



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
Centro de Investigaciones en Ecosistemas

Análisis temporal de los eventos de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGÍA AMBIENTAL

P R E S E N T A

MARIA ELENA PÁRAMO PÉREZ

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Horacio Armando Paz Hernández

MORELIA, MICH.

Septiembre, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

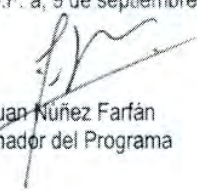
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de junio del 2009, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) de la alumna **Páramo Pérez María Elena** con número de cuenta **505016782** con la tesis titulada: **"Análisis temporal de los eventos de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia"** bajo la dirección del Dr. Horacio Armando Paz Hernández .

Presidente:	Dr. Felipe Francisco Garcia Oliva
Vocal:	Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren
Secretario:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Suplente:	Dr. Víctor Luis Barradas Miranda
Suplente:	Dr. Erick de la Barrera Montpellier

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 9 de septiembre del 2009


Dr. Juan Nuñez Farfán
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS:

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por todas las facilidades durante la realización de mis estudios de maestría.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas por el apoyo logístico y académico que me brindó.

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

Al CONACYT por haberme otorgado una beca completa (Registro 189327) y a la DGEP por la beca complemento otorgada del periodo 2005-I al 2006-II.

Al Dr. Horacio Paz Hernández, por su fe en este trabajo, y el tiempo y paciencia invertidos. A la Dra. Clara Tinoco Ojanguren, por su apoyo incondicional, disposición, y consejos a lo largo de este proceso. Al Dr. Víctor Barradas Miranda por su dedicación, y oportunos comentarios. Al Dr. Felipe García-Oliva por su entusiasmo y observaciones que le dieron un apasionante giro a este trabajo. Al Dr. Erick de la Barrera Montpellier por el tiempo y dedicación empleadas en la revisión del escrito. A todos MUCHAS GRACIAS.

GRACIAS

A los Dr. Manuel Maass y Felipe García-Oliva por proporcionar la base de datos del monitoreo a largo plazo de humedad en el suelo. Así mismo, agradezco al Ing. Salvador Araiza, al Biol. Raúl Ahedo y al Sr. Abel Verduzco, quienes participaron en la toma de datos de humedad del suelo.

Al Dr. Miguel Martínez Ramos y la Dra. Patricia Balvanera Levy, por su valiosa ayuda con los listados e información de las especies.

Al laboratorio de biología molecular a cargo del Dr. Ken Oyama Nakagawa, por facilitarnos equipo y material para realizar nuestro trabajo. A su auxiliar de laboratorio María Dolores Lugo Aquino (Doña Lolis), por su ayuda en el laboratorio.

Al M. en C. Nidia Pérez por el apoyo con el material de laboratorio, a la M. en C. Maribel Nava por el apoyo en la determinación del potencial hídrico de los suelos, al técnico académico M. en C. Edgar Pérez Negrón Souza por su apoyo logístico en el invernadero y la instalación y mantenimiento del experimento.

Al Ing. Heberto Ferreira Medina por su apoyo en las telecomunicaciones (videoconferencias, tutorales), Al Ing. Alberto Valencia por el soporte técnico al equipo de computo y a la Ing. Atzimba Maldonado por su apoyo en la biblioteca digital.

Al Dr. Rodrigo Méndez Alonzo, por su disposición, y valiosos aportes al manuscrito.

A mi hija María José por ser el amor de mi vida, y mi fuente inagotable de inspiración y determinación. Te amo chiquita.

A mis padres, por la oportunidad de este viaje llamado vida. A mis hermanos Antonio (q.e.p.d), David y María del Carmen por irnos acompañando en esta vida con alegría y camaradería. A mis abuelitos Pina (q.e.p.d) y Raúl (q.e.p.d) por ese amor que sigue conmigo haciéndome fuerte. A mí cuñado Carlos por ser una persona positiva y feliz. Por darme la tranquilidad de ver a mí hermana tan realizada.

Gracias a la familia Pérez Negrón Souza. Especialmente a mis suegros José Guadalupe y Elva Lilia, con quienes me quedo corta para agradecer el apoyo incondicional, afecto y, por hacerme sentir genuinamente parte de la familia.

A Edgar por sus consejos, y apoyo (económico y moral) en todo momento. Por brindarme el privilegio de ser madre y aceptar compartir conmigo este trocito de vida (soy algo terca, pero si aprendo). Muchas gracias.

A mi tío Sergio (castorcito) y mi tía Yusti, por hacerme creer en los misterios y maravillas de este mundo, por ese amor y aceptación que nunca están de más. A mi tía Yuri por ser la constante en mi vida y por esos dos chiquitos maravillosos Paula y Paco.

A mis mejores amigas y miembros del club del comal Ale, Haydee, Chio, Xochitl, Rosy, Tamara, y Ornela. ¡Si se pudo!. Así, como a los integrantes masculinos del clan, Peter (teddy bear) y Memo que no se apabullan ante tanta mujer de calibre serio y comparten con humor y solidaridad las peripecias y manías.

A la familia Aguilar López, por todos estos años de amistad y apoyo (Don Emeterio, La nena, Teresita, Jhonny y Cesar, A Doña Vicky y mi amiga del alma Lulú). A Edgar, Malinali y Alex que nos han adoptado como familia, y nos han brindado afecto y amor en los trances más duros.

A la familia Méndez Moctezuma (Rodrigo, Coral y Rodriguito), por abrirnos las puertas de su hogar, y echarnos la mano en momentos cruciales. Gracias amigos.

A Sofi y Alejandra, por mostrarme un camino que si bien es duro, es único para alcanzar la plenitud, por esas charlas alentadoras, por las enseñanzas sobre ser madre y mujer en este mundo tan rápido.

A mis amigos del CIEco que han estado allí al pie del cañón desde el principio: Luisa, Aniux, Coach, el buen Enrique, Nidia, Cinthya, que de la manera más generosa, son mis amigos, que entienden la distancia, y han compartido conmigo consejos con oído atento, lágrimas, muchas más risas y afecto, conmigo y mi niña. Gracias amigos.

A mis compañeros de laboratorio Arlet (gracias por tu amistad y ayuda), Yonna por su optimismo, y por ser una genial compañera de laboratorio, Madelon, Fernando, Rodrigo, Toñito (muchachos, gracias por el tiempo y la disposición para sacarme de mil dudas y atolladeros). A Robertito, Ricardo, y Edgar, por su ayuda en la ardua tarea de sacar adelante el experimento y obtener los datos. Gracias a Ale González (por su disposición para enseñar y resolver dudas), a Xime (por echarle un vistazo a mis garabatos, y convertirse en un ejemplo para mi de lo que quisiera llegar a ser), a Waly, Ale Corzo y Susana.

*Dedicada al amor de mi vida, mi niña María José.
Gracias por existir
Tu máma*

Índice

I. Resumen	1
II. Abstract	4
1. Introducción	6
1.1. Presentación del problema	6
1.2. Antecedentes	8
1.2.1. Variación en la disponibilidad de agua y consecuencias sobre la selva baja caducifolia	8
1.2.2. Resistencia a la sequía en plántulas	12
2. Objetivos	14
2.1. Objetivos general	14
2.2. Objetivos particulares	14
3. Hipótesis	15
4. Métodos	15
4.1. Sitio de estudio	15
4.1.1. Especies seleccionadas	16
4.2. Caracterización de los patrones de humedad del suelo en Chamela	17
4.3. Experimento de desecación progresiva del suelo en el invernadero	18
4.3.1. Colecta de semillas y obtención de plántulas	18
4.3.2. Diseño experimental y protocolo de desecación	20
4.3.3. Respuesta de los individuos a la desecación progresiva	22
4.4. Análisis estadísticos	24

4.4.1. Caracterización de los patrones de humedad del suelo en Chamela	24
4.4.2. Efectos de la desecación en las variables fisiológicas y la supervivencia	25
4.5. Estimación del efecto de las sequías cortas sobre el desempeño de plántulas en Chamela	26
4.5.1. Exploración de escenarios potenciales en el riesgo de sequía para las plántulas en Chamela, variación interanual y tipo de suelo	27
5. Resultados	28
5.1. Caracterización de eventos de sequía	28
5.2. Respuestas fisiológicas de las especies, previas a la desecación	33
5.3. Evaluación de la resistencia a la desecación	34
5.3.1. Dinámica de cambio en el potencial hídrico del suelo	34
5.3.2. Efectos de la desecación en las variables de intercambio de gases	35
5.3.3. Vulnerabilidad a embolismos	37
5.3.4. Marchitamiento	38
5.4. Mortalidad por sequía	40
5.5. Relación entre la resistencia a la desecación de las plántulas y la variación temporal en la disponibilidad de agua en Chamela	41
6. Discusión	44
6.1. Caracterización de los eventos de desecación	44
6.2. Respuesta fisiológica de las especies a la desecación progresiva	46
6.3. Mortalidad de plántulas en respuesta a la desecación progresiva	49
6.4. Proyección del efecto de las sequías cortas sobre el desempeño de las especies en el campo	51
7. Conclusiones	54

8. Literatura citada	55
9. Anexos	66
9.1. Técnicas de medición	66
9.2. Gráficos	67

INDICE DE FIGURAS

Figura 1 Dinámica de la humedad del suelo durante la época de lluvias en Chamela para un periodo de cuatro años (1999- 2003)	10
Figura 2. Curvas experimentales del contenido volumétrico de agua y del potencial hídrico del suelo para dos tipos de suelo contrastantes de la selva madura de Chamela	10
Figura 3. Variación temporal del contenido de humedad en el suelo durante el período de crecimiento de las plántulas experimentales	20
Figura 4. Procedimiento experimental	21
Figura 5. Curva experimental del contenido volumétrico del agua y potencial hídrico del suelo para el sustrato experimental (arena sílica)	24
Figura 6. Número promedio de días que presentaron menos del 5% de humedad en el suelo a 5 y 10 cm de profundidad para cada año del periodo estudiado 1998-2004	29
Figura 7. Número de eventos de sequía (1998-2004) y la precipitación anual	30
Figura 8. Número promedio de días que presentaron menos del 5% de humedad en el suelo a 5 y 10 cm de profundidad para cada mes de la época de lluvias	30
Figura 9. Residuales estandarizados de la humedad del suelo a 5 y 10 cm de profundidad (1998-2004)	31
Figura 10. Duración del evento de desecación más prolongado de la época de lluvias y la precipitación mensual	33
Figura 11. Disminución del potencial hídrico del suelo durante el experimento de desecación	35

Figura 12. Tasa neta de asimilación máxima de CO ₂ en relación a la disminución del potencial hídrico del suelo	36
Figura 13. Eficiencia de uso de agua (EUA) en relación a la disminución del potencial hídrico del suelo	37
Figura 14. Pérdida de la conductividad hidráulica del tallo en relación a la disminución del potencial hídrico del suelo	38
Figura 15. Dinámica del marchitamiento en relación a la desecación progresiva del suelo	39
Figura 16. Mortalidad de plántulas al final del experimento de desecación	40
Figura 17. Porcentaje de la época de lluvias con potenciales hídricos que provocarían tasas fotosintéticas cero, marchitamiento del 100% del área foliar, pérdida del 85% de conductividad hidráulica del tallo	43

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Variables temporales y espaciales que influyen en la dinámica de la humedad del suelo en el campo	7
Cuadro 2. Características ecológicas de las especies estudiadas	16
Cuadro 3 Duración de los eventos de sequía a 5 y 10cm de profundidad del suelo en el periodo 1998-2004	32
Cuadro 4. Preferencia de hábitat hídrico y la sensibilidad a la desecación	67

-Páramo Pérez M.E. 2009. **Análisis temporal de los eventos de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia.** Tesis maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México

I. Resumen

Las plantas en la mayoría de los ecosistemas estacionales de latitudes tropicales y subtropicales sufren estrés hídrico, que está determinado por fluctuaciones en el tiempo y el espacio de la humedad del suelo. Estas fluctuaciones dependen en parte de la precipitación, que con su naturaleza altamente impredecible e intermitente, da lugar a eventos de sequías cortas durante la época de lluvias. Estos eventos tienen importantes repercusiones, en el establecimiento de las plántulas, pues representan episodios de estrés hídrico en lo que se considera un período favorable para el establecimiento y crecimiento de las plántulas. El presente trabajo es uno de los primeros estudios acerca del fenómeno poco estudiado de las sequías cortas dentro de la época de lluvias y sus efectos en las plántulas.

Se definió un “evento de sequía corta” como aquel en el que el contenido de agua en el suelo fue del 5% o menor. Se realizó un análisis de los patrones de variación temporal del estatus hídrico del suelo en la selva baja caducifolia de la región de Chamela, Jalisco, y, un experimento de respuesta a la desecación con plántulas de cuatro especies que se distribuyen en un gradiente de humedad del suelo.

Se analizaron los registros de humedad del suelo de 7 años continuos a 5 y 10 cm de profundidad, y la frecuencia y duración de las sequías cortas, entre meses y entre años. Se sometió a 55 plántulas de cuatro especies con distribuciones contrastantes en el gradiente hídrico del bosque (*Enterolobium cyclocarpum*, *Cordia alliodora*, *Acacia farnesiana* y *Caesalpinia sclerocarpa*), a un experimento de desecación simulando condiciones de campo durante 42 días,

para conocer su respuesta fisiológica y su supervivencia. Antes, durante y al final del experimento de desecación se monitorearon en 10 individuos por especie las siguientes variables: intercambio de gases en hojas (H_2O y CO_2), conductividad hidráulica del tallo, porcentaje de marchitamiento y en cada maceta, el contenido de agua en el suelo (% volumétrico). Finalizado el periodo de desecación, se re-hidrataron todos los individuos y se registró la supervivencia.

