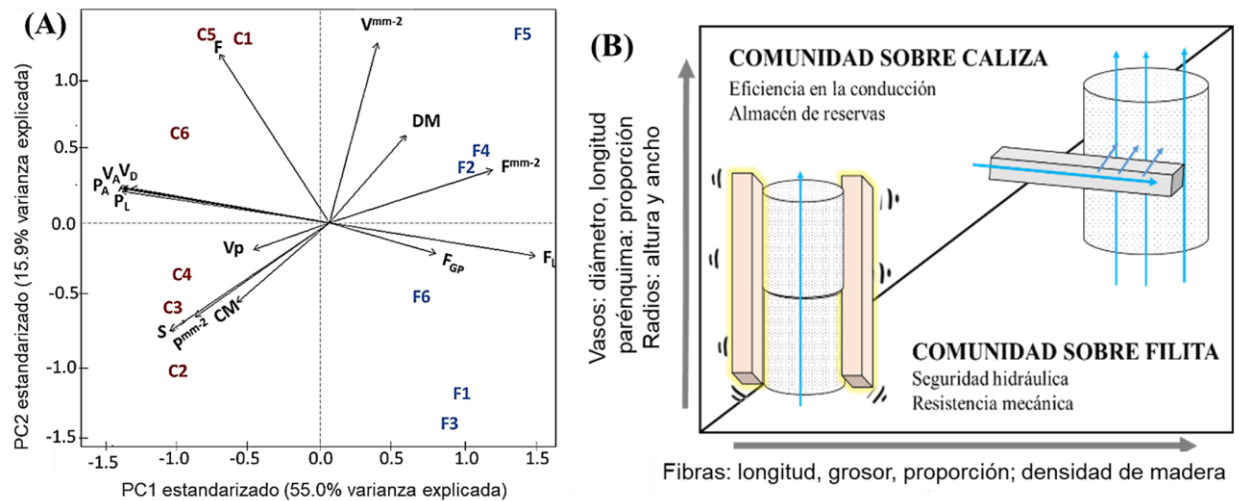
**Figura 3.** Anatomía de la madera de *Havardia campylacantha* **A, B y J.** Sección transversal. Las flechas indican las marcas de los anillos de crecimiento. Parénquima axial en bandas confluentes anchas. Las fibras forman un ligero patrón de bandeo intercalándose con el parénquima. **A** comunidad sobre caliza; **B** comunidad sobre filita. Vasos de lúmenes más anchos y mayor proporción de parénquima axial en la comunidad sobre caliza. **C.** Corte longitudinal. Las flechas indican zonas de parénquima axial con abundante contenido de almidón. **D y E.** Corte longitudinal. Radios de 1-4 células sin inclusiones. Parénquima axial fusiforme constituido de 3-6 células por serie parenquimatosas. **D** comunidad sobre caliza; **E** comunidad sobre filita. Radios más altos y anchos en la comunidad sobre caliza. **F.** Corte longitudinal. Fibras de paredes muy gruesas, no septadas, sin punteaduras y sin inclusiones. **G y H.** Punteaduras intervasculares. **I** punteaduras vaso-radio. Escalas de 10  $\mu\text{m}$  para **H**; 20  $\mu\text{m}$  para **C, G** e **I**; 50  $\mu\text{m}$  para **F**; 100  $\mu\text{m}$  para **D** y **E**; 300  $\mu\text{m}$  para **A** y **B** y **J**. Para todos los paneles Pa= parénquima axial, F= fibras, Pr= parénquima radial.

**Cuadro 2.** Vector propio (*eigenvector*) de cada carácter medido en la madera de *Havardia campylacantha* en relación a los tres primeros componentes. Se señala entre paréntesis el porcentaje de variación explicada por cada componente. Resaltados los valores de las variables con mayor carga en cada componente. Variables explicadas en Cuadro 1.

Variable	PC1 (55.00)	PC2 (15.88)	PC3 (14.59)
<b>Vasos</b>			
V <sub>D</sub>	<b>-0.34</b>	0.10	-0.09
V <sub>A</sub>	<b>-0.34</b>	0.10	-0.09
V <sub>L</sub>	<b>-0.34</b>	0.10	-0.11
V <sub>P</sub>	-0.12	-0.08	<b>0.38</b>
V <sup>mm-2</sup>	0.08	<b>0.55</b>	0.06
F	-0.18	<b>0.52</b>	-0.03
S	-0.26	<b>-0.33</b>	-0.09
<b>Parénquima</b>			
P <sub>L</sub>	<b>-0.34</b>	0.09	-0.08
P <sub>A</sub>	<b>-0.32</b>	0.10	-0.08
P <sup>mm-2</sup>	-0.22	-0.28	<b>0.48</b>
<b>Fibras</b>			
F <sub>L</sub>	<b>0.34</b>	-0.10	0.10
F <sub>GP</sub>	0.18	-0.09	-0.18
F <sup>mm-2</sup>	0.27	0.16	<b>-0.39</b>
DM	0.13	0.27	<b>-0.49</b>
CM	-0.15	-0.24	<b>0.50</b>

En el componente 2 la densidad de los vasos, la fracción lumen-vaso y el índice de composición de vasos presentaron la mayor carga. El tercer componente explicó una fracción de la varianza total un poco menor que el segundo (14.59 %) y en él las mayores cargas correspondieron al diámetro de las punteaduras intervasculares, el área en sección transversal de las fibras y del parénquima, y en menor medida, la densidad de la madera. La Figura 4A muestra la distribución de los individuos a lo largo de los dos primeros componentes y el vector de cada variable. Hacia el extremo negativo del primer componente se agrupan los individuos con vasos más anchos y largos, punteaduras intervascular más anchas, y radios más altos y anchos, mientras que en el extremo positivo se concentran los individuos con fibras más largas y una mayor proporción de fibras en sección transversal. A lo largo del segundo componente principal se aprecia una segregación análoga: en la parte superior se agruparon los individuos con mayor densidad de vasos y fracción lumen-vaso, mientras que en la parte inferior la mayor carga la tiene

el índice de composición de vasos, el área de parénquima en sección transversal y el contenido de humedad, aunque con menor fuerza. En la Figura 4B se resume la relación funcional entre las variables que se diferencian como resultado de la ordenación. Es clara la diferenciación entre los atributos asociados con la conducción y almacenamiento de reservas, por un lado, los atributos asociados a la seguridad hidráulica y la resistencia y estructura de la madera, por el otro.



**Figura 4. A.** Ordenación con los primeros dos componentes del PCA. Ambos componentes explican el 70.90% de la variación total de los caracteres de la madera de *Havardia campylacantha*. **B.** Diferenciación en relación a un eje funcional en los árboles de cada comunidad con base en los resultados del PCA. Variables explicadas en Cuadro 1. Individuos sobre caliza señalados con la letra C e individuos sobre filita con la letra F.

Varios de los caracteres anatómicos de la madera presentaron diferencias significativas entre las dos comunidades definidas por su sustrato geológico (Cuadro 3). En general, los individuos que crecen en la comunidad sobre roca caliza tuvieron vasos más anchos, largos y con punteaduras intervacuolares más anchas respecto a los individuos sobre roca filita. La fracción lumen-vaso y el índice de composición de vasos también tuvieron valores significativamente más altos en la comunidad sobre caliza. Los radios fueron más altos y anchos en la comunidad sobre roca caliza. En contraste, las fibras tuvieron valores más altos de longitud en la comunidad sobre filita. El área en sección transversal de las fibras y del parénquima difirió entre comunidades: en la comunidad sobre caliza se encontró una mayor área ocupada por el parénquima y en la comunidad sobre filita se encontró una mayor área de fibras. La densidad de vasos, el grosor de



las fibras y la densidad de la madera fueron las únicas características que no difirieron estadísticamente entre comunidades.

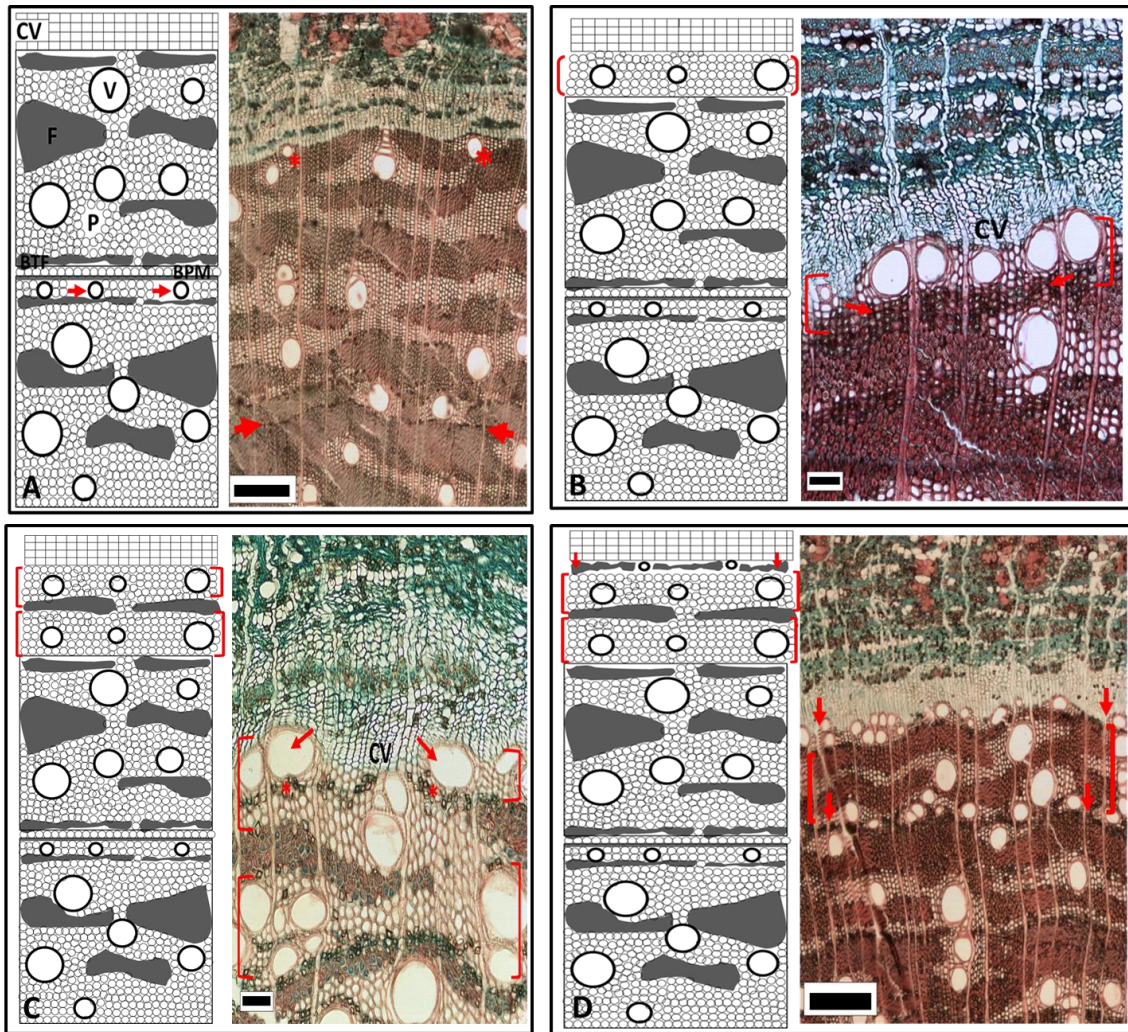
**Cuadro 3.** Comparación de los caracteres anatómicos entre los individuos de *Havardia campylacantha* de las dos diferentes comunidades de bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca. Las variables y sus unidades se explican en el Cuadro 1. Valores de  $p$  significativos marcados en negritas ( $\alpha = 0.05$ ).