Los resultados obtenidos de los registros de humedad en campo indicaron que las sequías cortas dentro de la época de lluvias son un fenómeno frecuente y errático, presentando una intensidad y duración tales que pueden afectar el crecimiento y la supervivencia de las plántulas. Durante el experimento de desecación se detectó que las especies presentaron diferentes mecanismos para lidiar con la sequía progresiva del suelo, desde aquellas que evaden al riesgo de muerte por desecación, perdiendo rápidamente las hojas (tal como *Enterolobium cyclocarpum*), hasta aquellas que toleran la desecación hasta niveles críticos, después de los cuales sufren una mortalidad masiva (tal como *Caesalpinia sclerocarpa*). Las especies que habitan los sitios más secos en el bosque fueron las más tolerantes en su desempeño fisiológico a la desecación, sugiriendo la hipótesis de que la distribución de las especies en la selva puede responder a sus capacidades fisiológicas para tolerar las sequías cortas durante la época de lluvias.

Al modelar el desempeño fisiológico experimental en escenarios reales de variación temporal de sequías cortas en Chamela, se encontró que las plántulas de todas las especies sufrirían disminución de sus funciones fisiológicas durante una proporción alta de los días de la época de lluvias, aun durante un año húmedo (41.8 al 99.3%). Un resultado interesante, fue que si bien las especies presentaron mecanismos muy distintos para enfrentar las sequías cortas, tales diferencias se tradujeron en diferencias en el potencial del crecimiento de las plantas sólo en los años con alta precipitación, los benévolos, pero no en los años más secos, en los cuales la intensidad de las sequías cortas es tan severa que provoca suficiente estrés hídrico para dañar fisiológicamente a las plántulas de todas las especies. Desde el punto de vista de la mortalidad,

sin embargo, estos años secos pueden constituir filtros importantes de especies, que favorecen aquellas especies con estrategias de evasión a la desecación, siempre y cuando los individuos puedan mantenerse vivos sin crecimiento por períodos largos de tiempo o en repetidas ocasiones. Nuestras observaciones experimentales indican que estas especies que evaden la desecación dejando caer sus hojas son capaces de almacenar grandes cantidades de carbohidratos de reserva en sus raíces primarias.

Si bien este estudio sugiere que las sequías cortas son un fenómeno que puede limitar fuertemente el crecimiento y la supervivencia de plántulas en el campo, y que las especies responden diferencialmente a éstas, es importante reconocer que este es un estudio en condiciones de invernadero, que requiere corroborarse en condiciones naturales de campo.

II. Abstract

Plants in most of the seasonal ecosystems of tropical and subtropical latitudes are exposed to water stress, which is determined by fluctuations in time and space of soil moisture. These fluctuations depend on the rainfall, with its highly unpredictable and intermittent nature, results in short drought events during the rainy season. These events have important implications in the establishment of seedlings, representing episodes of water stress in what is considered a favorable period for the establishment and growth of seedlings. This paper is one of the first studies on the little studied phenomenon of drought in the short rainy season and its effects on seedlings.

We defined “drought event” as any period of time where soil water content drops to 5% or less. The temporal variation of soil water status was analyzed for the dry forest in the Chamela region, Jalisco. Seedling desiccation responses were assessed in four species that are distributed in a soil water content gradient.

We analyzed soil moisture periods for 7 years at 5 and 10 cm deep. Short drought frequency and length were compared between months and between years. Fifty-five seedlings of four species with contrasting distributions in a moisture gradient (*Enterolobium cyclocarpum*, *Cordia alliodora*, *Acacia farnesiana* and *Caesalpinia sclerocarpa*) were exposed to a drying experiment simulating field conditions for 42 days assessing physiological response and survival. Gas exchange in leaves (H_2O y CO_2), hydraulic conductance of the stem, wilting percentage for each pot, and water content in soil (% by volume) were evaluated before, during and at the end of the drying experiment for 10 individuals per species. After the drying period, all the individuals were re-hydrated and survival was recorded.

The moisture field records indicate that short droughts in the rainy season are a frequent and erratic phenomenon, with an intensity and duration that can affect growth and survival of seedlings. During the drying experiment was found that the species showed different strategies to

cope with the progressive drought of soil, from those that avoid the risk of death by desiccation, rapidly losing the leaves (as *Enterolobium cyclocarpum*) to those that tolerate desiccation to critical levels, after which suffered mass mortality (as *Caesalpinia sclerocarpa*). The species that inhabit the driest places in the forest were the most tolerant in their physiological performance to desiccation, suggesting the hypothesis that the distribution of species in the forest can respond to their physiological capacity to tolerate short droughts during the time of rainy season.

By modeling the experimental physiological performance in real settings of temporal variation of short droughts in Chamela, was found that seedlings of all species suffer decline in their physiological functions in a high proportion in the rainy season, even for a wet year (41.8 to 99.3%). An interesting finding was that although the species showed different strategies to cope with short droughts, these resulted in differences in the potential of plant growth only in years with high precipitation, the benevolent, but not in the driest years in which the intensity of the short droughts is so severe that provoked enough water stress to damage physiologically the seedlings of all species. From the standpoint of mortality, however, dry years can be important filters of species, favoring those with strategies to avoid the drought, if individuals can stay alive without growth for long periods of time or repeatedly. Our experimental observations suggest that these species that avoid from desiccation pulling the leaves are capable of storing large amounts of reserve carbohydrates in their primary roots.

While this study suggests that short droughts are a phenomenon that can severely limit growth and survival of seedlings in the field, and that species respond differentially to these, it is important to recognize that this is a study in greenhouse conditions, which requires corroborated in natural field conditions.

1.- Introducción

1.1. Presentación del Problema

En las selvas bajas caducifolias la disponibilidad del agua es un factor que determina fuertemente los ritmos de procesos ecológicos, tales como el crecimiento, el reclutamiento, la reproducción así como la distribución espacial de las especies de plantas (Murphy y Lugo 1986; Bullock y Solís-Magallanes, 1990). En estas selvas, resulta evidente la marcada estacionalidad en la precipitación que se caracteriza por una estación seca de duración considerable y una temporada de lluvias corta. La duración y la cantidad de precipitación durante la época de lluvias varía fuertemente entre los años resultando en años húmedos y años secos, dependiendo de la precipitación anual relativa al promedio a largo plazo (Veenendaal y Swaine, 1988; Bongers *et al.*, 1999) y que la variación interanual puede ser errática, es decir que no presenta un patrón determinado, siguiendo la dinámica de las tormentas tropicales (García-Oliva, 1995). Asimismo, se ha planteado que fenómenos como el reclutamiento masivo de plantas ocurre en pulsos siguiendo la presencia de varios años húmedos consecutivos (comunicación personal, Martínez-Ramos y Maza). Por otra parte, en las selvas bajas caducifolias, la distribución espacial de las especies parece responder a la heterogeneidad espacio-temporal del riesgo de sequía que ocurre en respuesta a la topografía, al tipo de suelo y a la insolación del terreno (Galicia *et al.*, 1994, Balvanera, 1999, Pineda-García, 2007, y Méndez-Alonzo comunicación personal). Así por ejemplo, en la región de Chamela, Jalisco, las cimas de las lomas y las laderas con exposición sur, presentan mayor riesgo de sequía y una composición de especies distinta a lo encontrado en los valles bajos (Galicia *et al.*, 1994) (cuadro 1).

Dinámica humedad del suelo	
Variable temporal	Variable espacial
Año húmedo	Suelo benévolo
-Precipitación por arriba de la media anual promedio	-Pendientes con exposición norte y valles. -Suelo con alto contenido de materia orgánica y arcillas.
Año seco	Suelo severo
-Precipitación por debajo de la media anual promedio	-Laderas con exposición sur, pendientes pronunciadas. -Suelo con alto contenido en arena y bajo en materia orgánica

Cuadro 1. Variables temporales y espaciales que influyen en la dinámica de la humedad del suelo en el campo (Galicia., *et al* 1994).

La apariencia de la selva baja caducifolia es que durante la temporada de lluvias la selva es verde y las plantas crecen a tasas aceleradas, en tanto que en la época seca la gran mayoría de las plantas pierden sus hojas, entrando en un período de crecimiento latente o bien en un período reproductivo (Bullock,1990). Sin embargo, un fenómeno poco estudiado son los eventos de sequías cortas durante la época de lluvias, también llamados canículas (García-Oliva *et al.*, 2002; Engelbrecht *et al.*, 2006), los cuales pueden tener importantes implicaciones dependiendo de su frecuencia, intensidad y duración para la regeneración de la selva, debido a que pueden interrumpir o afectar negativamente procesos como la germinación de semillas, y el establecimiento y crecimiento de las plántulas, provocando estrés hídrico y mortalidad de los individuos. Se ha registrado la presencia de eventos de sequías cortas durante la época de lluvias en varias selvas bajas caducifolias (Dalling y Hubbell, 2002; Engelbrecht *et al.*, 2006), sin embargo, no se ha explorado la variación temporal de este fenómeno y su relación con la dinámica de regeneración de la selva y la distribución espacial de las especies. Asimismo, conocer como responden las especies de la selva baja a las sequías cortas puede ser clave para predecir el éxito de las especies en escenarios climáticos futuros, debido a que la concentración de lluvia en tormentas y la aparición

de períodos cada vez más largos de sequía aún en la época de lluvias son predichos por modelos de cambio climático global (Salati y Nobre, 1991). En el presente trabajo, se presenta una caracterización de los pulsos de desecación del suelo para la selva baja caducifolia en la región de Chamela, Jalisco. Se presenta además un estudio experimental y prospectivo sobre los efectos de estos eventos en la supervivencia y crecimiento de plántulas de especies que ocupan microambientes hídricos contrastantes dentro de la selva baja. Por último, se aborda la relación entre la distribución diferencial de las especies y algunas características fisiológicas de las plántulas.

1.2.- Antecedentes

1.2.1. Variación en la disponibilidad de agua y consecuencias sobre la selva baja caducifolia.

La selva baja caducifolia ocupa el 42% de la superficie tropical mundial (Kalacska, *et al.*, 2004). En México, este ecosistema abarca el 3.96% del territorio nacional, distribuyéndose principalmente a lo largo de la costa del Pacífico y la península de Yucatán (Rzedowski, 1986 <http://www.docstoc.com/docs/3251804/Inventario-Nacional-Forestal-y-de-Suelos>). En particular, en la región de Chamela, Jalisco, este ecosistema se caracteriza por tener un patrón de lluvias marcadamente estacional (Bullock *et al.*, 1995; García-Oliva *et al.*, 1995). Las lluvias se concentran en los meses de junio a octubre, con una precipitación media anual de 788 mm y una gran variación interanual, desde 452 mm hasta los 1393 mm (de Ita- Martínez y Barradas, 1986, Bullock *et al.*, 1995; García-Oliva *et al.*, 2002; Fig.1). Estos patrones de variabilidad interanual de la precipitación parecen estar determinados por la incidencia de ciclones tropicales, lo que resulta en un patrón de precipitación poco predecible tanto entre como dentro de años, con eventos erráticos en la disponibilidad de agua para las plantas (García-Oliva *et al.*, 1991). La variación interanual en la precipitación tiene importantes implicaciones ecológicas en la selva baja, pues determina los patrones de producción y germinación de semillas, así como el reclutamiento de las plántulas (Khurana y Singh, 2000, Maza (datos no publicados)).

Por otra parte, la época de lluvias en las selvas bajas no es un continuo, sino que esta compuesta por pulsos de humedad y sequía que varían de manera errática (García-Oliva *et al.*, 1995; Tyree *et al.*, 2002). Por ejemplo, en Chamela se registraron un promedio de 51 eventos de lluvia por año durante un período de siete años, siendo la gran mayoría de corta duración, (57% de los eventos duraron menos de 1.5 horas), y también de poca cantidad (62% de los eventos de lluvias menores a ocho mm) (García-Oliva *et al.*, 1991, 1995).

Las consecuencias de estos pulsos de humedad y sequía sobre los procesos del ecosistema y en particular sobre la supervivencia y el crecimiento de las plantas son prácticamente

desconocidas, y requieren en principio, tanto de la caracterización temporal y espacial de la disponibilidad del agua para las plantas, así como de sus consecuencias sobre el desempeño de las mismas. De manera interesante, algunas observaciones fenológicas en Chamela sugieren la existencia de umbrales, por ejemplo que sólo precipitaciones mayores a 100 mm son capaces de disparar procesos como la formación de nuevas hojas en los árboles adultos del bosque, y que precipitaciones menores no alcanzan a recargar el suelo (Bullock, 2002).

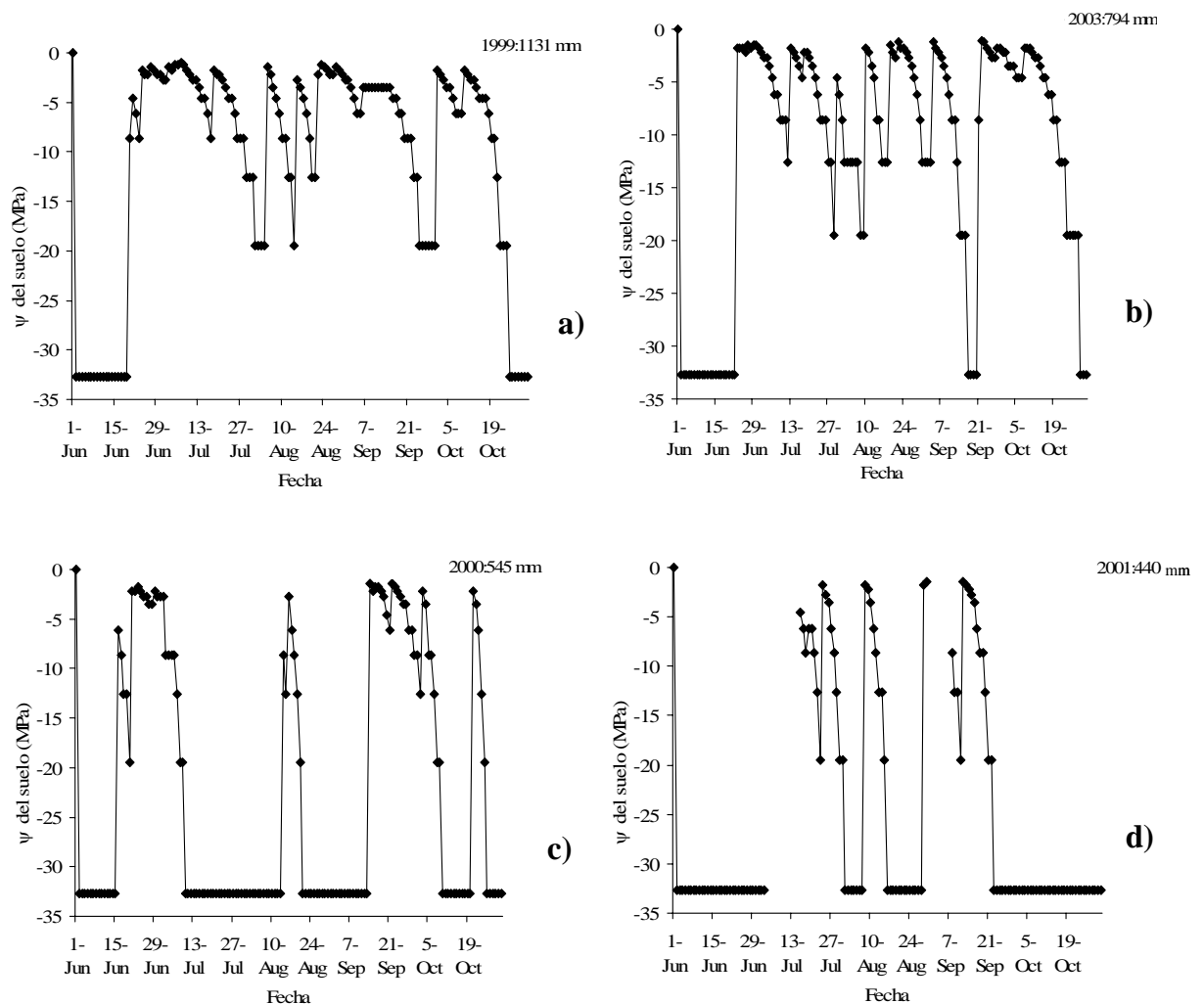


Figura 1. Dinámica de la humedad del suelo durante la época de lluvias para un periodo de cuatro años (1999, 2001, 2002, 2003). En la grafica se representan los patrones de variación de la precipitación, detectada en un año húmedo (a), medio (b) y seco(c, d). Los segmentos faltantes en los gráficos, corresponden a datos no registrados por el sensor de humedad en el campo, (García-Oliva datos no publicados).

En principio, un evento de precipitación genera un pulso de humedad en el suelo cuya duración y magnitud dependen no sólo de la cantidad de precipitación, sino además de la demanda evapotranspirativa, el drenaje del suelo, y el escurrimiento, provocando eventos de humedad que van desde unas cuantas horas a algunas semanas (Tyree *et al.*, 2002). La humedad del suelo varía además con la profundidad del suelo, ya que, por evapotranspiración, los horizontes cercanos a la superficie se secan más rápidamente que los perfiles más profundos (Barradas y Fanjul, 1985; Porporato *et al.*, 2002), así como la superficie de escurrimiento (Galicia, 1992). Además, de la humedad en el suelo, sólo una fracción se encuentra disponible para las plantas. La fracción disponible depende de factores como la composición física y química del suelo, que determinará no sólo la cantidad de agua que puede retener el suelo, sino de su potencial hídrico (definido como la energía potencial del agua por unidad de masa de agua en el sistema (Campbell *et al.*, 2001).

Debido a la alta incidencia de pulsos impredecibles de baja humedad en el suelo, es de esperarse que ocurran importantes eventos de mortalidad de plántulas, dado el efecto acumulativo de las sequías cortas que disminuyan el vigor y aumenten la susceptibilidad de las plántulas a otros eventos de sequía, ó bien a ataques por herbívoros o patógenos (Kozlowski *et al.*, 2002, MacDowell *et al.*, 2008). Las plántulas representan el estadio más vulnerable a episodios de sequía inclusive a periodos breves, debido a que presentan características que las hacen más susceptibles al estrés hídrico, por ejemplo: sistemas radiculares más pequeños y superficiales, baja cantidad de reservas de agua en tallos (Cavender-Bares y Wilczek, 2002), y una alta vulnerabilidad a la cavitación del xilema (Kikuta *et al.*, 1997; Van Den Driessche, 1997). De hecho, diferentes autores han reportado para selvas estacionales perennifolias un abrupto descenso en el reclutamiento de plántulas al final de la estación seca (Engelbrecht, 2002, Bunker y Carson, 2005, MacDowell *et al.*, 2008). Por otro lado, se han detectado evidencias de que la variación temporal y espacial en la disponibilidad de agua en el suelo determina la distribución de las especies, así como los

gradientes de diversidad en los bosques tropicales secos (Balvanera, 1999; Engelbrecht *et al.*, 2006). En este escenario ecológico, es importante estudiar la respuesta de las plántulas a estos periodos de desecación que ocurren durante la época de lluvias, y cuáles son sus estrategias de las plántulas para enfrentarlos. En Chamela se han documentado ampliamente diferencias inter-específicas en las estrategias del uso de nutrientes y luz en plántulas (Huante *et al.*, 1995; Huante y Rincón, 1998). Sin embargo, las consecuencias de períodos cortos de sequía durante la época de lluvias, así como las estrategias de las plántulas para enfrentar los riesgos de desecación han sido poco estudiadas.

1.2.2. Resistencia a la sequía en plántulas.

La resistencia a la desecación, definida esta última como la capacidad de la planta para minimizar el impacto del estrés hídrico en el crecimiento y/o la supervivencia, depende de la presencia de mecanismos que permitan a las plántulas evitar o tolerar el estrés. Se ha propuesto que las especies vegetales terrestres emplean diferentes mecanismos que les permiten manejar el déficit hídrico, los cuales se clasifican en: 1) Evasión.- donde las plántulas evitan el déficit hídrico mediante la reducción parcial o total del área foliar y por tanto del riesgo de muerte del individuo por falla hidráulica, 2) Escape.- reducción del ciclo de vida durante la época de lluvia (anuales); 3) Retraso.- el déficit hídrico se evita mediante el incremento del suministro de agua y/o reducción de pérdida de la misma; y 4) Tolerancia.- el déficit hídrico se evita mediante mecanismos que permiten mantener la planta funcionando a un bajo contenido celular de agua (Kramer, 1983, Larcher, 1983, Fitter y Hay, 2002, Tyree *et al.*, 2003, McDowell *et al.*, 2008). Estos mecanismos o estrategias a su vez están relacionados con ciertos atributos morfológicos y fisiológicos de las plántulas que les confieren resistencia a la sequía y les permite continuar con el transporte de agua, el intercambio gaseoso y la supervivencia de los tejidos, aún con un bajo contenido de agua y potencial hídrico. Por ejemplo, la caducifoleidad es un atributo de evitación que mejora el estatus hídrico de la

planta, al disminuir la superficie de transpiración y el gasto energético asociado a mantener la maquinaria fotosintética (Tyree y Sperry, 1989; Bréda *et al.*, 2006). El almacenamiento de agua en los tallos, y las raíces profundas y una baja conductancia estomática, contribuyen a aumentar el contenido de agua de las plantas y por tanto confieren resistencia a la deshidratación en períodos cortos de sequía durante la época de crecimiento (Kramer, 1983; Slot y Poorter, 2007). Una menor tasa de crecimiento minimiza la respiración asociada con la producción de nuevos tejidos (Chapin *et al.*, 1993) reduciendo los requerimientos de agua. A su vez, una alta conductividad hidráulica del tallo, y una alta eficiencia en el uso del agua permiten lograr crecimiento en periodos con limitaciones de agua, en tanto que la regulación osmótica de la turgencia de la hoja, la absorción foliar de agua y la tolerancia celular a la sequía y la resistencia a embolismos del xilema, son ejemplos de atributos de tolerancia fisiológica (Bonal y Guehl, 2001; Kozłowski y Pallardy, 2002, Breshears *et al.*, 2008, Dace *et al.*, 1998; Sherwin *et al.*, 1998).

Si bien se espera que cada uno de estos atributos confiera resistencia a las sequías, las plantas tienen un presupuesto energético y de recursos limitados, lo que genera conflictos de inversión energética entre atributos y por tanto es difícil esperar que cada especie presente todos los atributos que generan resistencia a la sequía. Por esto, es necesario entender cómo se correlacionan los atributos, positiva o negativamente para poder distinguir grupos de especies con estrategias similares en el uso del agua (Poorter y Markesteijn, 1998). Por ejemplo, se ha propuesto que especies que maximicen la conductancia hidráulica del xilema tendrán un mayor riesgo de embolismos asociado a la desecación (Tyree *et al.*, 1994), ó bien especies que inviertan más biomasa a raíces disminuyen su inversión a tallos y hojas ó bien aquellas que inviertan en raíces profundas, invertirán menos en raíces superficiales (Schiwining y Ehleringer, 2001), aun más, especies que presenten hojas gruesas con baja relación superficie/volumen, ó un mejor control estomático, no invertirán en raíces profundas (Nilsen y Orcutt, 1996).

La evaluación del nivel de resistencia a la sequía en plántulas de múltiples especies, y la exploración de las correlaciones con atributos morfológicos y fisiológicos potencialmente responsables han sido aspectos poco estudiados en general en las comunidades vegetales, y aun menos en las selvas bajas caducifolias (Tyree *et al.*, 2003). La exploración de dichas correlaciones puede permitir la ubicación de indicadores morfológicos y fisiológicos de la resistencia a la desecación que pueden servir como base para explorar la generalidad a grandes grupos de especies.

2.-Objetivos

2.1. Objetivo general

Analizar los eventos de sequías cortas dentro de la época de lluvias, y su efecto en la supervivencia y fisiología de plántulas de cuatro especies arbóreas de la selva baja caducifolia en la región de Chamela, Jalisco.

2.2. Objetivos particulares

Analizar los patrones de variación temporal en el contenido de agua y el potencial hídrico del suelo en la selva baja caducifolia de Chamela. En particular la frecuencia, intensidad y duración de los eventos de sequías en la estación húmeda.

Evaluar el efecto de las sequías cortas sobre el estatus fisiológico y la mortalidad de las plántulas, para cuatro especies arbóreas que habitan ambientes hídricos contrastantes en SBC de Chamela, tanto experimentalmente como mediante proyecciones en escenarios de sequías cortas que ocurren en esa región.

Explorar la relación entre algunas características fisiológicas y morfológicas clave y la resistencia a la desecación.

3.- Hipótesis

Las sequías cortas que se presentan en la época húmeda son un fenómeno frecuente, con intensidad y duración tales, que pueden afectar negativamente la fisiología y la supervivencia de las plántulas. En particular se espera que las especies de rápido crecimiento y con distribución en sitios húmedos sean menos resistentes a la desecación. Esta baja resistencia estará asociada a características tales como: una alta vulnerabilidad a embolismos, un bajo control estomático, y una baja eficiencia de uso de agua, entre otras.

4.- Métodos

4.1. Sitio de estudio

El sitio de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, a 2 km de la costa del Océano Pacífico. Al norte limita con el río Chamela, al sur con el río Cuixmala, la carretera federal 200 bordea el lado oeste de la reserva y al este se encuentra el arroyo Caimán.

La orografía consta de lomeríos de hasta 200 msnm. El tipo de suelo es esencialmente neutro (pH de 6.8 ± 1.5) derivado de granitos y riolitas. El clima es cálido subhúmedo del tipo Aw O (i) según Köppen modificado por García (1988) con una temperatura que va desde 15.9° C a 32.2° C (García- Oliva *et al.*, 2002). Las lluvias se presentan en períodos cortos (julio a octubre) y largos períodos de secas (de noviembre a mayo), con una precipitación media anual de 748 mm (Bullock, 1986, de Ita-Martínez y Barradas 1986).

Se distinguen siete tipos de vegetación en la reserva, de los cuales la selva baja caducifolia posee la mayor extensión. La selva baja en esta región es uno de los tipos de vegetación más diversos en su tipo, con 1149 especies de plantas vasculares (Lott, 2002), y un elevado porcentaje de endemismo (Gentry, 1995), presenta una vegetación densa de árboles de 15m en promedio y se caracteriza por la pérdida de sus hojas durante un período de 6 a 8 meses (Rzedowski, 1986).