Carácter	Caliza media $\pm$ DE	Filita media $\pm$ DE	$\chi^2$	$p$
<b>Vasos</b>				
V <sub>D</sub>	111.18 $\pm$ 37.40	99.04 $\pm$ 40.41	2.50	0.1138
V <sub>A</sub>	0.038 $\pm$ 0.024	0.029 $\pm$ 0.023	4.45	<b>0.03501</b>
V <sub>L</sub>	311.11 $\pm$ 55.55	265.78 $\pm$ 57.59	15.84	<b>6.88</b> $\times 10^{-5}$
V <sub>P</sub>	5.84 $\pm$ 1.27	4.58 $\pm$ 0.80	7.51	<b>0.006142</b>
V <sub>mm</sub> <sup>-2</sup>	6.97 $\pm$ 2.09	7.12 $\pm$ 2.57	0.080	0.7777
F	0.26 $\pm$ 0.043	0.20 $\pm$ 0.034	5.56	<b>0.0401</b>
S	0.0057 $\pm$ 0.0009	0.0042 $\pm$ 0.0008	10.31	<b>0.00931</b>
<b>Parénquima</b>				
P <sub>L</sub>	253.42 $\pm$ 85.08	207.11 $\pm$ 67.07	5.79	<b>0.0161</b>
P <sub>A</sub>	33.32 $\pm$ 6.08	26.29 $\pm$ 6.55	6.58	<b>0.0103</b>
P <sub>mm</sub> <sup>-2</sup>	0.45 $\pm$ 0.08	0.37 $\pm$ 0.07	6.55	<b>0.01046</b>
<b>Fibras</b>				
F <sub>L</sub>	1037.4 $\pm$ 173.67	1187.6 $\pm$ 177.42	13.24	<b>0.000273</b>
F <sub>GP</sub>	3.58 $\pm$ 1.43	4.59 $\pm$ 1.40	2.82	0.093
F <sub>mm</sub> <sup>-2</sup>	0.47 $\pm$ 0.06	0.57 $\pm$ 0.08	12.88	<b>0.0003315</b>
DM	0.78 $\pm$ 0.06	0.83 $\pm$ 0.13	0.55	0.477

## Desarrollo del xilema

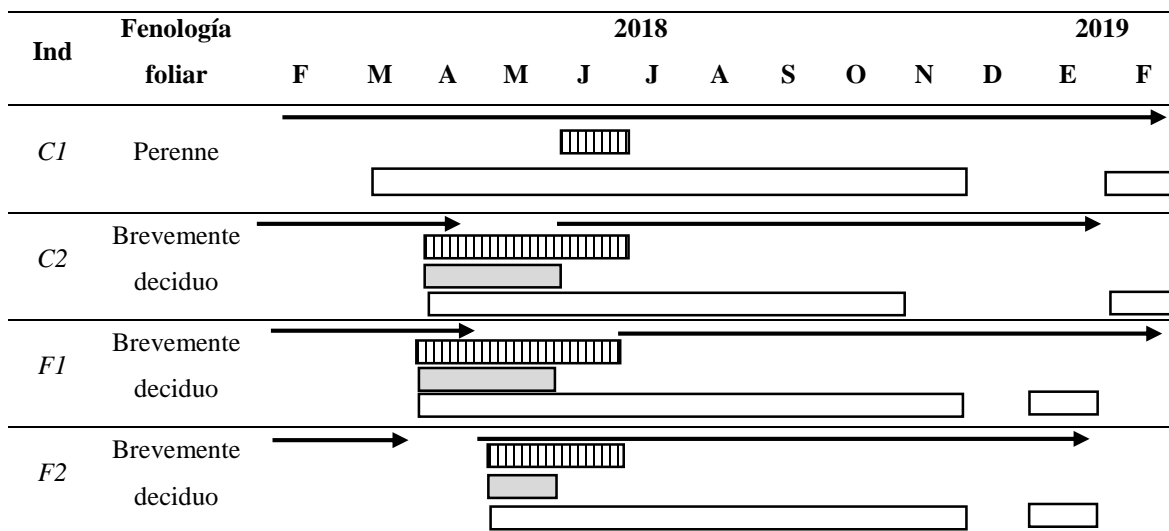
En la Figura 5 se muestra un esquema general con los principales estadios que se presentaron durante la xilogénesis de *Havardia campylacantha* en el BTC de Nizanda. Un anillo de crecimiento típico de *H. campylacantha* está delimitado por ciertos elementos celulares bien definidos. El límite entre una temporada de crecimiento y otra estuvo marcado por una banda de parénquima marginal entre dos bandas continuas (dos a tres células de grosor) de fibras (Figura 5A). El anillo de crecimiento se formó en todos los individuos y su anchura fue variable. El desarrollo del xilema inició con la formación de una banda amplia de parénquima axial en cuya matriz se diferencian los primeros vasos, generalmente de lúmenes amplios (Figura 5B). Junto a esta primera banda de parénquima se diferencian fibras de lúmenes amplios en un patrón de bandeado irregular (Figura 5C). A partir de este punto, tanto las bandas de parénquima axial como

de fibras se pueden repetir hasta el final de la temporada de crecimiento. Al final del periodo de crecimiento se formaron las bandas terminales de fibras y parénquima marginal que ya se describieron. En algunos individuos, al final de la temporada de crecimiento también se formaron vasos aislados de lumen estrecho (Figura 5D).



**Figura 5.** Delimitación del anillo de crecimiento y diferentes etapas del desarrollo del xilema de *Havardia campylacantha*. **A.** Dos anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal (BPM) y una o dos bandas terminales de fibras (BTF). En ocasiones, al final de la temporada de crecimiento se forman pequeños vasos que ayudan a delimitar un anillo de crecimiento (flechas y asteriscos). **B.** La xilogénesis inicia con la formación de una banda de parénquima en cuya matriz se desarrollan vasos de lúmenes amplios (corchetes). Nótese la abundancia de cristales en las fibras inmaduras (flechas). **C.** Después de la formación de la primera banda de parénquima se forman bandas discontinuas de fibras y una nueva banda de parénquima axial. Se pueden observar vasos recién diferenciado (flechas) cercanos al cambium vascular. Los asteriscos indican cristales en las fibras aún inmaduras. **D.** Al final de la temporada de crecimiento se comienza a formar una banda terminal de fibras y en ocasiones se aprecian los últimos vasos formados de lúmenes estrechos (flechas). Para todos los paneles CV= cambium vascular; V= vasos; P= parénquima; F= fibras. Escalas de 50 µm para todas las fotografías.

El desarrollo del xilema en los cuatro individuos estudiados presentó características similares con pequeñas variaciones entre ellos, de forma que no se encontraron diferencias en el desarrollo de la madera entre los individuos de las dos comunidades estudiadas. En general, buena parte del desarrollo de la madera ocurrió durante la estación lluviosa, pero otra parte tuvo lugar durante la estación seca (Figura 6). La xilogénesis inició al final de la temporada seca, entre abril y mayo, excepto en un individuo sobre caliza (C1) que inició un mes antes. A partir de estos meses la xilogénesis se extendió durante toda la estación lluviosa y finalizó en noviembre en tres individuos; en un individuo sobre roca caliza (C2) la xilogénesis terminó un mes antes, en octubre.

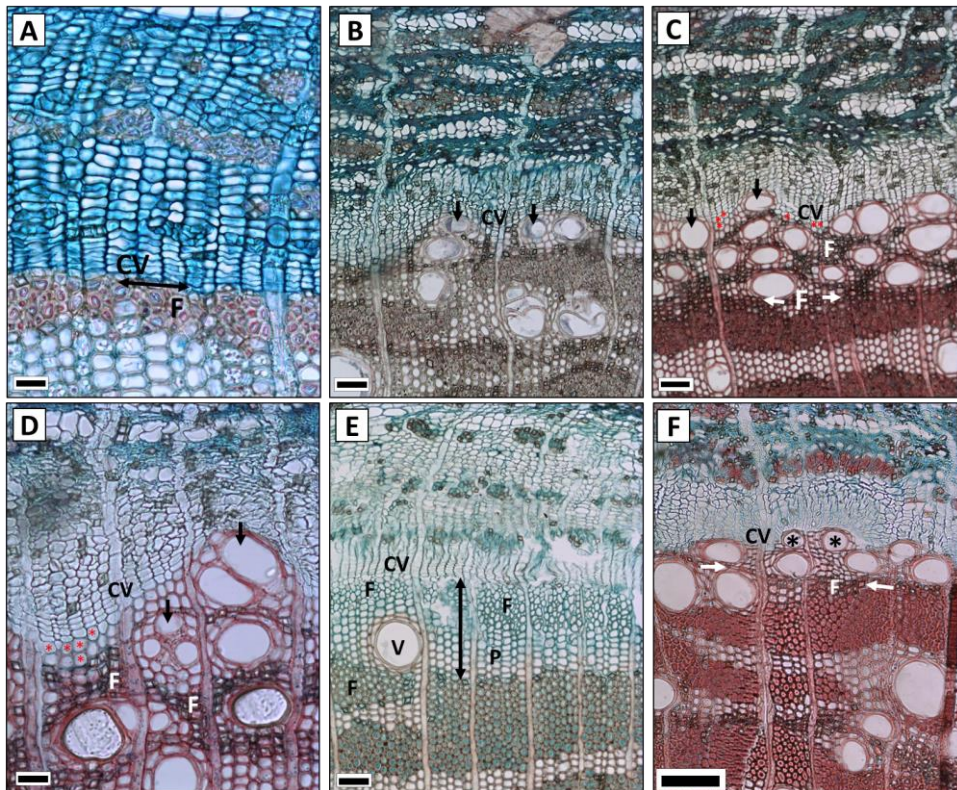


**Figura 6** Xilogénesis y patrón fenológico foliar de los cuatro individuos de *Havardia campylacantha* monitoreados. Se indica el patrón general de fenología foliar durante el periodo de monitoreo. → Hojas maduras, ▨ foliación, ▨ floración y □ xilogénesis.

En todos los individuos, el inicio del desarrollo de la madera coincidió tanto con el periodo sin hojas (excepto en un individuo que no perdió sus hojas en ningún momento), como con la floración y el desarrollo de las nuevas hojas (excepto en un individuo que no floreció, Figura 6). En la Figura 7 se ilustran diferentes etapas de la xilogénesis durante el periodo de monitoreo.

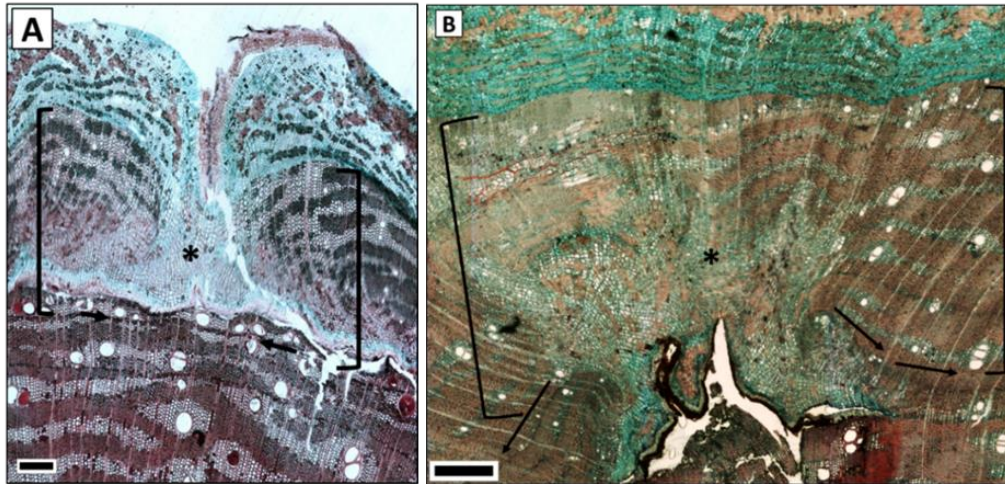
Durante la estación seca tardía (abril y mayo), la formación de la madera se evidencia por la presencia de vasos recién formados cercanos al cambium vascular, embebidos en la matriz de parénquima (Figura 7B). A partir de estos meses y sin interrupción, la formación del xilema

continuó en todos los individuos hasta noviembre de 2018. Durante este periodo ocurrió la diferenciación continua de una a tres bandas de parénquima y vasos, seguida de bandas de fibras (Figura 7C-E). Con el cese de la temporada lluviosa en noviembre de 2018, el desarrollo del xilema se detuvo en todos los individuos. En todos los individuos se observó el último evento de formación de fibras y de los típicos vasos tardíos de lúmenes estrechos. En los individuos de la comunidad sobre roca caliza este evento ocurrió en febrero y en los individuos de la comunidad sobre filita en enero.



**Figura 7.** Cambios celulares durante el desarrollo del xilema en *Havardia campylacantha* en el bosque tropical caducifolio de Nizanda. **A.** Al inicio del estudio (febrero de 2018) el crecimiento está arrestado. El cambium vascular está formado por 3 o 4 células de grosor. **B.** El desarrollo del xilema comienza al final de la temporada seca (abril en la fotografía). Se forma la primera banda de parénquima con los primeros vasos embebidos en su matriz (flechas). **C.** El crecimiento continúa durante los siguientes meses. En la fotografía se muestra el crecimiento hasta julio de 2018. Las flechas negras señalan un par de vasos recién formados, próximos al cambium vascular acompañados de parénquima en maduración (asteriscos). Las fibras formadas maduran tardíamente, se les puede observar con lúmenes amplios e inclusiones. **D.** En septiembre la formación de la madera continúa, teñidos de verde se puede observar el parénquima axial recién formado (asteriscos) y los vasos de diferente tamaño que lo acompañan (flechas). Se marcan las bandas discontinuas de fibras inmaduras. **E.** Se puede observar la última banda de parénquima axial recién formada teñida de verde, acompañada de un vaso. Se observa la formación de fibras próximas al cambium vascular y de paredes delgadas. Las fibras de la parte inferior teñidas de verde han comenzado a engrosar sus paredes. **F.** En enero la formación del xilema está prácticamente detenido. Las flechas señalan las últimas fibras formadas y la delimitación del anillo de crecimiento (madera temprana). Para todos los paneles CV= Cambium vascular, V= vasos, P= parénquima, F= fibras. Escalas de 25  $\mu$ m para A y D, 50  $\mu$ m para B, C, E y 100  $\mu$ m para F.

Las observaciones realizadas a partir de la lesión del cambium vascular (Figura 8) permiten ampliar las aseveraciones realizadas en relación al arresto del crecimiento y el desarrollo del xilema. Durante 2018, el cese del crecimiento ocurrió antes de que se lesionara el cambium vascular en marzo de 2018, pues en todos los casos el anillo de crecimiento ya estaba formado. El crecimiento que se acumuló desde la lesión hasta la colecta de las muestras en febrero de 2019 es claramente visible en la Figura 8.



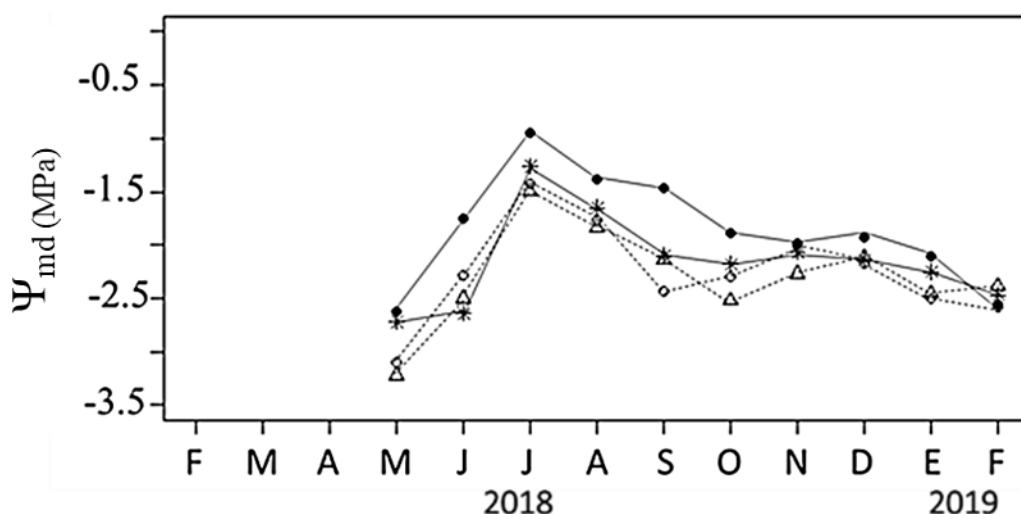
**Figura 8.** Lesión del cambium vascular (*cambial wounding*) y formación del anillo de crecimiento en ramas de *Havardia campylacantha* en las dos comunidades de bosque tropical caducifolio. La lesión se realizó en marzo de 2018 y las muestras se colectaron en febrero de 2019. **A.** Individuo de la comunidad sobre roca filita. **B.** Individuo de la comunidad sobre caliza. En ambos casos las fechas marcan la zona donde se delimita el anillo de crecimiento (parénquima marginal y una banda terminal de fibras), el asterisco señala la cicatriz formada por parénquima de reacción, los corchetes delimitan el crecimiento acumulado durante el periodo de estudio. Escalas de 200  $\mu\text{m}$  para A y 300 para B.

## Estatus hídrico

Sin importar la comunidad, los valores del potencial hídrico foliar fueron similares en todos los individuos durante todo el periodo de estudio (Figura 9). En general, el potencial hídrico no difirió entre sitios ni entre individuos. Únicamente el individuo C1 tuvo valores ligeramente menos negativos durante todos los meses de monitoreo; de forma interesante, este individuo se caracterizó por conservar sus hojas durante todo el año.

Los valores más bajos de potencial hídrico se registraron en mayo de 2018. El valor de potencial hídrico más bajo ( $\Psi_{\text{md}} = -3.2$  MPa) se registró en un individuo de la comunidad sobre roca filita, aunque fue bajo para todos los individuos en dicho mes (máximo de  $-2.6$  MPa). En

junio y julio de 2018, con el inicio de la temporada de lluvias, el valor del potencial hídrico aumentó en todos los individuos. Los valores más altos de potencial hídrico se registraron en julio de 2018; el valor máximo se registró en el individuo C1 ( $\Psi_{md} = -0.9$  MPa) y el más bajo en F1 ( $\Psi_{md} = -1.5$  MPa) para este mes. Entre agosto y octubre de 2018, el potencial hídrico disminuyó gradualmente. Los valores registrados se consideran francamente bajos, pues se obtuvieron registros con valores menores a  $-2.0$  MPa en estos meses. Entre noviembre y diciembre el potencial hídrico aumentó ligeramente en todos los individuos, pero un poco más adelante, en enero de 2019 y febrero de 2019, el potencial hídrico disminuyó nuevamente.



**Figura 9.** Potencial hídrico mensual de cada individuo de *Havardia campylacantha* estudiado en las dos comunidades de bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca. Datos de febrero de mayo 2018 a febrero 2019. Línea continua, individuos de la comunidad sobre roca caliza; línea punteada, individuos de la comunidad sobre roca filita. Círculo negro, C1; asterisco, C2; círculo blanco, F1; triángulo, F2.

## Fenología

El comportamiento fenológico de los individuos de *Havardia campylacantha* mostró una gran variabilidad. A pesar de ello, se observó una tendencia similar en la fenología de los individuos en las dos comunidades (Cuadro 4). La expansión de nuevas hojas, la floración y la fructificación fueron eventos anuales. Por otra parte, la duración de las hojas se considera continua durante todo el año ya que los árboles únicamente perdieron sus hojas durante un breve periodo de no más de un mes, además de que en casi todos los casos el periodo sin hojas estuvo acompañado por el desarrollo de las hojas nuevas. De hecho, varios individuos mantuvieron

cierto número de hojas en sus copas durante todo el año, por lo que fueron clasificados como perennes.

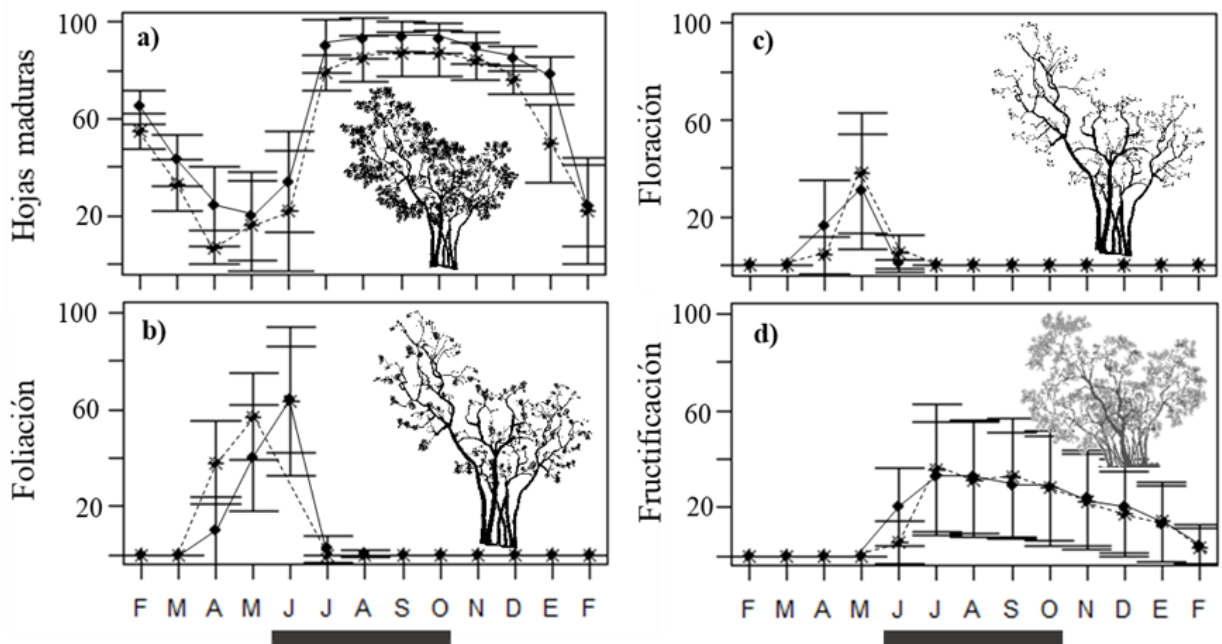
En ambas comunidades, la producción de hojas nuevas fue un evento relativamente sincrónico que ocurrió en el transcurso dos o tres meses (abril a junio; Figura 10A) al final de la estación seca, e inició justo en la etapa en la que los árboles se quedaron sin hojas o con un número mínimo de ellas. Su intensidad fue alta en los meses que se presentó (Figura 10B). Aunque en la comunidad sobre roca filita el desarrollo de las hojas inició con mayor intensidad que en la comunidad sobre caliza durante el primer mes, la intensidad se homogeneizó en el resto de los meses en las dos comunidades. La floración también fue un evento muy sincrónico; ocurrió en dos meses (abril y mayo), al final de la estación seca (Figura 10C). Durante la floración fue posible encontrar tanto yemas florales, como flores en anthesis y flores senescentes al mismo tiempo.

**Cuadro 4.** Comportamiento anual de la fenología de *Havardia campylacantha* en las dos comunidades de bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca. Duración en meses, intensidad de acuerdo con el Índice de Fournier. En ambos casos se presentan promedios  $\pm$  DE. Para la estacionalidad se indica el valor de ángulo medio y el valor del vector  $r$  entre paréntesis.

Fenofase		Duración	Intensidad	Estacionalidad
<b>Caliza</b>				
Hoja	Foliación	2.9 (0.57)	12.50 (24.47)	160.0 (0.90) final secas (inicio junio)
	Maduras	11.9 (0.32)	76.67 (27.06)	275.8 (0.07) Continua
Flores	Yemas	1.8 (0.97)		141.4 (0.95) final secas (final mayo)
	Antesis	1.8 (0.97)	4.79 (11.20)	141.4 (0.95) final secas (final mayo)
Frutos	Inmaduros	4.0 (1.69)	11.88 (17.78)	225.0 (0.84) lluvias (mitad agosto)
	Maduros	3.0 (1.63)	9.79 (14.87)	352.3 (0.77) inicio secas (final diciembre)
<b>Filita</b>				
Hoja	Foliación	2.7 (0.48)	15.63 (29.04)	148.9 (0.91) final secas (final mayo)
	Maduras	11.2 (0.79)	66.25 (31.02)	300.4 (0.12) Continua
Flores	Yemas	1.6 (0.82)		147.7 (0.95) final secas (final mayo)
	Antesis	2.0 (0.97)	5.83 (14.47)	147.7 (0.95) final secas (final mayo)
Frutos	Inmaduros	3.5 (2.04)	11.25 (17.60)	226.1 (0.85) lluvias (mitad agosto)
	Maduros	2.7 (1.89)	8.75 (13.03)	352.6 (0.77) inicio secas (final diciembre)

La fructificación fue un evento extensivo que, desde la expansión de los frutos hasta la maduración y liberación de las semillas, duró nueve meses (Figura 10D). La maduración de los frutos ocurrió durante la estación lluviosa, inició en junio inmediatamente después de la

floración, y los frutos terminaron de madurar en septiembre. Los frutos maduros estuvieron presentes en las plantas al final de la estación lluviosa en octubre y se mantuvieron al menos por cuatro meses, aunque se desprendieron de manera gradual durante este lapso de tiempo. Al final del periodo de muestreo (febrero de 2019), la mayoría de los individuos habían perdido la mayor parte de sus frutos. Cabe señalar que durante el año de monitoreo, *H. campylacantha* tuvo una floración abundante y la mayor parte de sus flores desarrollaron frutos, lo que sugiere que su capacidad reproductiva es alta.



**Figura 10.** Intensidad promedio mensual de cada fenofase evaluadas en *Havardia campylacantha* durante trece meses de monitoreo en dos comunidades de bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca. Barras de error indican  $\pm 1$  D.E. Línea continua, comunidad sobre caliza; línea punteada, comunidad sobre roca filita. La barra inferior gris delimita la temporada lluviosa durante el año de monitoreo. Datos de febrero de 2018 a febrero de 2019.