4.1.1. Especies seleccionadas

Se seleccionaron cuatro especies arbóreas caducifolias, *Acacia farnesiana*, *Cordia alliodora*, *Caesalpinia sclerocarpa*, y *Enterolobium cyclocarpum*. El criterio de selección fue principalmente su distribución diferencial a lo largo del gradiente de humedad del suelo, y sus tasas de crecimiento contrastantes (cuadro 2). *Enterolobium cyclocarpum* presenta una alta tasa de crecimiento, alcanza entre 10 y 20 m de altura y es una de las especies más comunes en los lechos de los arroyos y los ríos principales. La especie *Cordia alliodora* es una especie de lento crecimiento, que se distribuye en las laderas poco expuestas (sitios con menor exposición, que conservan mayor humedad) los

individuos adultos de esta especie alcanzan los 12 m de altura. *Acacia farnesiana* muestra una alta tasa de crecimiento, alcanza entre 1 y 4 m de altura y se distribuye ampliamente en distintos ambientes hídricos y sitios perturbados, a excepción de las cimas, los ambientes más secos en la región. Por último, la especie de lento crecimiento *Caesalpinia sclerocarpa* llega a medir de 4 a 5 m de altura, y se encuentra en ambientes secos en laderas y cimas (Lott, 2002).

Especie	Hábitat preferencial adultos	Tasa relativa de crecimiento
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Húmedo	Rápido crecimiento (0.0912)
<i>Cordia alliodora</i>	Húmedo	Lento crecimiento (0.0849)
<i>Acacia farnesiana</i>	Intermedio (amplia distribución)	Rápido crecimiento (0.127)
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Seco	Lento crecimiento(0.0786)

Cuadro 2. Especies utilizadas en el experimento de desecación, Chamela, Jalisco. Preferencia de hábitat de las especies (P. Balvanera; E. Durán; A. Pérez comunicación personal).

4.2. Caracterización de los patrones temporales de la humedad y del potencial hídrico del suelo en Chamela

Para caracterizar los eventos de desecación durante la época de lluvias, se llevó a cabo un análisis del registro de humedad en el suelo a partir de los datos generados durante 7 años continuos (1998-2004) en el proyecto a largo plazo “Estructura y funcionamiento de ecosistemas tropicales secos” (Maass *et al.*, 2005); realizado en la estación de biología de Chamela, Jalisco. Los datos de humedad, amablemente proporcionados por el Dr. Manuel Maass y el Dr. Felipe García-Oliva,

proviene de un área ubicada en una ladera con exposición sur en la parte media de una cuenca hidrográfica de 1.5 ha, codificada como cuenca 1 en Maass *et al.*, (2005). Esta cuenca está cubierta por selva baja caducifolia conservada, con un dosel cerrado a semi-cerrado de 12 m de altura, creciendo sobre suelos de texturas gruesas (Regosoles) dentro de la estación de biología de Chamela. Los sitios específicos de muestreo corresponden al sector bajo de la ladera con una pendiente aproximada de 15°. Las mediciones se realizaron con un sensor ThetaProbe tipo (ML2x, marca Delta T, Cambridge, GB), cada media hora y a 5 y 10 cm de profundidad. La información se almacenó en una registradora de datos modelo (DL2e, marca Delta T, Cambridge, GB), situada en una torre micrometeorológica. Los archivos se drenaron cada 15 días, y se generó un archivo MSDOS, el cual se cambió a formato Excel. La base de datos fue depurada, eliminando datos erróneos, para los cuales era evidente que el sensor dejó de funcionar por ciertos períodos de tiempo. Finalmente los datos ya depurados fueron analizados.

Basados en observaciones de campo sobre la respuesta de las plantas de la selva baja de Chamela a la humedad se tomó como criterio al 5% de humedad del suelo como un valor alrededor del cual se espera que las plantas puedan sufrir estrés hídrico importante (García-Oliva comunicación personal). De acuerdo a este criterio, se determinó a un evento de sequía como uno o más días consecutivos en los cuales el contenido de humedad del suelo fue menor o igual al 5%. De esta manera, se procedió a caracterizar los patrones temporales de sequía en términos de la frecuencia de eventos, así como la duración de los mismos durante la época de lluvias. Asimismo, para caracterizar la variación temporal en la disponibilidad real de agua para las plantas, se convirtió el contenido de agua al potencial hídrico del suelo, utilizando una curva de liberación de agua del suelo de Chamela (Fig. 2), generada en laboratorio de acuerdo al método propuesto por Campbell (2001), utilizando un medidor de potencial hídrico de suelos (WP4-T, Decagon Devices, Inc. Washington, EUA).

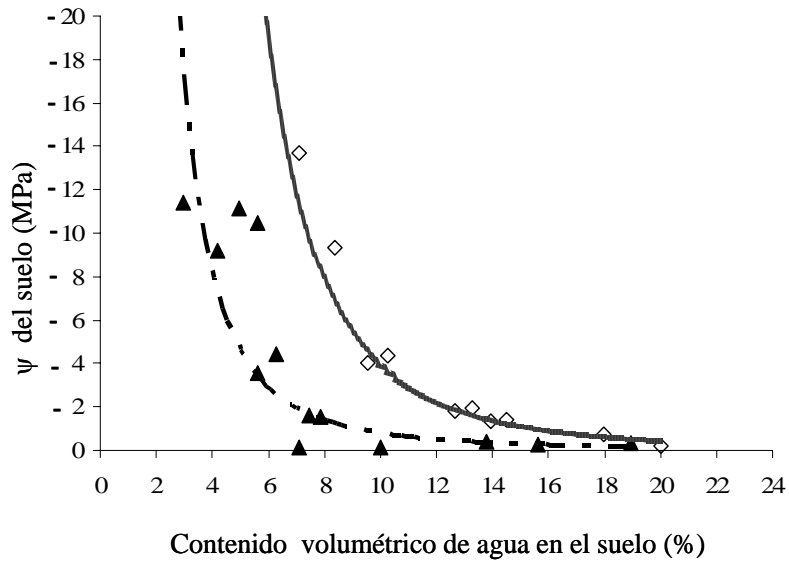


Figura 2. Curvas experimentales del contenido volumétrico de agua y del potencial hídrico del suelo, generadas para los sitios el Búho (◇), y Cresta sur (▲) de la selva madura de Chamela. Las curvas continuas son el ajuste de los datos a un modelo potencial: Búho: $\psi = 384.22 \text{ Cont. Vol. Agua}^{-1.88774}$; $R^2=0.86$, Cresta sur: $\psi = 98.202 \text{ Cont. Vol. Agua}^{-1.8293}$; $R^2= 0.72$.

4.3.- Experimento de desecación progresiva del suelo en el invernadero

4.3.1. Recolección de semillas y obtención de plántulas

Para el presente trabajo se recolectaron semillas de 4 especies arbóreas abundantes en la selva baja (ver cuadro 2). La recolección se realizó en al menos 5 individuos de cada especie, y las semillas se almacenaron en seco en bolsas de papel, hasta acumular todas las especies. Las semillas se germinaron en camas de arena de río húmeda escalonando las especies en el tiempo. Se seleccionaron 75 plántulas experimentales por especie (de cinco días de edad y con cotiledones y/o primeras hojas bien expandidas), las cuales se transplantaron en bolsas de vivero de 14 cm de diámetro x 30 cm. de alto (c. 4.6 litros). El sustrato utilizado consistió en una mezcla 90%: 10% de arena sílica y materia orgánica (Peat Moss), enriquecida con un fertilizante en gránulos de liberación lenta (Multicote 18-6-12 +2 MgO + elementos menores; Haifa Chemicals). Las bolsas

de vivero conteniendo las plántulas de las diferentes especies, se organizaron en plataformas de madera (bloques) separadas del suelo (para evitar la acumulación de humedad). Se dejó una separación de 10 cm entre bolsas, para evitar que las plántulas interfirieran entre si. Se organizaron un total de 91 plántulas por especie se organizaron entre 7 plataformas siguiendo un diseño de bloques al azar. Las plántulas crecieron por un año en condiciones de invernadero en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Morelia, Michoacán, a una temperatura media promedio de 21.5 ° C (temperatura máxima de 48 ° C y mínima de 7.6 ° C), una intensidad de radiación fotosintéticamente activa (RFA) promedio de 212.7 $\mu\text{moles m}^2 \text{s}^{-1}$ con una máxima de 914.2 $\mu\text{moles m}^2 \text{s}^{-1}$ de luz fotosintéticamente activa máxima, una humedad relativa promedio de 19.4 % (humedad relativa máxima del 84.3% y mínima del 12 %) y se mantuvieron a saturación (20% del contenido volumétrico de agua en el suelo) (Fig.3). Esta última variable se monitoreo cada dos días en 20 bolsas elegidas al azar, a dos profundidades (10 y 20 cm), usando un sensor portátil tipo TDR (Theta Probe ML2x, marca Delta-T, Cambridge, GB).

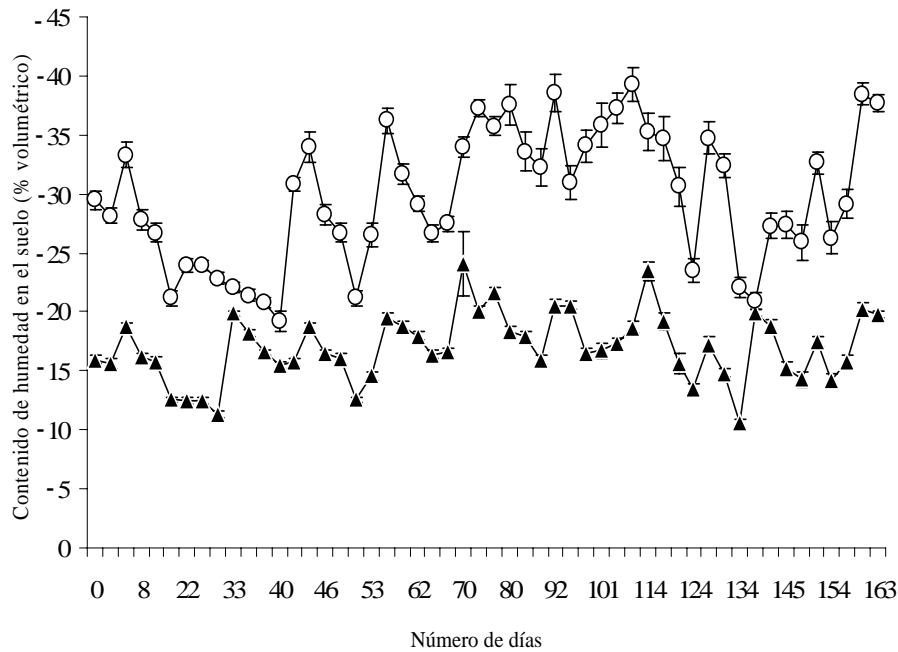


Figura 3. Variación temporal del contenido de humedad en el suelo de las macetas experimentales, durante el crecimiento de las plantas previo a la desecación a 10 (▲) y 20 cm (○) de profundidad en la maceta previo al experimento de desecación.. En la gráfica se muestran los valores promedio por día y sus desviaciones estándar.

4.3.2. Diseño experimental y protocolo de desecación

En la figura 4 se ilustra el diseño general del experimento de desecación. Un año después del trasplante, y previo al experimento de desecación, se cosecharon al azar diez plántulas de cada especie al azar para obtener las siguientes variables fisiológicas y morfológicas, en condiciones de saturación del suelo: a) conductividad hidráulica del tallo sin hojas, utilizando un medidor de conductividad hidráulica siguiendo el método de Tyree *et al.*, (2002) (Anexo 1), b) tasa fotosintética y conductancia estomática por unidad de área foliar, en un par de hojas maduras entre las (9:00 y 10:00 hora local de verano, con un sistema de intercambio de gases (LI-6400, LI-COR, Nebraska, EUA). Estos valores sirvieron para dos propósitos, primero como referencia para establecer la sensibilidad de estas variables a la desecación del suelo en relación a la condición óptima, y segundo, con el fin de buscar correlaciones entre la respuesta a la desecación y variables fisiológicas intrínsecas de cada especie.

Posteriormente, 55 de las 75 plántulas restantes por especie fueron sometidas a un tratamiento de desecación progresiva del suelo durante un periodo de 34 días. Con el fin de disminuir el riesgo de estrés hídrico extremo en las plantas del invernadero, se decidió simular una caída promedio de potencial hídrico en las macetas, equivalente a un tercio de la velocidad promedio de caída detectada en el campo (ver la dinámica natural de sequías en Chamela en la Fig.1). El protocolo de la frecuencia y la cantidad de riego para lograr la tasa de caída del potencial hídrico del suelo en el campo, se obtuvo en invernadero a partir de ensayos previos al experimento.

El contenido volumétrico de agua del suelo se monitoreó a los 10 y 20 cm de profundidad cada 3 días en un total de 12 macetas por especie, elegidas aleatoriamente. Los datos de humedad para ambas profundidades se promediaron y graficaron para determinar la tasa de caída de humedad experimental para cada especie. Así mismo, estos valores de humedad se convirtieron al potencial hídrico del suelo, mediante una curva de liberación de agua determinada en laboratorio para el sustrato usado en el experimento (mezcla 90% de arena sílica de río: 10% Peat Moss) (Fig.5).