La fenología de los individuos estudiados estuvo correlacionada de forma significativa con diferentes variables climáticas. En el Cuadro 5 se muestran los resultados del análisis de correlación entre los eventos fenológicos y las variables climáticas en las dos comunidades de bosque tropical caducifolio. En general, se encontraron relaciones similares en las dos comunidades. El déficit de presión de vapor fue la variable que estuvo correlacionada con un mayor número de eventos fenológicos. La fructificación fue la fenofase que se correlacionó con

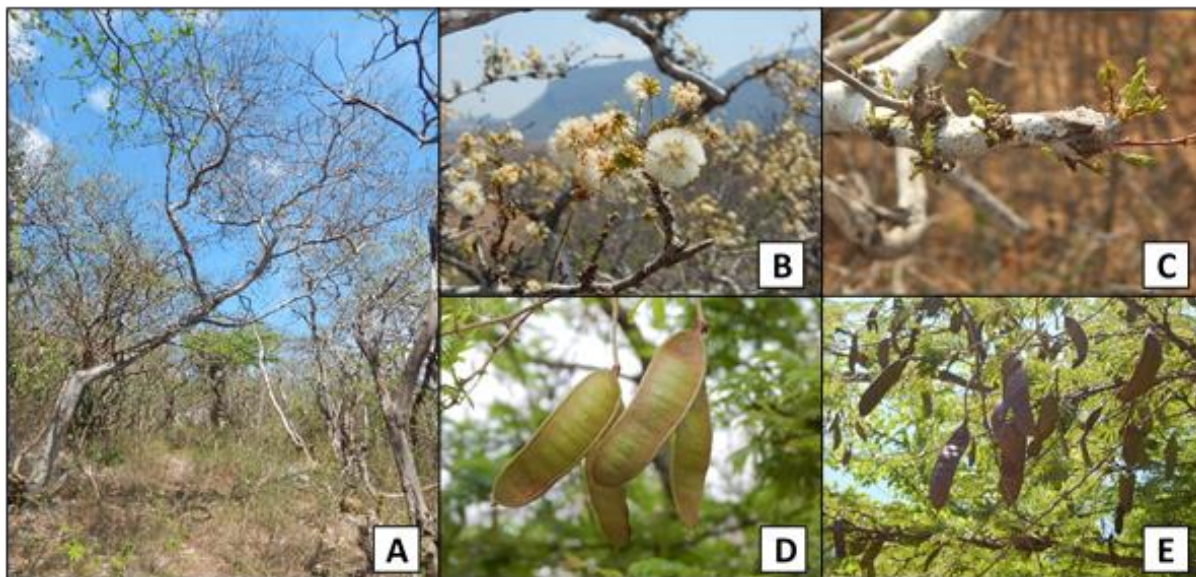


una mayor número de variables climáticas. A excepción del DPV, el resto de las variables climáticas no mostraron correlaciones significativas con el resto de los eventos fenológicos, excepto la evapotranspiración que se correlacionó positivamente con la floración en la comunidad sobre caliza. El potencial hídrico no se correlacionó con ninguna variable climática (Caliza:  $\Psi_{md}$ —DPV = -0.20,  $p = 0.58$ ;  $\Psi_{md}$ —precipitación = 0.45,  $p = 0.19$ ;  $\Psi_{md}$ —evapotranspiración = 0.13,  $p = 0.71$ ; Filita:  $\Psi_{md}$ —DPV = -0.34,  $p = 0.34$ ;  $\Psi_{md}$ —precipitación = 0.26,  $p = 0.47$ ;  $\Psi_{md}$ —evapotranspiración = -0.0008,  $p = 0.99$ ), pero sí lo hizo con varias fenofases (Cuadro 5).

**Cuadro 5.** Coeficientes de correlación de Pearson ( $r$ ) entre los eventos fenológicos y las variables climáticas en las dos comunidades de bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca, durante el periodo de monitoreo. Entre paréntesis se indica la significancia de las correlaciones y se resaltan en negritas las correlaciones significativas. Se incluyó la correlación con el potencial hídrico (ver más abajo) para simplificar los resultados. Fenofases: HE, hojas en expansión; HM, hojas maduras; FL, floración; FR, fructificación. Variables climáticas: DPV, déficit de presión de vapor; PP, precipitación; EVT, evapotranspiración; BH, balance hídrico;  $\Psi_{md}$ , potencial hídrico.

Variable climática	HE	HM	FL	FR
Caliza				
DPV	0.39 (0.19)	<b>-0.69 (0.009)</b>	<b>0.79 (0.0014)</b>	<b>-0.60 (0.0288)</b>
PP	0.10 (0.75)	0.49 (0.09)	-0.26 (0.40)	<b>0.74 (0.0037)</b>
EVT	-0.02 (0.94)	-0.33 (0.27)	<b>0.62 (0.0232)</b>	-0.41 (0.16)
BH	0.09 (0.78)	0.5 (0.08)	-0.39 (0.19)	<b>0.73 (0.0046)</b>
$\Psi_{md}$	-0.39 (0.26)	<b>0.75 (0.0127)</b>	-0.52 (0.12)	<b>0.89 (0.0006)</b>
Filita				
DPV	<b>0.57 (0.0419)</b>	<b>-0.67 (0.0119)</b>	<b>0.71 (0.006)</b>	-0.54 (0.056)
PP	-0.01 (0.96)	0.53 (0.64)	-0.19 (0.52)	<b>0.68 (0.0105)</b>
EVT	0.19 (0.53)	-0.37 (0.21)	0.48 (0.095)	-0.26 (0.40)
BH	-0.07 (0.83)	0.54 (0.056)	-0.30 (0.32)	<b>0.63 (0.0197)</b>
$\Psi_{md}$	-0.56 (0.09)	<b>0.67 (0.0324)</b>	<b>-0.71 (0.0215)</b>	<b>0.78 (0.008)</b>

De las observaciones fenológicas y su relación con las variables climáticas, se puede resumir la fenología de *H. campylacantha* en tres etapas generales (Figura 11): temporada seca tardía e inicio de lluvias de recambio o desarrollo de hojas y reproducción (abril-junio), temporada lluviosa de crecimiento y maduración de frutos (julio-noviembre) y temporada seca temprana de pérdida de hojas y cese del crecimiento (diciembre-marzo). Estas etapas generales se presentan sin demasiadas distinciones en las dos comunidades de bosque tropical caducifolio incluidas en el estudio.



**Figura 11.** Eventos fenológicos de *Havardia campylacantha* en Nizanda, Oaxaca. **A.** Individuo sin hojas, marzo de 2018. **B** y **C.** Floración y desarrollo de las hojas nuevas, mayo de 2018. **D** y **E** fructificación, D julio de 2018 y E octubre de 2018.

# DISCUSIÓN

Durante el desarrollo de esta investigación se obtuvo información de algunos atributos correspondientes a diferentes niveles de organización y cuantificados en dos ambientes que contrastan en su disponibilidad hídrica. Por separado, cada atributo ofrece una explicación parcial de los mecanismos de explotación de recursos y la estrategia funcional de *H. campylacantha*. Sin embargo, la información obtenida para todos estos atributos se puede agrupar en dos grandes conjuntos, uno de aspectos fisiológicos y el otro de aspectos ecológicos. Por un lado, están los atributos que informan acerca de cómo la especie utiliza el agua cuando este recurso está disponible, de cómo la conserva y cómo cambia el estatus hídrico de la planta a lo largo del tiempo. Por el otro, está el conjunto de atributos que permiten describir la estacionalidad del crecimiento. En concordancia con esta dicotomía, el presente capítulo se divide en dos secciones: (1) una donde se discuten aspectos de la hidráulica, anatomía de la madera, almacén de agua y fenología foliar de la especie de estudio, a fin de comenzar a esbozar una explicación integral de cómo esta especie es capaz de resistir la fuerte sequía estacional, y (2) una segunda sección donde el tema abordado es la estacionalidad en el crecimiento de esta especie.

## Bases anatómicas y fisiológicas de la resistencia a la sequía en *Havardia campylacantha*

El aparente éxito ecológico de *H. campylacantha*, de acuerdo con datos multitemporales de crecimiento y supervivencia, puede ser explicado, al menos en parte, en función de los atributos en la estructura hidráulica y la fenología de esta especie, los cuales son característicos tanto de las especies que escapan a la sequía como de las que la toleran. Además, las diferencias observadas en la anatomía de la medera entre los individuos que crecen en las dos comunidades diferenciadas por el sustrato (*i.e.*, caliza o filita siliciclástica) muestran que la especie es capaz de ajustar, en cierta medida, este atributo a diferentes condiciones ambientales.

Sin importar la comunidad de procedencia, todos los individuos se caracterizaron por tener vasos de lúmenes amplios. Estos valores, ubicados alrededor de una media de 113.26  $\mu\text{m}$ , son considerados altos para las especies de los bosques tropicales caducifolios, cuyos vasos

tienen diámetros que en promedio miden entre 60 y 80  $\mu\text{m}$  (Barajas-Morales y León-Gómez, 1989; Gutiérrez *et al.*, 2009; Scholz *et al.*, 2014; Ramírez-Martínez *et al.*, 2017). De hecho, en varios individuos de *H. campylacantha* se encontraron vasos de lúmenes muy amplios ( $> 200 \mu\text{m}$ ) que son poco comunes en las especies del BTC. El área de los vasos es el carácter con mayor efecto en la eficiencia en la conducción de agua, ya que los vasos más amplios son capaces de conducir un mayor volumen de líquido por unidad de tiempo (Poorter *et al.*, 2010; Fichtler y Worbes, 2012). Sin embargo, los vasos amplios tienen una desventaja asociada, ya que son más vulnerables a la cavitación, por lo que las plantas que los poseen requieren de otros atributos que reduzcan el riesgo de sufrir este problema. Entre ellos, se ha reconocido el papel del almacén de agua en la madera y la pérdida anual de las hojas durante la estación seca (Méndez-Alonso *et al.*, 2012). Los resultados mostraron que en la estructura anatómica de la madera de *H. campylacantha* se distingue una matriz de parénquima axial asociada a los vasos; es probable que este tejido funcione como un estabilizador del sistema hidráulico durante la sequía y que la conducción esté favorecida durante la estación lluviosa, ya que la especie posee un sistema hidráulico eficiente en la conducción.

Aunque la investigación relacionada con el papel funcional del parénquima es relativamente reciente, muchos estudios han reportado una fuerte correlación entre el parénquima y la seguridad hidráulica (Braun, 1984; Borchert y Pockman, 2005; Spicer, 2014; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013), sobre todo para el parénquima asociado a los vasos. Al ser un tejido vivo, el parénquima tiene la capacidad de almacenar y movilizar sustancias de reserva y agua. Los parénquimas axial y radial, en conjunto, participan en la reparación de los vasos que han sufrido embolias, ya sea al depositar sustancias que reducen la tensión del xilema, como iones o carbohidratos, o directamente a través del suministro de agua hacia los vasos (Braun, 1984; Stratton *et al.*, 2000; Zweifel y Häslér, 2001 Zweifel *et al.*, 2001; James *et al.*, 2003; Spicer, 2014). El parénquima axial de *H. campylacantha* se puede clasificar como axial en bandas confluentes anchas; es probable que este tipo de parénquima, fuertemente asociado a los vasos, pueda almacenar importantes reservas de agua, lo que a su vez le podría permitir proteger sus vasos contra la cavitación y asegurar un flujo constante de agua durante la estación seca (Morris y Jansen, 2016). Algunos estudios han reportado una relación positiva entre el diámetro de los vasos y la cantidad de parénquima axial, lo que sugiere que este tejido proporciona apoyo al sistema hidráulico (Morris y Jansen, 2016; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). Los resultados

obtenidos en esta investigación sobre el estatus hídrico demuestran que algunos individuos sufren presiones negativas altas ( $\Psi_{\text{md Foliar}}$  cercano a -3.5 MPa), por lo que es posible que sus vasos sufran cavitación durante el día y sean reparados durante la noche (Johnson *et al.*, 2009). Dadas las presiones tan fuertes y la vulnerabilidad de sus vasos, el tejido de almacén asociado a los vasos (parénquima) debe jugar un papel importante en la protección del sistema hidráulico, ya que el agua almacenada en este tejido es fundamental en la resistencia a la sequía (Braun, 1984; Borchert y Pockman, 2005). En las diferentes fechas durante el año de estudio, se observó que la mayoría de los individuos de *H. campylacantha* plegaban sus foliólulos durante las horas de mayor insolación, evitando así el sobrecalentamiento de la lámina foliar y la transpiración excesiva de agua, y por lo tanto, el daño a sus tejidos. Aunque es probable que *H. campylacantha* almacene agua en el parénquima y sea capaz de movilizarla para reparar los vasos, es necesario que en el futuro se realicen mediciones adicionales de potencial hídrico y de conductancia estomática al amanecer para verificar que la recuperación de los vasos ocurre durante la noche y determinar si la planta evita la transpiración excesiva mediante el cierre de estomas al durante las horas de mayor demanda evaporativa.

Los vasos de lúmenes amplios y el almacenaje de agua son característicos de especies que funcionalmente evitan la sequía. A pesar de tener estos atributos, *H. campylacantha* posee otros que no permiten clasificarla claramente dentro de este grupo funcional (de escape a la sequía). Por ejemplo, la reducción del área foliar a través de la pérdida de las hojas, y por lo tanto la disminución de la superficie transpiratoria, es el rasgo más efectivo entre las especies que evitan la sequía en los bosques tropicales (Borchert, 1999; Borchert y Pockman, 2005; Méndez-Alonso *et al.*, 2013); sin embargo, *H. campylacantha* contrasta con este patrón, ya que incluso se registraron individuos de esta especie que conservaron alrededor de la mitad del follaje todo el año, lo que conduciría a clasificarla como tardíamente decidua, o decidua facultativa. Este patrón fenológico permite sospechar que la red hidráulica de los individuos de *H. campylacantha* puede resistir un intervalo amplio de niveles de estrés hídrico y de esta forma conservar una parte de su follaje durante toda la estación seca. Por otro lado, la retención de las hojas hasta el final de la estación seca podría brindar una ventaja funcional en relación a las especies que pierden todas sus hojas durante esta estación. Diversos autores han reportado que las especies que conservan sus hojas durante la estación seca pueden continuar transpirando, manteniendo así su actividad fotosintética (Borchert, 1999, Borchert y Pockman, 2005; Franco *et al.*, 2005). Por otro lado,

algunas especies que conservan sus hojas en la época seca pueden recuperarse rápido de la sequía y reanudar el crecimiento (Pineda-García *et al.*, 2013). Esto, por supuesto, no necesariamente implica que los individuos mantengan la fotosíntesis activa, pero sí sugiere que las especies que poseen este atributo tienen una respuesta más eficiente y rápida a la lluvia y, dado que en estos sistemas la lluvia está distribuida irregularmente y en ocasiones existen breves periodos de abundante lluvia, la reanudación rápida del crecimiento podría ser importante en el desempeño de las especies de estos bosques. La retención de follaje en algunos individuos por más tiempo también permite sospechar que éstos crecen en sitios con mayor disponibilidad de agua o que las plantas pueden almacenar agua en otros órganos, como las raíces. Estos puntos se discutirán más adelante.

En la mayoría de los estudios realizados en bosques tropicales caducifolios, la retención de las hojas se asocia con una estrategia conservadora de utilización de recursos. En general, las especies con esta estrategia tienen maderas de baja densidad y presentan un sistema hidráulico que favorece la conducción del agua y abundante tejido de reserva, pero una alta vulnerabilidad a la cavitación e implosión de los vasos; todo esto hace que estas especies suelen ser tempranamente deciduas o deciduas obligadas que evitan la sequía (Chave *et al.*, 2009; Méndez-Alonso, 2012, 2013; Mendivelso *et al.*, 2013; Scholz *et al.*, 2014; Worbes, *et al.*, 2013; Reich, 2014; Janssen *et al.*, 2020). Los lúmenes amplios y la posibilidad de que *H. campylacantha* mantenga almacenes considerables de agua constituye una discrepancia entre la teoría y el comportamiento de la especie que demuestra que una dicotomía rígida entre especies que escapan a la sequía y las que la toleran no refleja realmente la diversidad funcional de los bosques tropicales caducifolios. En realidad, el espectro funcional es un continuo de diferentes combinaciones de atributos entre esos dos extremos (Méndez-Alonso *et al.*, 2012). De hecho, Pineda-García *et al.* (2013) encontraron que especies con parénquima abundante como *Ceiba aesculifolia*, *C. grandiflora* e *Ipomea wolcottiana*, todas ellas clasificadas funcionalmente como especies que evitan a la sequía, conservaron sus hojas y no sufrieron cavitación excesiva gracias al agua que conservan en sus tejidos. Este comportamiento aparentemente discordante es importante si además consideramos que *H. campylacantha* es una especie con madera muy densa, de modo que incluso pequeñas cantidades de agua almacenada pueden ser suficientes para tolerar la sequía.

Las fibras son los elementos celulares de la madera que tienen mayor importancia en la resistencia mecánica de este tejido y frecuentemente están asociados con la densidad de la madera y la resistencia a la implosión cuando están asociadas a los vasos (Hacke *et al.*, 2001; Jacobssen *et al.*, 2005; Poorter *et al.*, 2010; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013; Beeckman, 2016). Las especies con maderas más densas generalmente tienen fibras de paredes gruesas y en altas proporciones. El análisis anatómico de la madera de *H. campylacantha* reveló la presencia de fibras de paredes muy gruesas en proporciones considerables, lo cual es consistente con el valor alto de densidad de la madera. Por otro lado, de acuerdo con las relaciones de los componentes celulares de la madera reportadas en varios estudios (Fichtler y Worbes, 2012; Poorter *et al.*, 2010; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013), existe una disyuntiva estructural en espacio que ocupa cada tejido en la madera. Las especies con maderas más resistentes asignan una mayor proporción del espacio a las fibras, porque las gruesas paredes lignificadas de estos elementos celulares proporcionan la alta densidad. Por el contrario, en maderas de baja densidad hay una mayor asignación al tejido parenquimatoso, lo que favorecen la función de almacenaje; sin embargo, las paredes celulares delgadas de las células de parénquima inciden negativamente en la densidad de la madera. Dado que el espacio en la madera es limitado, la proporción de éste asignada a cada tipo celular resuelve esta disyuntiva. La estructura de la madera de *H. campylacantha* tiene la peculiaridad de que, en su estructura tridimensional, algunas secciones de bandas de parénquima se intercalan con bandas de fibras, por lo que ambas funciones están bien compensadas a pesar de la disyuntiva entre estas funciones, y los vasos solo ocupan una pequeña proporción del espacio disponible en la madera, pues están embebidos en la matriz de parénquima. Es probable que esta combinación subyazga el éxito de la especie, al igual que en otras leguminosas mimosoideas (Evans, 2006). Otros autores han sugerido que la proporción de las fibras está relacionada con la supervivencia, ya que confieren a la madera resistencia mecánica y química, así como a ataques de insectos, mientras que el área del parénquima se asocia directamente con sitios estresantes en donde el parénquima funciona como apoyo al crecimiento (Fichtler y Worbes, 2012). Toda esta evidencia implica que la alta densidad de la madera de *H. campylacantha* es congruente con la posibilidad de que esta especie almacena reservas suficientes de agua para tolerar periodos de sequía.

El análisis de componentes principales y las diferencias encontradas entre sitios son indicativos de la plasticidad de *H. campylacantha* y su capacidad de adaptación. El primer eje de

variación del PCA describe la disyuntiva que diferentes autores han sugerido entre la eficiencia en la conductividad y la resistencia mecánica de la madera (Jacobssen *et al.*, 2005; Chave *et al.*, 2009; Poorter *et al.*, 2010; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). Las variables con la mayor carga positiva en el primer componente están relacionadas con propiedades de los vasos (diámetro, área y longitud) y con el transporte radial de agua (ancho y alto de los radios de parénquima), mientras que la resistencia mecánica está descrita por la longitud y grosor de las fibras, las cuales tienen una carga negativa en este eje. En relación a este mismo eje, los individuos de la comunidad sobre roca caliza se caracterizaron por tener vasos significativamente más amplios respecto a los individuos sobre filita; sin embargo, los individuos de la comunidad sobre roca filita tuvieron fibras significativamente más largas. Es posible que los radios más anchos y altos de los individuos de la comunidad sobre caliza estén relacionados con una mayor demanda de reparación de vasos que han sufrido cavitación, y que, como ya se ha mencionado, sea esta comunidad en donde las plantas tienen los vasos más vulnerables a la cavitación. A su vez, las fibras, significativamente más largas y gruesas en la comunidad sobre roca filita, permiten sospechar que los individuos de esta comunidad asignan una mayor cantidad de recursos a la resistencia y la protección de la madera que los individuos sobre caliza.

El segundo componente principal del PCA integra las variables asociadas a la seguridad hidráulica. Las variables con mayor carga en este eje fueron la densidad de vasos y la fracción lumen-vaso con carga positiva, mientras que el índice de composición de vasos tuvo una relación negativa con el eje. En relación a este eje, la asociación de las variables refleja la compleja disyuntiva que existe entre la eficiencia en la conducción y la seguridad hidráulica. Si bien la densidad de vasos fue prácticamente la misma en las dos comunidades ( $7.15 \pm 2.59$  vasos/mm<sup>2</sup>), los valores de la fracción lumen-vaso y del índice de composición de vasos fueron significativamente mayores en la comunidad sobre roca caliza. Como la densidad de vasos no varía entre comunidades, la seguridad y la conducción están condicionadas (en cierta medida) por el tamaño de los vasos. Los individuos con valores más altos del índice de composición de vaso tienen vasos de lúmenes más amplios, es decir, mayor capacidad de conducir agua, mientras que los valores más bajos indican una estrategia más conservadora, pues vasos más estrechos por unidad de área tienen un menor riesgo de sufrir cavitación (Zanne *et al.*, 2010; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). Los valores más altos de la fracción lumen-vaso indican que la planta asigna una mayor cantidad de tejido de conducción por área, disminuye la resistencia mecánica de la madera



(se destina menor área a esta función) y existe un mayor riesgo de sufrir cavitación (Zanne *et al.*, 2010; Zheng y Martínez-Cabrera, 2013). En un estudio comparativo de tres especies que habitan en comunidades con diferencias en la disponibilidad hídrica, Scholz *et al.* (2014) encontraron que las especies que sufren mayor estrés hídrico tienen valores menores en la fracción lumen-vaso y en el índice de composición de vasos. Además, Zheng y Martínez-Cabrera (2013) determinaron que la fracción lumen-vaso y el índice de composición de vasos están relacionados negativamente con las áreas en sección transversal que ocupan las fibras y el parénquima axial, de forma que la eficiencia en la conducción va en detrimento de la capacidad de almacenaje de la madera y su resistencia mecánica.

El tercer eje de variación del PCA está asociado con el almacenamiento y la resistencia de la madera. Las variables que tuvieron la mayor carga en este componente fueron el área en sección transversal que ocupa el parénquima axial (con carga positiva) y el diámetro de las punteaduras intervasculares, la densidad de la madera y, en menor intensidad, el área en sección transversal que ocupan las fibras (todas ellas con carga negativa). La relación entre estas variables sugiere que en la madera existe una disyuntiva entre sus funciones de almacenamiento y resistencia; resultados similares se han obtenido en numerosas investigaciones en otros BTCs de diferentes latitudes (Poorter *et al.*, 2010, Fichtler y Worbes, 2012; Zheng *et al.*, 2013). De acuerdo con estos resultados, la madera de las plantas de la especie de estudio que crecen sobre roca caliza tiene una mayor proporción de parénquima axial por milímetro cuadrado comparada con la madera de las plantas que crecen sobre filita. Esto sugiere que los individuos en la comunidad sobre caliza enfrentan periodos de estrés hídrico más acentuado, y que esta situación hace que desarrollen una mayor cantidad de parénquima que permita reparar los vasos que han sufrido cavitación. Sin embargo, en esta comunidad se encontraron los vasos con el mayor riesgo de sufrir cavitación. Por todo ello, es necesario evaluar con precisión la disponibilidad hídrica del suelo en las dos comunidades para verificar cuál de las dos representan un ambiente hídricamente más estresante.

La explicación de por qué en la comunidad sobre roca caliza se han encontrado individuos con valores de área basal muy altos y en la comunidad sobre roca filita no, podría estar relacionada con la proporción de parénquima axial, las reservas de agua en su madera y la cantidad de agua disponible en cada tipo de sustrato. En dos estudios realizados en los bosques tropicales secos de Panamá (James *et al.*, 2003; Meinzer *et al.*, 2004), se encontró que los

individuos con mayor almacenaje de agua tuvieron los valores más altos en diámetro de tronco, independientemente de su altura; además, se demostró que estos individuos tienen mayor resistencia a largos periodos de estrés hídrico. El almacenamiento de agua en la madera es una característica común en las especies de las comunidades sobre roca caliza (Pérez-García y Meave, 2005; Pérez-García *et al.*, 2009), y aunque las especies suelen tener valores de área basal más altos, esto no necesariamente implica una mayor cantidad de biomasa. En un estudio realizado en un bosque tropical seco de México que se desarrolla sobre un sustrato de roca caliza, Querejeta *et al.* (2007) encontraron que los sistemas radicales de las especies solo penetran y utilizan el agua disponible en profundidades que fluctúan entre 0 y 2 m, por lo que ellas dependen en gran medida del agua que almacenan. Esta relación entre el diámetro de tronco y el área basal con un almacén grande de agua y su papel en la seguridad hidráulica ha sido observada en otros bosques tropicales secos (Stratton *et al.*, 2000) y está muy bien estudiada en especies de coníferas (Čermak *et al.*, 2007; Zweifel *et al.*, 2001, Zweifel y Häsler, 2001). La relación entre la proporción de parénquima y de fibras en sección transversal apoya la idea de que los individuos de la comunidad sobre caliza destinan mayores recursos a la función de almacenaje. Los individuos de esta comunidad asignan menos recursos a la construcción de su madera, pero almacenan una mayor cantidad de agua, de forma que pueden aumentar su diámetro basal más rápido. Por su parte, los individuos de la comunidad sobre filita asignan mayor biomasa a su madera (fibras más largas, gruesas y en mayor proporción) por lo que aumentan su diámetro basal a una menor velocidad.