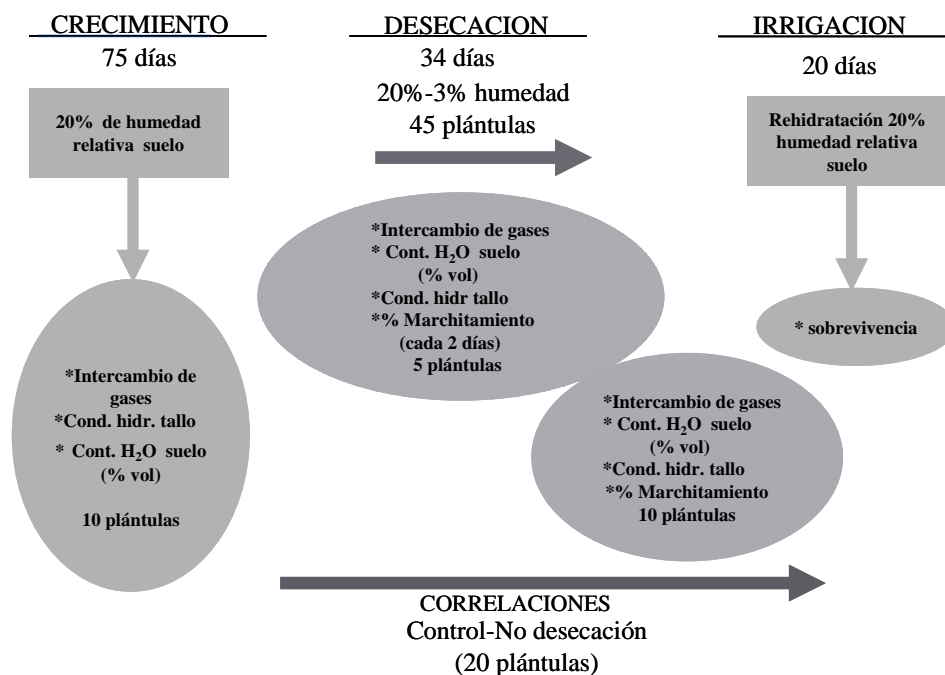


Figura 4. Procedimiento experimental. Abreviaturas: Cond. hidr. tallo: Conductividad hidráulica del tallo, Cont. H₂O suelo: Contenido de agua en el suelo (porcentaje volumétrico).

Finalmente, las 20 plántulas restantes de cada especie se mantuvieron como control, creciéndolas bajo condiciones constantes de alta humedad en el suelo (20%), (Fig. 4). Para mantener este porcentaje de humedad en las macetas se regó durante 1 minuto, con un flujo intermedio del aspersor regando alternadamente, cada tercer día. El tiempo de riego se ajustó de acuerdo a la pérdida de humedad que variaba dependiendo de la temperatura registrada y los requerimientos hídricos de cada especie.

4.3.3. Respuesta de los individuos a la desecación progresiva

Con el fin de monitorear la respuesta fisiológica de las plántulas durante el experimento de desecación, se midió la tasa fotosintética y la conductancia estomática entre las 9:00 y 10:00 hora local de verano (período de alta actividad fotosintética previamente observado para todas las especies en condiciones de estrés hídrico). La determinación se realizó en dos hojas maduras de cada uno de seis individuos por especie, con una intensidad de RFA de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, una temperatura de 30°C , una humedad relativa de 15%, y una concentración de CO_2 de 400 ppm. Estas variables se midieron cada tres días al comienzo del experimento y cada 4 a 6 días hacia la segunda mitad del mismo. Los seis individuos iniciales fueron monitoreados hasta que perdieron prácticamente toda el área foliar, imposibilitando el registro del intercambio de gases.

Por otro lado, la conductividad hidráulica específica del tallo (K_s) se calculó de acuerdo a Tyree y Ewers (1991) mediante un medidor de flujos pequeños, similar al descrito por Tyree *et al.*, (2003), utilizando secciones del tallo principal de la plántula. La conductividad hidráulica se midió tanto antes como durante el experimento de desecación, al comienzo con una periodicidad de dos días en dos o tres individuos cosechados por especie y con menos frecuencia hacia la segunda mitad del experimento, dependiendo del estado de marchitamiento en que se encontraban las plántulas de las diferentes especies. La conductividad hidráulica medida en condiciones de saturación del suelo (previo a la desecación) se consideró como la conductividad nativa máxima,

con respecto a la cual se calculó la pérdida porcentual a medida que avanzaba el experimento de desecación. En este estudio, se interpretó la pérdida de conductividad hidráulica como un indicador de la vulnerabilidad a embolismos del xilema, bajo el supuesto de que la pérdida de conductividad hidráulica del tallo se debía a la acumulación de vasos embolizados (Tyree y Sperry 1988, Ewers y Tyree 1991).

Finalmente, se monitoreó el porcentaje de marchitamiento de las plantas, definido como: el porcentaje de área foliar visiblemente muerta (crujiente al tacto, con coloración café o amarillenta, y/o bien que se cayera con facilidad al rozarla levemente). Este porcentaje de marchitamiento se refirió siempre al área foliar en pie visible que cada planta tenía al tiempo cero de desecación, comparando en cada censo el estado de la planta contra una fotografía de su estado inicial. Dicha variable se monitoreó cada dos días en 9 individuos expuestos a condiciones de desecación y 9 individuos del control por especie (estos últimos con el fin de estimar el recambio de hojas que se presenta en la especie en condiciones óptimas de humedad).

El tratamiento de desecación se suspendió a los 34 días, cuando todas las plantas perdieron el 100% de su área foliar. A partir de este momento se restableció la humedad máxima del suelo (20%) y se monitoreó el rebrote y la condición vivo o muerto de 15 individuos de cada especie durante 20 días (Fig. 4).

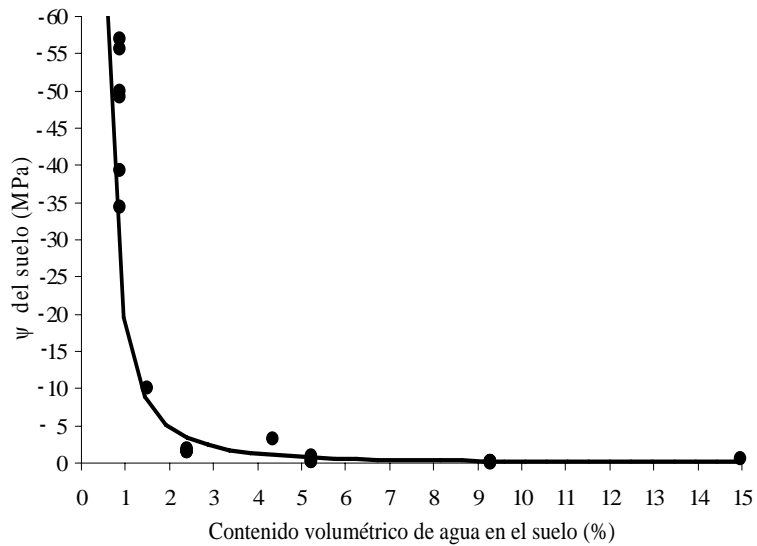


Figura 5. Curva experimental del contenido volumétrico de agua y del potencial hídrico del suelo generada para arena sílica utilizada como sustrato en el experimento

4.4. Análisis estadísticos

4.4.1. Caracterización de los patrones de humedad del suelo en Chamela

Para cada profundidad del suelo se obtuvo el valor de la moda diario del contenido volumétrico de agua. Estos valores diarios se graficaron a lo largo de los siete años registrados, con el fin de determinar los patrones de variación temporal. Para cada mes de la época húmeda (junio a octubre) y cada año, se contabilizó la frecuencia de días con valores de humedad del suelo menores al 5%. Para explorar si la frecuencia de días con sequía variaba entre años y entre meses de la época húmeda, se realizó un modelo log-lineal (McCullagh y Nelder, 1989), tomando como factores al año, al mes y su interacción. Para determinar los meses y años que presentaron una mayor o menor frecuencia de eventos de desecación con respecto a lo esperado para una distribución homogénea, se calcularon los residuales estandarizados por año, por mes y para las combinaciones definidas por año y mes. Finalmente, la variación del número de eventos de sequía con la precipitación anual se evaluó mediante un análisis de correlación de Pearson.

Por otra parte, la duración de cada evento de desecación se cuantificó como el número de días consecutivos con humedad del suelo menor o igual al 5%. Para explorar como cambia la duración máxima de los eventos de desecación con la precipitación mensual se realizaron análisis de correlación de Pearson.

4.4.2. Efectos de la desecación en las variables fisiológicas y la supervivencia

1. Intercambio de gases

Para cada individuo se obtuvo un valor promedio de la tasa fotosintética y de la conductancia estomática de las dos hojas medidas en cada fecha. Posteriormente, se obtuvo un valor promedio por especie y por fecha que incluyó a los seis individuos medidos. Dichos valores se expresaron como porcentajes del valor máximo de fotosíntesis y de conductancia estomática, alcanzado al tiempo cero del experimento de desecación y se graficaron contra el potencial hídrico del suelo. Para cada especie, el decaimiento de la tasa fotosintética y de la conductancia estomática se modelaron con un modelo de regresión potencial negativo, excepto para la especie, *A. farnesiana* que presentó un ajuste exponencial. En este caso, para cada especie, se estimó el potencial hídrico al cual la tasa fotosintética y la conductancia estomática se redujeron hasta el 0%.

Por otra parte, la eficiencia de uso de agua (EUA) instantánea se calculó para cada hoja medida dividiendo la tasa fotosintética entre la transpiración, esta última variable se midió con un sistema de intercambio de gases (LI-6400, LI-COR, Nebraska, EUA). (Toft y Elliot-Fisk, 2000). Para cada fecha de medición, las dos hojas de cada individuo se promediaron. Posteriormente, para cada especie, un valor promedio de EUA se calculó para cada fecha de medición. Se graficaron los valores de EUA contra el potencial hídrico del suelo, se ajustó un modelo de regresión polinomial cuadrático por especie y se estimó el potencial hídrico al cual se alcanzó el valor máximo de EUA.

2. Vulnerabilidad a embolismos

Para cada especie, los valores de conductividad hidráulica medidos en cada planta se expresaron como porcentajes del valor máximo que se alcanzó al tiempo cero del experimento de

deseccación para dicha especie. Se graficó la pérdida de conductividad contra el potencial hídrico del suelo, ajustándose un modelo potencial o exponencial, según la especie, para estimar la curva de vulnerabilidad a embolismos y en particular el potencial hídrico al cual se perdió el 85% de la conductividad hidráulica nativa.

3. Marchitamiento

Para cada especie los valores del porcentaje de marchitamiento de los individuos monitoreados se graficaron contra el potencial hídrico del suelo y se les ajustó un modelo de regresión sigmoideal tipo Weibull de cuatro parámetros, y se estimó el potencial hídrico del suelo al cual las plantas perdieron el 99% de su área foliar inicial.

4. Mortalidad

Se obtuvo el porcentaje de mortalidad de individuos por especie, debido a la desecación del suelo, y tales porcentajes fueron comparados mediante una prueba de Chi-cuadrada. Todos los análisis estadísticos se realizaron con un programa computacional (JMP 5.1, SAS Institute North Carolina, EUA).

4.5. Estimación del efecto de las sequías cortas sobre el desempeño de plántulas en Chamela

Para explorar el efecto de las sequías cortas observadas en la región de Chamela sobre el desempeño fisiológico de las plántulas de cada especie, se realizó el siguiente procedimiento. Para cada especie y variable de desempeño, se calculó durante la época de lluvias, el número de días con potenciales hídricos de suelo en Chamela, en los cuales se esperaba que las plántulas resultaran afectadas negativamente, de acuerdo a la respuesta experimental de dicha especie a la desecación. Se examinaron tres variables de desempeño en respuesta a la desecación, cada una de manera independiente: i) la tasa fotosintética, ii) el porcentaje de área foliar marchita y iii) el

porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica nativa del tallo. Para nuestra exploración, se consideró que una plántula sufre un efecto negativo severo debido a la sequía cuando el potencial hídrico del suelo es tal que la tasa fotosintética alcanza el valor cero ó cuando el porcentaje de marchitamiento visible alcanza el 100%, ó bien cuando la conductividad hidráulica nativa del tallo se ha perdido en un 85%. Así por ejemplo, para la fotosíntesis, la especie más afectada por las sequías cortas será aquella para la cual, durante una época de lluvias, se contabilice el mayor número de días con potencial hídrico del suelo suficiente para provocar una tasa fotosintética igual a cero.

4.5.1 Exploración de escenarios potenciales en el riesgo de sequía para las plántulas en Chamela; variación interanual y tipo de suelo

En principio, el riesgo de sequía para las plantas puede cambiar con la precipitación anual, así como con las características del suelo. Por esta razón y para enriquecer el panorama del efecto potencial de las sequías cortas que ocurren en Chamela sobre las plántulas, se decidió explorar escenarios potencialmente contrastantes en el riesgo de sequía generados por combinaciones de condiciones contrastantes de precipitación anual y textura de suelo reportados en Chamela. Para esto por un lado, se comparó el año más húmedo (1999) –año más benévolo- con el más seco (2001) –año más severo-, detectados en un intervalo de 7 años y por otro lado, se comparó el riesgo entre un suelo de textura arenosa-limosa, contra uno de los suelos más arcillosos detectados por Duran *et al.*, (2002), en la selva baja de Chamela. Cabe aclarar que las dinámicas del potencial hídrico del suelo arcilloso y del arenoso en el campo, se reconstruyeron a partir de factores de conversión del contenido volumétrico de agua, obtenidos experimentalmente para cada tipo de suelo (Fig.2, curvas de liberación de agua por tipo de suelo). Si bien este contraste no necesariamente ofrece todo el rango de variación en la textura de los suelos para la región, si

permite explorar parte de la variación en el riesgo de sequía de las plántulas en Chamela, debido a la textura del suelo.