## Estacionalidad del crecimiento

La primera pauta para caracterizar el crecimiento es delimitar el inicio y el fin del mismo (Worbes, 1999). En este estudio, el desarrollo de la madera y la descripción y caracterización de los cambios que ocurrieron a nivel celular en la región cambial fueron las principales herramientas para estudiar el crecimiento. En la sección de resultados se describieron los eventos que ocurren durante un ciclo de crecimiento y se evidenció la formación de anillos de crecimiento en la madera de la especie de estudio (Figuras 4, 6 y 8). Vale la pena, entonces, comenzar esta sección discutiendo las implicaciones de este patrón de crecimiento, para después analizar el crecimiento de *H. campylacantha* propiamente dicho.

Sin importar la procedencia, los resultados sugieren que todos los individuos forman anillos de crecimiento delimitados por una banda de parénquima marginal y una o dos bandas de fibras de diferente anchura. La presencia de anillos de crecimiento es un indicador importante de la estacionalidad de este proceso (Beeckman, 2016). En especies de climas templados, la formación de anillos es causada por la interrupción del crecimiento por cambios estacionales de temperatura y fotoperiodo (Begun *et al.*, 2013). En el caso de las especies tropicales, se reconoce que la estacionalidad de la precipitación y el estrés hídrico que se genera durante la estación seca son las principales señales ambientales que desencadena la formación de los anillos (Dié *et al.*, 2012; Vetter y Botosso, 1989; Worbes, 1989, 2013), aunque no es claro si los anillos se forman por el cese del crecimiento o por una interrupción intermitente (Worbes, 1989; Dié *et al.*, 2012; Trouet *et al.*, 2012; Dong *et al.*, 2016). Silva *et al.* (2019) afirman que es un error mantener la dicotomía clásica y rígida entre anillos verdaderos y falsos, ya que ésta carece de bases biológicas y sólo ha traído división y confusión en relación a la estacionalidad del crecimiento de las especies tropicales. A diferencia de lo que sucede con las especies de climas templados, la periodicidad del crecimiento de las especies tropicales puede presentar variación supra- o infra-anual, de tal manera que la formación de un anillo puede o no estar vinculada al cese anual del crecimiento (Al-Mefarrej, 2014; Silva *et al.*, 2019).

En numerosos estudios realizados en regiones tropicales (Détienne, 1989; Lisi *et al.*, 2008; Dié *et al.*, 2012; Trouet *et al.*, 2012; Worbes *et al.*, 2013; Al-Mefarrej, 2014; Dong *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2019) se ha confirmado que las especies de estas regiones son capaces de formar anillos de crecimiento y que existe una relación clara de este fenómeno con la disponibilidad hídrica. Aunque la mayoría de los anillos de crecimiento observados en *H. campylacantha* parecen corresponder a una temporada única de crecimiento (ver Figuras 4 y 8), también se encontraron algunos anillos de difícil definición en los que, en general, el crecimiento fue anormal (desarrollo incipiente de parénquima axial, vasos estrechos y agrupados y bandas discontinuas de fibras). Este comportamiento ya había sido observado en otras especies tropicales (Vetter y Botosso, 1989), por lo que es posible que los anillos de crecimiento en *H. campylacantha* reflejen una respuesta a la distribución irregular de la lluvia a lo largo del año, más que ser el resultado de la interrupción del crecimiento en respuesta a una señal ambiental única, como es el caso en las especies de los bosques templados.

Por otro lado, la disponibilidad hídrica del suelo no es el único factor que condiciona la formación de anillos de crecimiento. Está muy bien documentado que el balance hídrico interno de las plantas tiene importantes repercusiones en la formación de estos anillos (Borchert, 1999; Lisi *et al.*, 2008; Marcati *et al.*, 2008; Worbes *et al.*, 2013; Mendivelso *et al.*, 2013; Worbes *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2019). Por ejemplo, en *Acacia tortilis* se registró la formación de un solo anillo de crecimiento, aun cuando la precipitación en su hábitat es un evento bianual más o menos bien diferenciado (Al-Mefarrej, 2014). En especies suculentas con grandes reservas de agua, la formación de anillos de crecimiento es menos común, ya que el almacén de agua es un estabilizador del crecimiento (Borchert, 1999; Mendivelso *et al.*, 2013; Worbes *et al.*, 2013). Algunas especies deciduas y perennes de madera densa y con un contenido de agua variable forman anillos de crecimiento que puede estar condicionados por la cantidad de agua que cae y el agotamiento de las reservas de agua (Marcati *et al.*, 2008; Trouet *et al.*, 2012; Worbes *et al.*, 2013). Como se mencionó en la sección anterior y de acuerdo con la anatomía de la madera de *H. campylacantha*, se sostiene la conclusión de que la especie puede tener en su tronco reservas de agua; sin embargo, estas reservas parecen estar destinadas a controlar las demandas hídricas de su sistema hidráulico y a la reparación de los vasos que han sufrido embolias. Los anillos observados en los individuos estudiados parecen ser el resultado de la suspensión intermitente del crecimiento impuesto por las condiciones de estrés durante la estación seca.

La expansión y el desarrollo de nuevas células son los eventos principales en cualquier proceso de crecimiento. Ya sea la floración, el crecimiento de nuevas hojas, ramas, o el aumento radial del tronco, todas estas actividades requieren de la formación de nuevas células (Borchert, 1999). De acuerdo con los principios de la teoría fisiológica, el crecimiento y la expansión celular están fuertemente limitados por la disponibilidad de agua en los tejidos (Arkley, 1963; Pugnaire *et al.*, 1999; Zlatev y Lidon, 2012). Por consiguiente, en los bosques tropicales caducifolios ningún proceso de crecimiento debería ocurrir durante la estación seca; por el contrario, se espera que el crecimiento y los eventos fenológicos asociados a él presenten un ritmo estricto y fuertemente asociado al periodo de lluvias (Borchert, 1999). El conjunto de datos y las observaciones obtenidos de diferentes individuos de *H. campylacantha*, junto con numerosos estudios realizados en otros BTCs de diferentes regiones no coinciden con el principio fisiológico fundamental.

En todos los individuos estudiados de *H. campylacantha*, el crecimiento radial, la expansión de las hojas y la reproducción ocurrieron al menos un mes antes del inicio de las lluvias. Aunque no se detectó un comportamiento específico en ninguna de las dos comunidades estudiadas, todos los procesos de crecimiento iniciaron en la estación seca tardía, entre marzo y mayo, en todos los individuos. Por lo general, la estación seca tardía en la zona de estudio se caracteriza por temperaturas muy altas y niveles altos de déficit de presión de vapor y evapotranspiración. En 2018, marzo, abril y mayo fueron los meses más calientes y con mayor déficit hídrico, y en mayo se registró el potencial hídrico de medio día más bajo.

El inicio del crecimiento y los eventos fenológicos asociados en esta y otras especies de bosque tropical caducifolio parecen estar regulados principalmente por la cantidad y translocación de las reservas energética a los sitios de inicio de crecimiento, el almacenaje de agua y los mismos eventos fenológicos, y secundariamente por la distribución anual de la precipitación. En al menos tres de los cuatro individuos estudiados, el inicio del crecimiento radial coincidió con la expansión de las hojas y con el momento en el que los árboles se quedaron con la menor cantidad de follaje. Varios estudios en comunidades similares (Borchert, 1994b 1999; Franco *et al.*, 2005; Dié *et al.*, 2012; Pumijumnong y Buajan, 2013; Al-Mefarrej, 2014) han encontrado que en muchas especies la xilogénesis inicia cuando los árboles pierden el follaje. En estas especies, el desarrollo anticipado de la madera es una estrategia que permite a los individuos formar el sistema de conducción que necesitarán durante la estación lluviosa y que las hojas necesitarán para abastecerse de agua (Dié *et al.*, 2012). En tres estudios distintos (Villalba, 1985; Marcati *et al.*, 2008; Al-Mefarrej, 2014) se encontró que los vasos son los primeros elementos en diferenciarse y lignificarse en la madera; además, casi siempre son solitarios y de lúmenes amplios. Durante abril y mayo, en *H. campylacantha* se diferenciaron y maduraron vasos de lúmenes amplios, lo que sugiere la posibilidad de que al perder las hojas se estimule la expansión de las hojas y se prepare el sistema hidráulico para aprovechar al máximo la temporada lluviosa. A partir de la serie de estudios que Borchert llevó a cabo en los bosques tropicales de Venezuela (Borchert, 1994a, 1994b, 1999) y la evidencia obtenida en otros trabajos similares (Worbes, 1999; Trouet *et al.*, 2012; Mendivelso *et al.*, 2013; Pumijumnong y Buajan, 2013), se cree que la pérdida de las hojas provoca la rehidratación del tallo, al eliminar la fuente transpiratoria; en consecuencia, la tensión que sufre el xilema se reduce y el individuo es capaz de movilizar reservas y expandir nuevas hojas y florecer. Además, al deshacerse la planta de los

órganos transpiratorios, se posibilita la movilización de reservas y la formación de nuevas hojas sin la constante pérdida de agua por evaporación. Aunque los atributos estudiados en este trabajo no permiten determinar de manera concreta si *H. campylacantha* se rehidrata después de perder las hojas, sí se sabe que almacena grandes reservas energéticas que podría movilizar para la expansión de las hojas. Los análisis anatómicos revelaron la presencia de una gran cantidad de gránulos de almidón distribuidos en el parénquima axial. Por ello, es muy probable que *H. campylacantha* utilice estas reservas al final de la estación seca para formar las nuevas hojas y que el agua almacenada en el parénquima sea movilizada a los vasos para suplir el desarrollo de las hojas.

Hasta aquí, se ha resaltado el hecho de que *H. campylacantha* no es una especie estrictamente decidua: de 20 individuos estudiados, únicamente cuatro quedaron totalmente desprovistos de follaje y varios individuos conservaron hasta 50 % de éste hasta el final de la estación seca. La pérdida gradual de hojas durante la estación seca es un indicador de la existencia de una fuente de agua (interna o externa) que permite compensar el agua que se transpira mientras las hojas siguen retenidas. Si los individuos son capaces de movilizar agua durante la estación seca, es posible que el crecimiento no entre en arresto durante una parte de esta estación. Llama la atención que uno de los individuos estudiados, presente en la comunidad sobre caliza, tuvo un comportamiento distinto en numerosos aspectos. Fenológicamente, este individuo retuvo el 35 % de sus hojas hasta el final de la estación seca, no floreció y la expansión de hojas ocurrió en junio. Además, la xilogénesis se extendió por más tiempo (nueve meses) en este individuo, incluyendo el periodo de mayor déficit hídrico (marzo-mayo). La retención de las hojas y el largo periodo de crecimiento indican que este individuo poseía la capacidad de conducir agua hasta sus hojas y mantener la tasa de transpiración al mismo tiempo del crecimiento activo. Una posible explicación podría ser que este árbol tiene acceso a reservas subterráneas de agua. Varios estudios han mostrado que las especies que retienen sus hojas durante la estación seca suelen tener acceso a fuentes subterráneas de agua y de esta forma satisfacer la demanda hídrica de las hojas (Borchert, 1999; Bucci *et al.*, 2004, Paz *et al.*, 2015). Sin embargo, la presencia de individuos de la misma talla prácticamente juntos, estando algunos totalmente desnudos y otros con más de la mitad de sus hojas, hace difícil sostener la idea de acceso a fuentes subterráneas. Nuevamente, estos resultados ambiguos señalan la necesidad de

evaluar la disponibilidad hídrica en cada comunidad y contrastar los resultados con lo que aquí se presentan.

Además de otros aspectos como la edad y la posición en el dosel, es muy probable que las reservas de agua y el estatus hídrico están entre los principales reguladores de la fenología y el crecimiento de *H. campylacantha*. La información obtenida para los diferentes atributos estudiados en esta especie apoya este planteamiento. El caso del individuo C1 es revelador en este sentido: esta planta mantuvo los valores más altos de potencial hídrico durante los meses secos, lo que sugiere que no sufrió un estrés hídrico lo suficientemente prolongado como para arrestar el crecimiento durante toda la estación seca, y por ello la planta pudo mantener el cambium vascular activo y retener las hojas. El resto de los individuos estudiados no mostró este patrón. La pérdida de hojas está fuertemente asociada al cese del crecimiento (Reich y Borchert, 1984; Borchert, 1999; Yáñez-Espinosa; 2006). El análisis de correlación entre los eventos fenológicos, las diferentes variables climáticas y el potencial hídrico mostraron, por un lado, que la precipitación y las fenofases están débilmente correlacionadas y es difícil explicar la fenología a partir únicamente de la precipitación (Dié *et al.*, 2012; Worbes *et al.*, 2013; Silva *et al.*, 2019). Sin embargo, el potencial hídrico y el déficit de presión de vapor se correlacionaron fuertemente con la fenología. Considerando la relación entre variables, podemos decir que a medida que el déficit de presión de vapor aumenta, el potencial hídrico se reduce, la tensión que sufre el xilema aumenta, al igual que la posibilidad de sufrir embolias. En respuesta a ello, los individuos pierden las hojas para reducir la superficie de transpiración. El hecho de que uno de los individuos mantuviera el crecimiento y las hojas durante un mayor tiempo sugiere que posee reservas suficientes que contrarrestan los efectos del aumento del déficit hídrico y la reducción de la humedad del suelo, como se ha documentado para otras especies que viven en estos sistemas (Borchert, 1994b; Goldstein *et al.*, 1998; Borchert y Pockman, 2005; León-Gómez *et al.*, 2005; Dié *et al.*, 2012).

Durante la estación lluviosa el desarrollo de la madera continuó ininterrumpidamente en todos los individuos y la cantidad de follaje no cambió sustancialmente durante estos meses, de forma que el crecimiento y la actividad fotosintética se mantuvieron al menos por seis meses. Numerosos estudios han documentado que el crecimiento no se interrumpe durante la estación lluviosa, independientemente de si ésta es o no muy corta, pero que sí lo hace completamente en la estación seca (Borchert y Pockman, 2005; Yáñez-Espinoza *et al.*, 2006, 2010; Pineda-Herrera

*et al.*, 2017). A diferencia del comportamiento observado para *H. campylacantha*, observaciones llevadas a cabo durante más de dos décadas en la región de estudio, algunas de ellas muy sistemáticas (Maldonado Romo, 2014), sugieren que muchas especies con las que ésta convive tienen una estrategia funcional más conservadora y una menor tolerancia a presiones negativas sobre su xilema, por lo que sólo crecen en la estación lluviosa. Por lo tanto, sería muy deseable que futuros estudios con un enfoque similar a éste se llevaran a cabo con más especies de la región de estudio, a fin de entender la dinámica de crecimiento de las plantas de esta comunidad.

El final del crecimiento fue bastante homogéneo en todos los individuos. La temporada de crecimiento finalizó entre octubre y noviembre. En los días entre estos dos meses la precipitación prácticamente se detuvo, y aunque la temperatura y el déficit de presión de vapor disminuyeron mucho, la relativamente poca lluvia que cayó en 2018 y los altos niveles de déficit hídrico, probablemente hicieron que la humedad del suelo se agotara rápidamente y que el crecimiento se detuviera muy pronto al término de la temporada húmeda. Junto con el cese del crecimiento, la muerte y la pérdida de las hojas comenzaron a manifestarse, aunque a baja intensidad. No obstante, y muy probablemente como resultado del descenso de la temperatura y del déficit hídrico, el potencial hídrico en todos los individuos aumentó.

Resulta muy interesante que al final del monitoreo realizado para este estudio, durante enero y febrero de 2019, ocurrió una rápida muerte de las hojas. En la comunidad sobre filita entre diciembre y enero, en promedio se perdió el 50 % de las hojas y lo mismo ocurrió en la comunidad sobre caliza un poco después, entre enero y febrero. Es probable que la precipitación relativamente baja en la región durante 2018 no haya sido suficiente para mantener la temporada de crecimiento y que por lo tanto los individuos no hayan podido mantener sus hojas durante un mayor tiempo. El retraso de aproximadamente un mes en la caída de las hojas en la comunidad sobre caliza respecto a la comunidad sobre filita constituyen una evidencia indirecta de que en la primera de ellas la disponibilidad hídrica puede ser mayor, o decrecer más lentamente.

La integración de toda la información obtenida en este estudio permitió identificar dos posibles mecanismos generales de resistencia a la sequía en *H. campylacantha*. Éstos involucran la relación que existe entre la cantidad de reservas contenidas en la madera, el estatus hídrico de la planta, la fenología y la estructura hidráulica de su xilema (Figura 12). En general, los vasos de lúmenes amplios favorecen la conducción de agua durante la estación lluviosa, pero son vulnerables a la cavitación durante la estación seca. Si las reservas de agua en el xilema son altas,

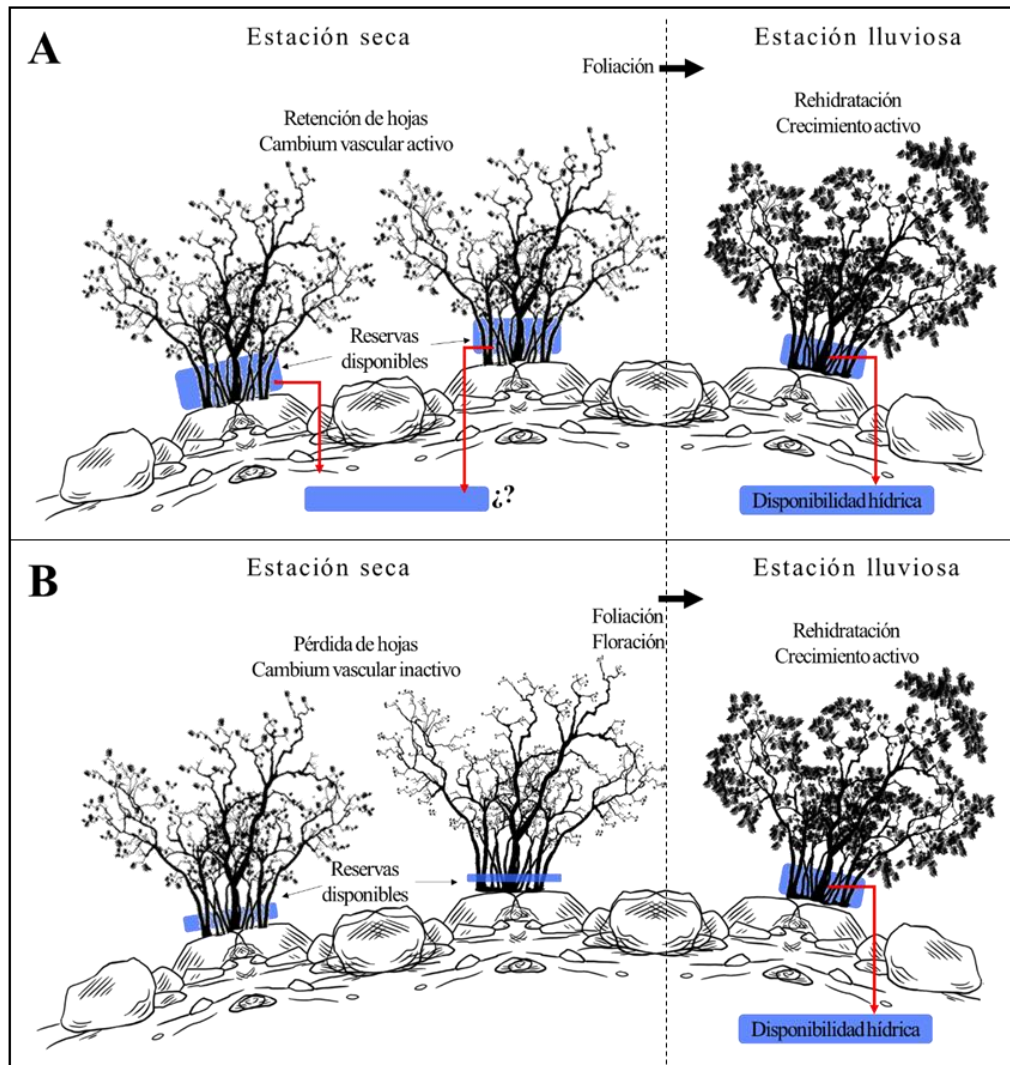


el individuo puede proteger y reparar un porcentaje de los vasos que sufren cavitación en condiciones de potencial hídrico bajo. La tasa transpiratoria y el flujo de agua se mantienen a través de las hojas que se conservan en la planta y es posible que el cambium vascular forme nuevo tejido por más tiempo. En estos individuos, la floración tiene baja intensidad o de plano no ocurre (Figura 12A). En el segundo escenario, la cantidad de reservas en el xilema son bajas. Los vasos amplios, vulnerables a la cavitación, reducen las reservas hídricas y de carbohidratos contenidas. Las hojas se pierden gradualmente y en consecuencia se reduce la evaporación del agua conforme aumenta el estrés hídrico y el árbol se deshidrata paulatinamente durante la estación seca. Las reservas bajas y la deshidratación restringen el crecimiento (cambium vascular activo durante menor tiempo). Al final de la estación seca, el individuo conserva un número pequeño de hojas o se queda totalmente desnudo. Es posible que la pérdida total de las hojas reduzca mucho la pérdida de agua en el tejido de reserva, el tallo se rehidrate y esto estimule la floración y foliación intensas (sólo los árboles que perdieron casi todas sus hojas florecieron; Figura 12B). Independientemente de cualquiera de estos comportamientos, la llegada de la estación lluviosa aumenta la disponibilidad hídrica del suelo y la reanudación del crecimiento.

## Conclusiones

De los resultados obtenidos y del conjunto de reflexiones que se realizaron se presentan las siguientes conclusiones. *H. campylacantha* presenta una combinación de atributos en su madera que se relacionan tanto con una estrategia de resistencia a la sequía como con una estrategia de tolerancia a tolera la sequía. Aunque se esperaba encontrar una homogeneidad alta entre los individuos que crecen en los dos sustratos, la anatomía de la madera mostró cierto grado de diferenciación entre los individuos de las dos comunidades que crecen en sustratos diferentes. El resto de los atributos estudiados (fenología, estatus hídrico, actividad cambial) fueron bastante homogéneos en todos los individuos de las dos comunidades. La temporada de crecimiento (a través del desarrollo de la madera) coincidió con la temporada lluviosa, aunque una parte considerable del crecimiento tuvo lugar al final de la estación seca. Como se esperaba, la respuesta fisiológica de la especie tanto en la temporada lluviosa como en la sequía no está determinada por un único atributo; en cambio, se encontró evidencia de una relación muy fuerte entre la fenología foliar, el estatus hídrico interno de la planta y la actividad del cambium vascular. Es probable que exista una retroalimentación positiva entre todos estos atributos que en

última instancia sea la responsable de desencadenar los cambios fisiológicos y bioquímicos necesarios para la respuesta ante los cambios en la disponibilidad hídrica.



**Figura 12.** Respuesta coordinada hipotética entre los atributos de la madera, el estatus hídrico y la fenología de *Havardia campylacantha* para resistir y evitar el estrés hídrico durante la estación seca en el bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca. **(A)** Estrategia 1: las reservas en el xilema son grandes y el individuo es capaz de proteger y reparar los vasos que sufren cavitación durante toda la estación seca, aun si el potencial hídrico es bajo; la tasa transpiratoria y el flujo de agua se mantiene a través de las hojas, las cuales se conservan, y existe xilogénesis en la región cambial; en estos individuos la floración es de baja intensidad o no ocurre; la foliación al inicio de la estación lluviosa es poco intensa y posible gracias a la disponibilidad de agua en el suelo. **(B)** Estrategia 2: las reservas en el xilema son pequeñas, y los vasos amplios y vulnerables a la cavitación reducen estas reservas; las hojas se pierden gradualmente, reduciendo la transpiración conforme aumenta el estrés hídrico y el árbol se deshidrata paulatinamente durante la estación seca; las reservas bajas y la deshidratación restringen el crecimiento; al final de la estación seca, el individuo conserva pocas hojas o las pierde por completo. En ambas estrategias, el inicio de la estación lluviosa aumenta la disponibilidad de agua en el suelo y dispara la reanudación del crecimiento. Se desconoce si los árboles que conservan sus hojas tiene acceso a reservas de agua subterráneas.