5.- Resultados

5.1. Caracterización de eventos de sequía

De los siete años de datos analizados (1998-2004) se encontraron 3 años con una precipitación anual mayor a la media –788 mm– (1998, 1999 y 2003) y cuatro años con precipitaciones menores a la media (Fig. 1). El conteo de la frecuencia y la duración de los eventos de sequía indico que en todos los años ocurrieron sequías cortas tanto detectables tanto a los 5 como a los 10 cm de profundidad del suelo. La duración y el número de dichos eventos fueron muy variables y erráticos, ya que en un mismo año se encontraron eventos de sequía de poca duración (1 día) y eventos de duración prolongada (31 días). Asimismo, se detectaron años (como 1998 y 2003) que tuvieron una serie de eventos de poca duración con la presencia de uno o más eventos de duración considerable.

Se detectó que la frecuencia de sequías varió interanualmente de manera similar para ambas profundidades del suelo ($X^2 = 75.37$, $P < 0.001$ para 5 cm y $X^2 = 77.20$, $P < 0.001$, para 10 cm, Fig. 6 a y b). De acuerdo al análisis de contingencia, los años 1998, 1999 y 2003 presentaron un número de días con sequía menor al esperado por azar (años más benévolos), en tanto que los cuatro años restantes presentaron un número de días con sequía mayor al esperado por azar (años más secos: 2000, 2001, 2002, y 2004) (Fig. 6 a y b). De manera interesante, se detectó que la frecuencia de días con sequía así como el número de eventos de sequías disminuyó con el nivel de precipitación anual principalmente a los 5 cm de profundidad del suelo (Figs. 6 y 7). La frecuencia de días con sequía varió además entre los meses de la época de lluvias ($X^2 = 65.57$, $P < 0.0001$, Fig. 8 a y b). El mayor número de eventos de sequía ocurrió en los meses de junio, seguido de octubre y agosto para ambas profundidades (con un total de 18.57, 13.14, 11.85 y 22, 18.5, 11.6 días, para los 5 y los 10 cm de profundidad, respectivamente). Dichas frecuencias de sequía fueron significativamente mayores a las esperadas por azar suponiendo una distribución uniforme entre

los meses. Al analizar la variación de la frecuencia de sequías de manera más fina, comparando los meses entre los años, se detectó que los eventos de sequía fueron altamente erráticos (Fig. 9). Por ejemplo, todos los meses (en al menos un año de los siete analizados) presentaron frecuencias de sequía mayores, así como menores que lo esperado por azar, independientemente de la profundidad del suelo considerada. Esto es, que un mismo mes puede ser muy estresante o muy benévolo para las plantas desde el punto de vista hídrico, dependiendo del año en consideración (Fig. 9). Dentro de este patrón errático, el mes de julio representó al parecer la parte de la época de lluvias más benévola y más predecible, lo cual corresponde al mes con mayor precipitación (Fig. 9).

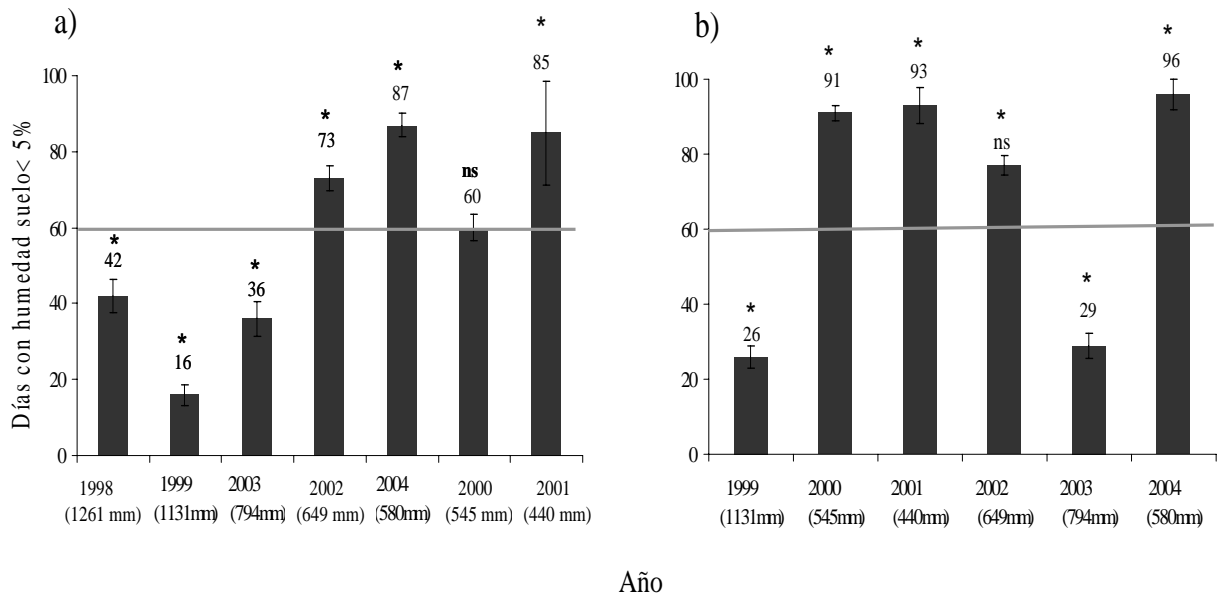


Figura 6. Número de días en que la humedad en el suelo fue menor o igual al 5% de humedad en el suelo (sequía potencial) a 5(a) y 10cm (b) de profundidad, durante la época de lluvias, para cada año del periodo analizado 1998-2004 y 1999- 2004 para 10 cm. El asterisco indica los años que presentaron mayor ó menor número de días con sequía que el esperado por el azar. La línea indica las frecuencias esperadas por azar.

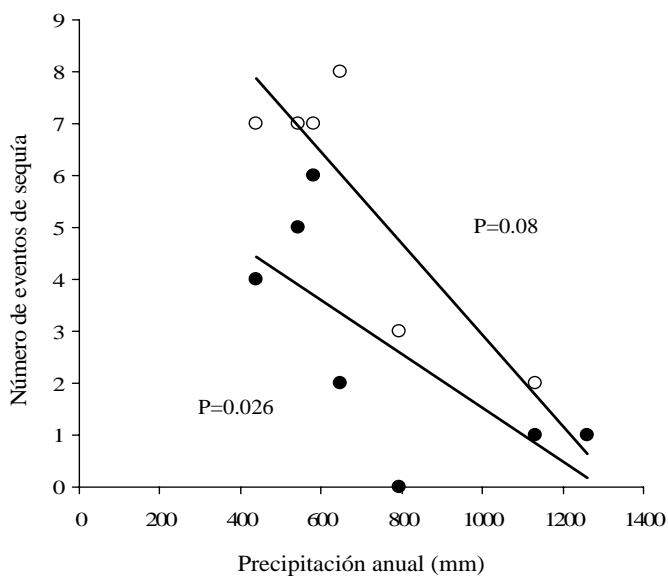


Figura 7. Número de eventos de sequía (1998-2004) y precipitación anual. En el gráfico se muestran los datos correspondientes a la humedad del suelo a 5 (●) y 10 cm (○) de profundidad.

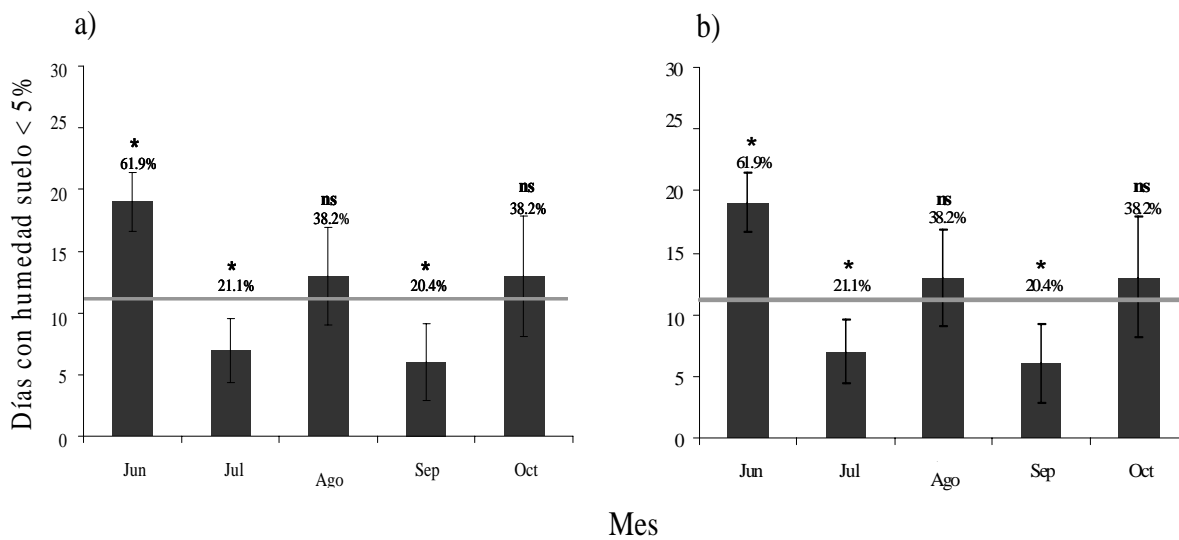


Figura 8. Número promedio de días que presentaron menos del 5% de humedad en el suelo (sequía potencial) a 5 (a) y 10cm (b) de profundidad para cada mes de la época de lluvias (± 1 error estándar). Los valores arriba de las barras indican el porcentaje del mes que presenta sequía potencial. Los valores corresponden al periodo 1998-2004. El asterisco indica los meses que presentaron mayor ó menor número de días con sequía que el esperado por el azar. La línea indica las frecuencias esperadas por azar.

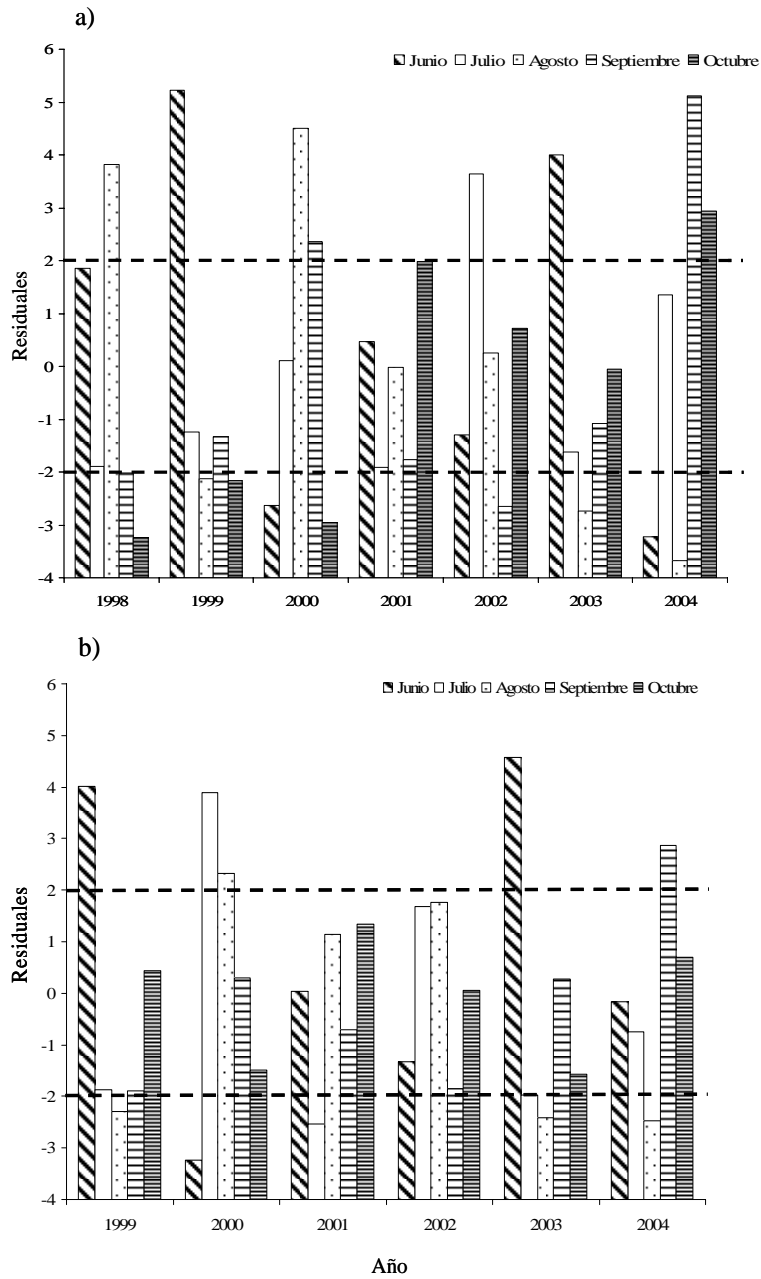


Figura 9 Residuales de los datos de humedad del suelo a 5 (a) y a 10 cm (b) de profundidad, para determinar los meses con mayor o menor frecuencia significativa de eventos de sequía a lo largo de siete años de registro (1998-2004). En el eje de las ordenadas se presentan los residuales (lo que no está explicado por el azar) y en el eje de las abscisas tenemos los meses para cada uno de los años. Prueba de Ji cuadrada: $p < 0.001$. Las líneas punteadas indican los valores significativamente distintos.