## REFERENCIAS

- Al-Mefarrej HA. 2014. Cambial activity in *Acacia tortilis* subsp. *tortilis* is highest during the hottest and driest month. *IWA Journal* 35: 138–154.
- Allen GR, Pereira SL, Raes D, Smith M. 2006. Evapotranspiración del cultivo. Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma, 300 p.
- Allen K, Dupuny JM, Gei MG, Hulshof C, Medvigy D, Pizano C, Salgado-Negret B, Smith CM, Trierweiler A, Van Bloem SJ, Waring BG, Xu X, Powers JS. 2017. Will seasonally dry tropical forest be sensitive or resistant to future changes in rainfall regimes? *Environmental Research Letters* 12: 023001
- Anderson DB. 1936. Relative humidity or vapor pressure deficit. *Ecology* 17: 277–282.
- Arkley R. 1963. Relationships between plant growth and transpiration. *Hilgardia* 34: 559–584.
- Barajas-Morales J, León-Gómez C. 1989. Anatomía de maderas de México: especies de una selva baja caducifolia. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2014. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- Beeckman H. 2016. Wood anatomy and trait-based ecology. *IWA Journal* 37: 127–151.
- Begun S, Nakaba S, Yamagishi Y, Oribe Y, Funada R. 2013. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formations of trees. *Physiologia Plantarum* 147: 46–54.
- Bergman R. 2010. Drying and control of moisture content and dimensional change. En: Forest Products Laboratory. 2010. Wood Handbook—Wood as an Engineering Material. Department of Agriculture, Forest Service, Madison, Estados Unidos, 508 p.
- Bonal D, Burban B, Stahl C, Wagner F, Hérault B. 2016. The response of tropical rainforest to drought—lessons from recent research and future prospects. *Annals of Forest Science* 73: 27–44.
- Borchert R. 1994a. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1473–1449.
- Borchert R. 1994b. Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees* 8: 115–125.

- Borchert R. 1999. Climatic periodicity, phenology and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal* 20: 239–247.
- Borchert R, Pockman WT. 2005. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* 25: 457–466.
- Braun HJ. 1984. The significance of the accessory tissues of the hydrosystem for osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of tree. *IAWA Journal* 5: 275–294.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Scholz FG, Franco AC, Bustamante M. 2004. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24: 891–899.
- Castro SM, Sánchez-Azofeifa GA, Sato H. 2018. Effect of drought on productivity in a Costa Rican tropical dry forest. *Environmental Research Letters* 13: 045001.
- Čermák J, Kučera J, Bauerle WL, Phillips N, Hinckley TM. 2007. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 27: 181–198.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis S L, Swenson NG, Zanne AE. 2009. Toward a worldwide wood economic spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Dai A. 2013. Increasing drought under global warming in observation and models. *Nature Climate Change* 3: 52–58.
- Détienne P. 1989. Appearance and periodicity of growth rings in some tropical woods. *IAWA Journal* 10: 123–132.
- Dié A, Kitin P, Koumamé FNG, Van den Bulcke J, Van Acker J, Beeckman H. 2012. Fluctuations of cambial activity in relation to precipitation result in annual rings and intra-annual growth zones of xylem and phloem in teak (*Tectona grandis*) in Ivory Coast. *Annals of Botany* 110: 861–873.
- Dong M, Xu YM, Lin H, Li XQ, Xia QQ. 2016. Seasonal dynamics in cambial activity and the formation of xylem and phloem in the branches of *Cinnamomum camphora*. *Dendrobiology* 75: 13–21.
- Eamus D, Huete A, Cleverly J, Nolan RH, Ma J, Tarin T, Santini NS. 2016. Mulga, a major tropical dry open forest of Australia: recent insights to carbon and water fluxes. *Environmental Research Letters* 11: 125011.

- Evans JA, Gasson PE, Lewis GP. 2006. Wood anatomy of the Mimosoideae (Leguminosae) *IAWA Journal*, suplemento 5: 1–117.
- Feng X, Porporato A, Rodríguez-Iturbe I. 2013. Changes in rainfall seasonality in the tropics. *Nature Climate Change* 3: 811–815.
- Fichtler E, Worbes M. 2012. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal* 33: 119–140.
- Fournier LA. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas de árboles. *Turrialba* 24: 422–423.
- Franco AC, Bustamante M, Caldas LS, Goldstein S, Meinzer FC, Kozovits AR, Rundel P, Coradin VTR. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees* 19: 326–335.
- Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Celis A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21: 397–406.
- González Rebeles Guerrero G. 2015. Comparación de atributos funcionales foliares entre árboles jóvenes y adultos del bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Gutiérrez M, San Miguel-Chávez RS, Terrazas T. 2009. Xylem conductivity and anatomical traits in diverse lianas and small tree species from a tropical forest of southwest Mexico. *International Journal of Botany* 5: 1–8.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* 126: 457–461.
- IAWA Committee. 2004. IAWA list of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal* 25: 1–70.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis, SD. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* 139: 546–556.
- James SA, Meinzer FC, Goldstein G, Woodruff D, Jones T, Restom T, Mejia M, Clearwater M, Campanello P. 2003. Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees. *Oecologia* 134: 37–45.

- Janssen TAJ, Hölttä T, Fleischer K, Naudts K, Dolman AH. 2020. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees. *Plant, Cell & Environment*: 2020: 1-16.
- Johnson DM, Woodruff DR, McCulloh KA, Meinzer FC. 2009. Leaf hydraulic conductance, measured in situ, declines and recovers daily: leaf hydraulics, water potential and stomatal conductance in four temperate and three tropical tree species. *Tree Physiology* 29: 879–887.
- Kotten M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification update. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 269–263.
- León-Gómez C, Monroy-Ata A. 2005. Seasonality in cambial activity of four lianas from a Mexican lowland tropical rainforest. *IAWA Journal* 26: 111–120.
- Lisi CS, Fo MT, Botosso PC, Roig FA, Maria VR, Ferreira-Fedele L, Voigt AR. 2008. Tree-ring formation, radial increment periodicity, and phenology of tree species from a seasonal semi-deciduous forest in southeast Brazil. *IAWA Journal* 29: 189–207.
- Maldonado Romo AF. 2014. Fenología foliar y reproductiva de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Marcati CR, Milanez CRD, Machado SR. 2008. Seasonal development of secondary xylem and phloem in *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Trees* 22: 3–12.
- Martínez-Cabrera D, Terrazas T, Ochoterena H, Torres-Montúfar A. 2015. Madera y corteza de algunas Rubiaceae en México: similitud estructural. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86: 59–71.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yepez E A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178:719–39.
- Meinzer F C, James SA, Goldstein G. 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology* 24: 901–909.
- Meir P, Mencuccini M, Binks O, da Costa AL, Ferreira L, Rowland, L. 2018. Short-term effects of drought in tropical forest do not fully predict impacts of repeated or long-term drought:

gas exchange versus growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society Series B: Biological Sciences* 373: 20170311

- Méndez-Alonzo R, Paz H, Zuluaga RC, Rossell JA, Olson ME. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397–2406.
- Méndez-Alonzo R, Pineda-García F, Paz H, Rosell JA, Olson M. 2013. Leaf phenology is associated with water ability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27: 745–754.
- Mendivelso HA, Camarero JJ, Obregón OR, Gutiérrez E, Toledo M. 2013. Differential growth responses to water balance of coexisting deciduous tree species are linked to wood density in a Bolivian tropical dry forest. *PloS ONE* 8: e73855.
- Morris H, Jansen S. 2016. Secondary xylem parenchyma—from classical terminology to functional traits. *IAWA Journal* 37: 1–15.
- Muñoz-Avilés R. 2015. Dinámica de la estructura y la diversidad en un bosque tropical caducifolio del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Muñoz-Avilés R. 2018. Resiliencia del bosque tropical caducifolio: un análisis desde la perspectiva de los procesos antagónicos. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Murphy PG, Lugo AE. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67–88.
- Paz H, Pineda-García F y Pinzón-Pérez LF. 2015. Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest. *Oecología* 179: 551-561.
- Pérez-García EA, Meave JA, Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56: 19–88.
- Pérez-García, EA, Meave JA. 2005. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology* 175: 147–163.
- Pérez-García EA, Sevilla AC, Meave JA, Scariot A. 2009. Floristic differentiation in limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a beta diversity approach. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 84: 45–58

- Pérez-García EA, Meave JA, Villaseñor JL, Gallardo-Cruz A, Lebrija-Trejos EE. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* 45: 143–161.
- Pérez-Gutiérrez R, Solari LA, Gómez-Tuena A, Valencia VA. 2009. El terreno cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior del sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26: 222–242.
- Pineda-García, F Paz, H, Meinzer FC. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment* 36: 405–418.
- Pineda-Herrera E, Valdez-Hernández JI, Pérez-Olvera CP, Dávalos-Sotelo R. 2017. Fenología, incremento en diámetro y periodicidad de anillos de crecimiento de *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb (Leguminosae) en Costa Grande, Guerrero, México. *Polibotánica* 43:1–21.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* 185: 481–492.
- Pugnaire FI, Serrano L, Pardos J. 1999. Constraints by water stress on plant growth. *Handbook of Plant and Crop Stress* 2: 271–283.
- Pumijumnong N, Buajan S. 2013. Seasonal cambial activity for five tropical tree species in central Thailand. *Trees* 27: 409–417.
- Querejeta JI, Estrada-Medina H, Allen MF, Jiménez-Osornio JJ. 2007. Water source partitioning among trees growing on shallow karst soils in a seasonally dry tropical climate. *Oecologia* 152: 26–36.
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramírez-Martínez M, Terrazas T, Aguilar-Rodríguez S, Martínez-Ávalos JG. 2017. Anatomía de la madera de especies de la selva baja caducifolia de Tamaulipas, México. *Madera y Bosques* 23: 21–41.



- Reich PB, Borchert R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology* 72: 61-74.
- Reich PB. 2014. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Romero Pérez IE. 2014. Atributos funcionales y desempeño de especies arbóreas durante la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas), Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, México, D.F.
- Ruzin SE. 1999. Plant Microtechnique and Microscopy. Oxford University Press, Nueva York.
- Sastry A, Guha A, Barua D. 2018. Leaf thermotolerance in dry tropical forest tree species: relationships with leaf traits and effect of drought. *AoB Plants*: 10: plx070
- Scholz A, Stein A, Choat B, Jansen S. 2014. How drought and deciduousness shape xylem plasticity in three Costa Rican woody plant species. *IAWA Journal* 35: 337–355.
- Silva SDM, Funch SL, da Silva BL. 2019. The growth ring concept: seeking a broader and unambiguous approach covering tropical species. *Biological Reviews* 94: 1161–1178.
- Spicer R. 2014. Symplastic networks in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distance transport. *Journal of Experimental Botany* 65: 1829–1848.
- Stratton L, Goldstein G, Meinzer FC. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell, & Environment* 23: 99–106.
- Trouet V, Mukelabai M, Verheyden A, Beeckman H. 2012. Cambial growth season of brevideciduous *Brachystegia spiciformis* trees from South Central Africa restricted to less than four months. *PLoS ONE* 7: e47364.
- Vetter RE, Botosso PC. 1989. Remarks on age and growth rate determination of Amazonian trees. *IAWA Journal* 10: 133–145.
- Villalba R, 1985. Xylem structure and cambial activity in *Prosopis flexuosa* DC. *IAWA Bulletin* 6: 119–130.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Granier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.

- Westoby M, Wright IJ. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261–268.
- Worbes M. 1989. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAWA Journal* 10: 109-122.
- Worbes M. 1999. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87: 391–403.
- Worbes M, Blanchart S, Fichtler E. 2013. Relation between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica. A multifactorial study. *Tree Physiology* 33: 527–536.
- Wright IJ, Falster DS, Pickup M, Westoby M. 2006. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum* 127: 445–456.
- Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, López-Mata L. 2006. Integrated analysis of tropical trees growth: a multivariate approach. *Annals of Botany* 98: 673–645.
- Yáñez-Espinoza L, Terrazas T, López-Mata L. 2010. Phenology and radial stem growth periodicity in evergreen subtropical rainforest trees. *IAWA Journal* 31: 293–307.
- Zanne AE, Westoby M, Falster DS, Ackerly DD, Loarie SR, Arnold SEJ, Coomes DA. 2010. Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany* 97: 207–215.
- Zheng J, Martínez-Cabrera HI. 2013. Wood anatomical correlates with theoretical conductivity and wood density across China: evolutionary evidence of the functional differentiation of axial and radial parenchyma. *Annals of Botany* 112: 927–935.
- Zimmermann MZ. 1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlín Heidelberg. 146 p.
- Zlatev Z, Lidon FC. 2012. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. *Emirates Journal of Food and Agriculture* 1: 57–72.
- Zweifel R, Häslér R. 2001. Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology* 21: 561–569.
- Zweifel R, Item H, Häselr R. 2001. Link between diurnal stem radius changes and tree water relations. *Tree Physiology* 21: 869–877.