En todos los años hubo una o varias sequías importantes en prácticamente cualquier mes, con duración de 14 a 30 días a 5cm de profundidad ($p= 0.026$) y de 17 a 31 días a 10 cm de profundidad ($p= 0.008$) (Cuadro 3). Asimismo la duración promedio de estos eventos fue más alta en los meses de junio, agosto y octubre, es decir tanto al comienzo, en el medio, como al final de la época de lluvias, en tanto que la incertidumbre en la duración de las sequías fue mayor en los meses de octubre y septiembre, al considerar los 5 cm de profundidad, y en los meses de septiembre y julio, al considerar los 10 cm de profundidad (cuadro 3 a y b). Finalmente, la duración máxima de los eventos de sequía no se correlacionó con la precipitación mensual a ninguna profundidad ($p = 0.33$, $p = 0.25$, a 5 y 10 cm, respectivamente) (Fig. 10).

a)

<i>Duración de eventos de sequías(días)</i>									
<i>Año</i>	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	<i>Promedio</i>	<i>CV</i>
<i>Lluvia anual</i>	1261mm	1131mm	545mm	440mm	649mm	794mm	580mm		
<i>Mes</i>									
<i>Junio</i>	19	16	9	30	0	21	3, 3	14	0.71
<i>Julio</i>	0	0	4, 10	2, 3	14	0	10, 3	5.1	0.97
<i>Agosto</i>	23	0	15, 10	7, 10	15	0	4, 2	9.6	0.76
<i>Septiembre</i>	0	0	9	3,3,3	0	6	23	5.9	1.28
<i>Octubre</i>	0	0	3	0	0	10	29	6.0	1.8

b)

<i>Duración de eventos de sequías(días)</i>								
<i>Año</i>	1999	2000	2001	2002	2003	2004	<i>Promedio</i>	<i>CV</i>
<i>Lluvia anual</i>	1131mm	545mm	440mm	649mm	794mm	580mm		
<i>Mes</i>								
<i>Junio</i>	18	14	30	0	21	30	18.9	0.46
<i>Julio</i>	8	23	2, 1	14	0	1, 8	8.1	1.0
<i>Agosto</i>	0	12, 12	6, 14	17, 2	0	0	7.8	0.81
<i>Septiembre</i>	0	9	3,3,3	0	6	23	5.9	1.28
<i>Octubre</i>	8	11, 7	31	31	4	25, 4	15.1	0.78

Cuadro 3. Duración de los eventos de sequía a 5 (a) y 10cm (b) de profundidad del suelo, dentro de la época de lluvias para el periodo de 1998-2004 y 1999- 2004 para 10 cm . Los eventos de larga duración (mayor a 10 días) en el medio de la época de lluvias (julio, agosto y septiembre) se indica con negritas. Cada número representa un evento de sequía corta definido como: la presencia de valores menores al 5% de humedad en el suelo. Abreviaturas: CV coeficiente de variación.

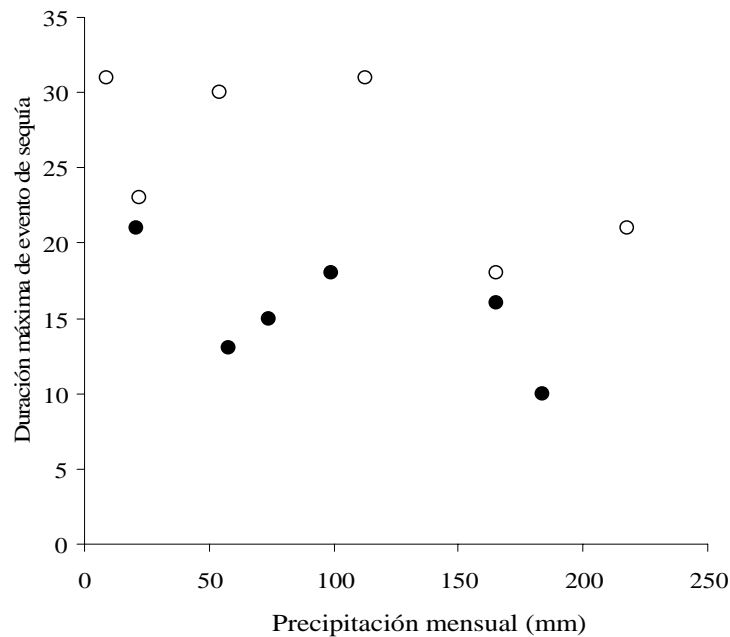


Figura 10. Duración del evento de sequía más prolongado de la época de lluvias (1998-2004) en función de precipitación mensual registrada para el mes donde ocurrió dicho evento de sequía. En la gráfica se muestran los datos correspondientes a la humedad del suelo a 5 (●) y 10 cm (○) de profundidad del suelo.

5.2. Respuestas fisiológicas de las especies, previas a la desecación

Al medir las respuestas fisiológicas intrínsecas de cada especie en condiciones óptimas, previo a la desecación, se encontró que las tasas máximas de fotosíntesis (A_{MAX}) y la conductancia estomática (g_s) observadas mostraron diferencias entre las especies ($F_{3, 20} = 86.39$, $P < 0.0001$, $F_{3, 20} = 16.11$, $P < 0.0001$, para A_{MAX} y g_s , respectivamente). La tasa fotosintética fue mayor en *A. farnesiana* ($24 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), intermedia en *C. sclerocarpa* ($10 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y las más bajas para *E. cyclocarpum* y *C. alliodora* ($9 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $8 \mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente). La conductancia estomática presentó también el valor máximo en *A. farnesiana* ($0.304 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), en tanto que no difirió entre las otras tres especies ($0.064 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $0.047 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $0.036 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para *C. alliodora*, *E. cyclocarpum* y *C. sclerocarpa*, respectivamente).

La eficiencia de uso de agua también varió entre las especies ($F_{3, 20} = 8.04$, $P < 0.0010$), la especie *E. cyclocarpum*, presentó los valores máximos de EUA ($12 \mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}^{-1}$), seguido

por *C. sclerocarpa*, (8 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$).y por último se ubicaron las especies, *C. alliodora* (6 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$), y *A. farnesiana* (5 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$).

La conductividad hidráulica del tallo por unidad de área foliar también difirió significativamente entre las especies ($F_{3,15} = 11.539$, $P < 0.016$) encontrándose los mayores valores en la especie de sitios húmedos *E. cyclocarpum* (0.030 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$), seguido de la especie de amplia distribución *A. farnesiana* (0.026 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$), y por último, con la menor capacidad de conducción encontramos a las especie de sitios secos *C. sclerocarpa*, con valores de (0.007 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{MPa}^{-1}$).

5.3. Evaluación de la resistencia a la desecación

5.3.1. Dinámica de cambio en el potencial hídrico del suelo

El potencial hídrico del suelo de las macetas expuestas al tratamiento de desecación presentó una dinámica de cambio que varió entre las especies. En un período de 34 días se logró una disminución promedio del potencial hídrico del suelo de entre 3.5 ± 0.62 y 5.0 ± 1.93 MPa, dependiendo de la especie, presentándose una desecación acelerada después del décimo día (Fig. 11). Notablemente, las macetas de *Acacia* sufrieron una dinámica de desecación más acelerada, alcanzando un promedio de -5.0 MPa después de 34 días.

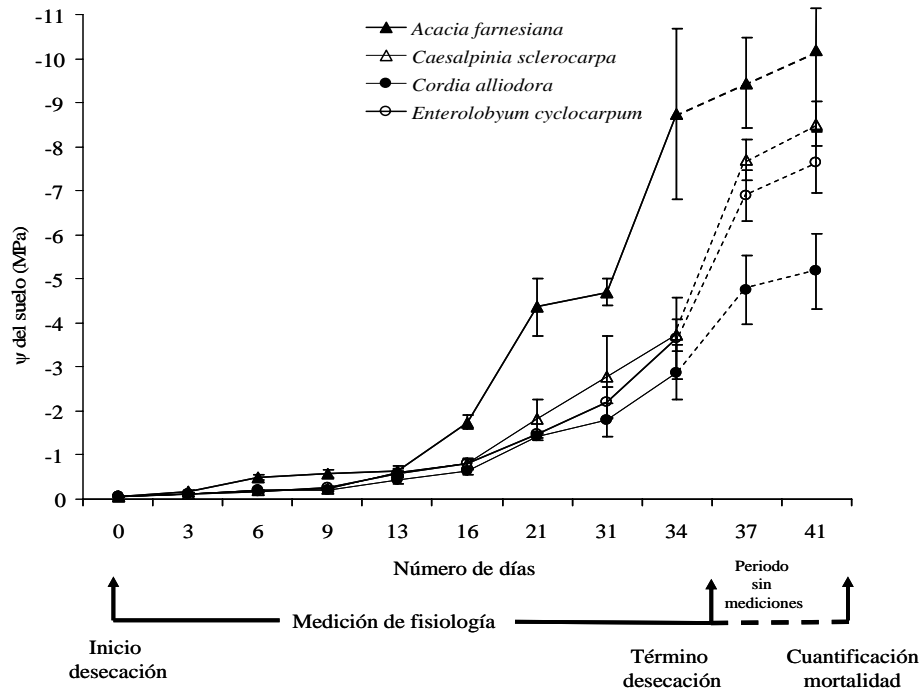


Figura 11. Cambio del potencial hídrico del suelo a partir del inicio del tratamiento de desecación (día cero). Se muestran los valores del promedio y el error estándar de 12 macetas experimentales, para cada una de las cuatro especies.

5.3.2. Efectos de la desecación en las variables de intercambio de gases

La tasa fotosintética disminuyó de manera potencial con la desecación del suelo, sin embargo, las especies difirieron en la velocidad de dicha caída (Fig. 12). Las especies de sitios húmedos *E. cyclocarpum* y *C. alliodora* alcanzaron valores de cero en la tasa fotosintética a potenciales hídricos del suelo más altos (-4.5 MPa), seguido de *A. farnesiana* (-5.5 MPa), y por último, la especie de sitios secos, *C. sclerocarpa*, que mantuvo aún valores positivos de fotosíntesis a potenciales hídricos del suelo muy bajos (-7.5 MPa) (Fig. 12). Este mismo orden de las especies se presentó para los potenciales hídricos del suelo a los cuales se alcanzó el valor máximo en la eficiencia de uso de agua (EU_{Amax}); -1.7 MPa, -0.85 MPa, -2.8 MPa y -3.1 MPa, para *E. cyclocarpum*, *C. alliodora*, *A. farnesiana* y *C. sclerocarpa*, respectivamente (Fig. 13).

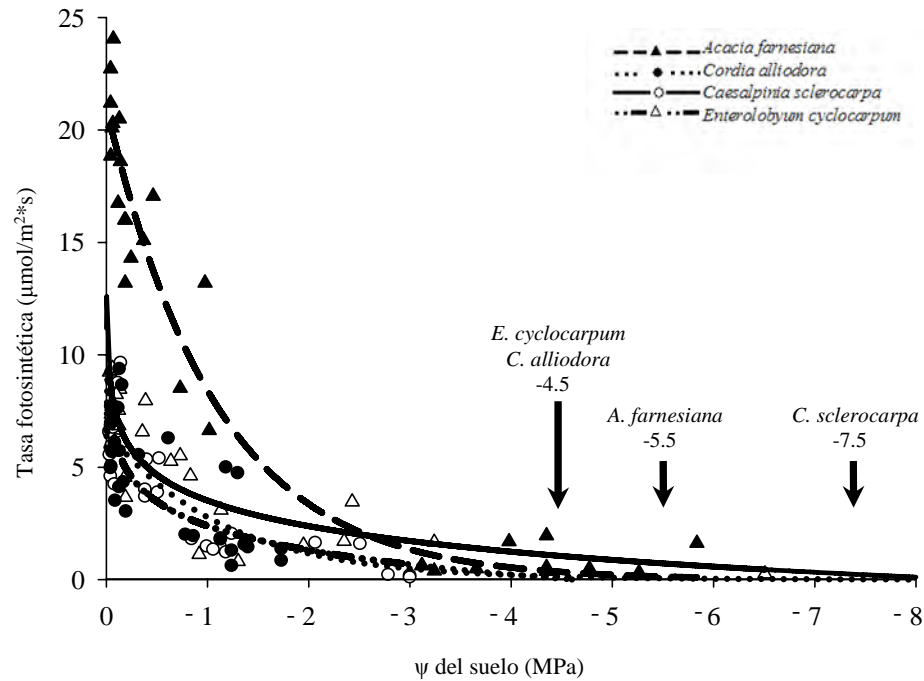


Figura 12. Variación en la tasa neta de asimilación de CO₂ (A) en respuesta a la disminución del potencial hídrico del suelo (ψ_{suelo}) durante el experimento de desecación. Las flechas indican el valor de potencial hídrico del suelo al cual cada especie alcanza tasas fotosintéticas = 0. Las curvas son el ajuste de los datos a un modelo potencial, excepto *A. farnesiana* ajustada a un modelo exponencial. *C. sclerocarpa*: $A_{\text{MAX}} = 2.404 \psi^{-0.4719}$; $R^2 = 0.66$, *A. farnesiana*: $A_{\text{MAX}} = 28.086 e^{-0.756 \psi}$; $R^2 = 0.86$, *E. cyclocarpum*: $A_{\text{MAX}} = 1.309 \psi^{-0.6641}$; $R^2 = 0.64$ y *C. alliodora*: $A_{\text{MAX}} = 1.986 \psi^{0.4892}$; $R^2 = 0.69$.

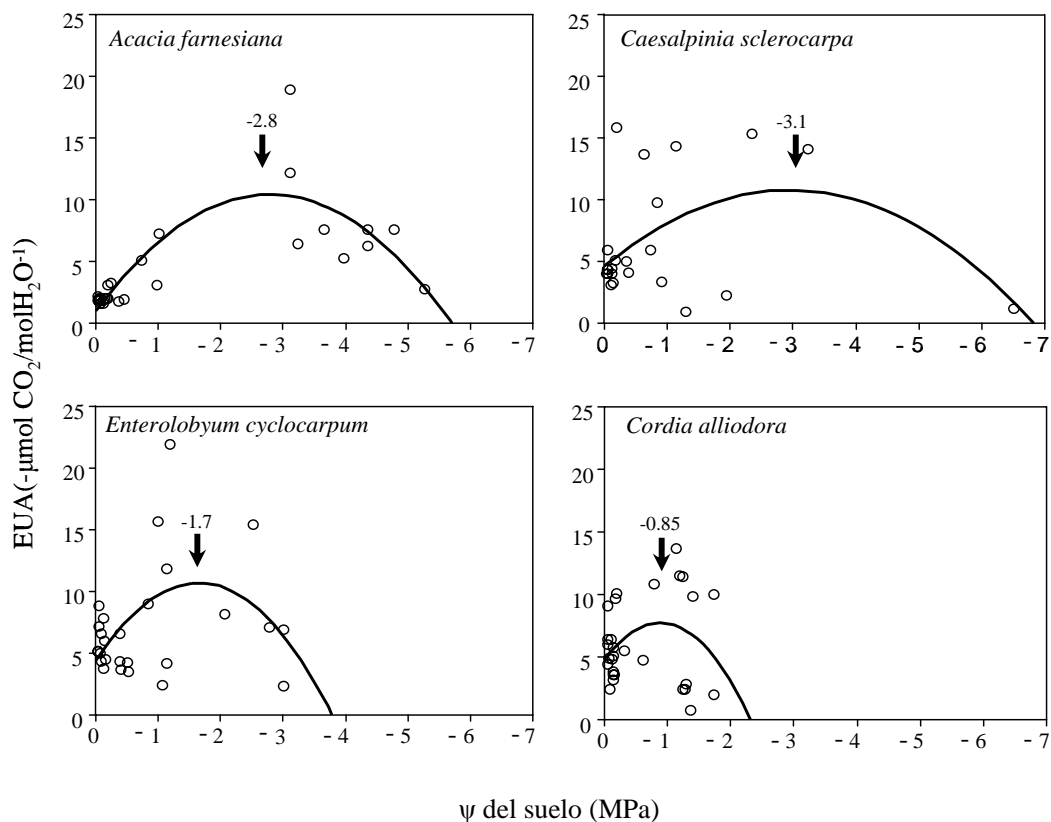


Figura 13. Variación en la eficiencia de uso de agua (EUA) a medida que el potencial hídrico del suelo (ψ_{suelo}) disminuye durante el experimento de desecación. Las flechas indican el potencial hídrico del suelo al cual cada especie alcanza los valores máximos de Eficiencia de Uso de Agua. Las curvas representan el ajuste de los datos a un modelo polinomial cuadrático, con parámetros: *C. sclerocarpa*: $EUA = 5.258 + 2.859*\psi - 0.711*(X - 0.932)^2$; $R^2 = 0.29$, *A. farnesiana*: $EUA = 3.797 + 3.093*\psi - 1.221*(X - 1.515)^2$; $R^2 = 0.67$, *E. cyclocarpum*: $EUA = 6.100 + 3.699*\psi - 2.330*(X - 0.848)^2$; $R^2 = 0.28$, *C. alliodora* $EUA = 6.159 + 2.155*\psi - 3.758*(\psi - 0.590)^2$; $R^2 = 0.32$.

5.3.3. Vulnerabilidad a embolismos

En general la conductividad hidráulica del xilema disminuyó con la desecación del suelo, y tal parámetro difirió entre las especies (Fig. 14). En *A. farnesiana*, la disminución de la conductividad hidráulica que al desecarse el suelo fue notablemente más gradual que para el resto de las especies, aunque a potenciales hídricos más bajos de -4.5 MPa, esta relación se revirtió (Fig. 14). El resto de las especies presentaron dinámicas de decaimiento más aceleradas al comienzo de la desecación, y más desaceleradas hacia potenciales hídricos más bajos. Entre estas especies, *C. sclerocarpa*,

presentó el decaimiento más lento, en tanto que *E. cyclocarpum* presentó el más alto. Al comparar a las especies estudiadas en términos del potencial hídrico del suelo necesario para producir una pérdida severa de la conductividad hidráulica nativa (85%), se detectó que esto ocurrió a -4.5 MPa para *E. cyclocarpum*, a -5.2 MPa para *A. farnesiana*, y finalmente a -7.5MPa para *C. sclerocarpa*, (Fig. 14), sugiriendo que a altos niveles de desecación del suelo, *E. cyclocarpum* fue la especie más vulnerable a embolismos, en tanto que *C. sclerocarpa* fue la menos vulnerable.

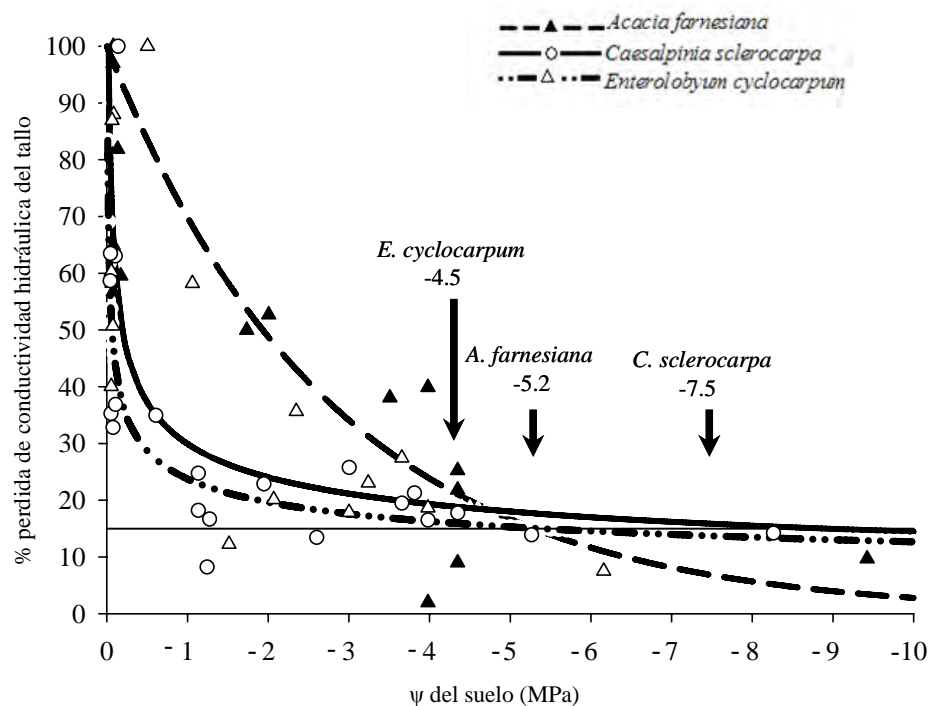


Figura 14. Disminución de la conductividad hidráulica del tallo en función del potencial hídrico del suelo (ψ_{suelo}) durante el experimento de desecación. Las flechas indican el potencial hídrico donde ocurre la pérdida de conductancia nativa del 85% para cada especie. Las curvas representan el ajuste de los datos a un modelo potencial, excepto para *A. farnesiana* ajustado a un modelo exponencial. *C. sclerocarpa*: Cond. hidr. tallo = $29.91 \psi^{-0.3156}$; $R^2 = 0.56$, *A. farnesiana*: Cond. hidr. tallo = $100 e^{-0.3586\psi}$; $R^2 = 0.43$, *E. cyclocarpum*: Cond. hidr. tallo = $23.73 \psi^{-0.2729}$; $R^2 = 0.63$.

5.3.4. Marchitamiento

El monitoreo de la muerte de las hojas por marchitamiento durante la desecación progresiva del suelo, permitió estimar el valor de potencial hídrico del suelo al cual las plantas pierden prácticamente la totalidad de su área foliar (99% de su área foliar). Para esta variable, se encontró que las especies *C. alliodora* y *E. cyclocarpum* perdieron el 99% de sus hojas a potenciales hídricos del suelo menos negativos (-3.35 y -3.75 MPa, respectivamente), seguido de *C. sclerocarpa* (-4.16 MPa) y por último encontramos a *A. farnesiana* que perdió el 99 % de sus hojas a un potencial hídrico de -4.77 MPa (Fig. 15).

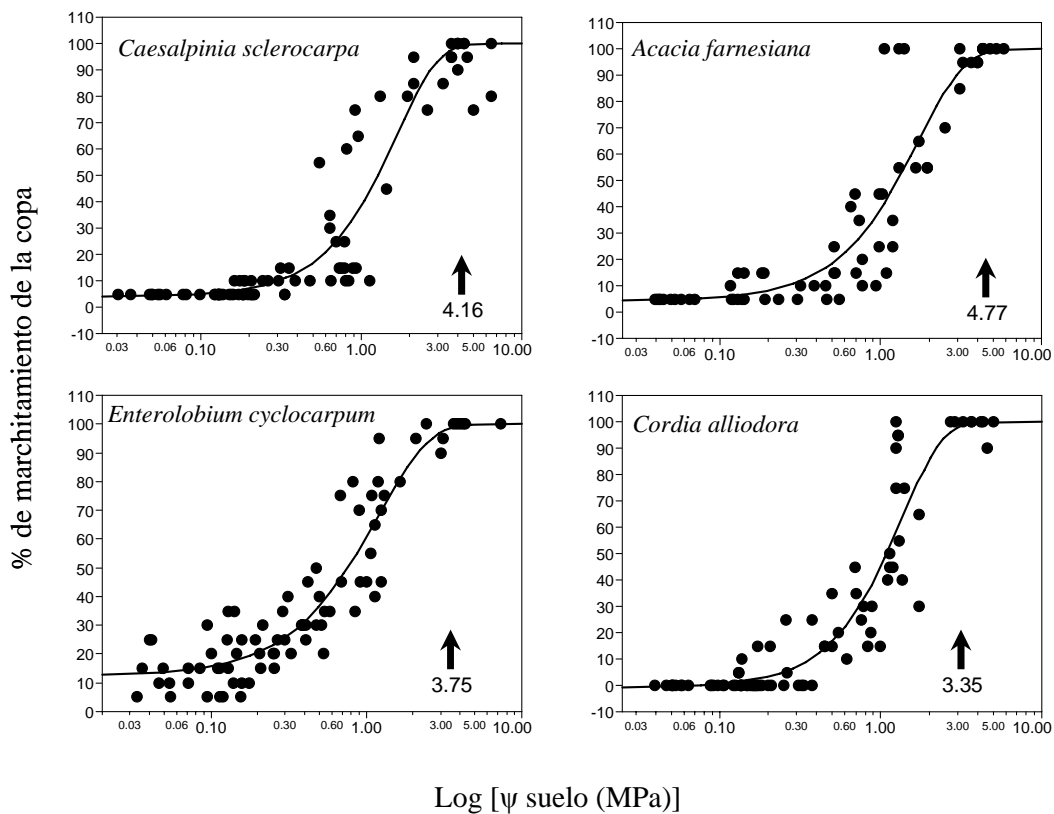


Figura 15. Dinámica del marchitamiento en relación a la desecación progresiva del suelo. Las flechas indican el potencial hídrico del suelo al cual cada especie perdió el 99% de su área foliar. Las curvas representan el ajuste de los datos a un modelo Weibull, con parámetros: *C. sclerocarpa*: $\text{marchitamiento} = 100 - 95.9 \cdot \exp(-\exp(-0.81 + 1.64 \cdot \log(\Psi)))$; *A. farnesiana*: $\text{marchitamiento} = 100 - 95.9 \cdot \exp(-\exp(-0.78 + 1.47 \cdot \log(\Psi)))$; *E. cyclocarpum*: $\text{marchitamiento} = 100 - 87.7 \cdot \exp(-\exp(-0.22 + 1.30 \cdot \log(\Psi)))$; *C. alliodora*: $\text{marchitamiento} = 100 - 100.8 \cdot \exp(-\exp(-0.49 + 1.67 \cdot \log(\Psi)))$.

5.4. Mortalidad por sequía

Al analizar el efecto del experimento de desecación del suelo en la supervivencia de las plántulas se encontró que las cuatro especies resultaron afectadas negativamente presentando mortalidades superiores al 50% de los individuos. La especie *A. farnesiana* tuvo una mortalidad del 60%, seguida por la especie *E. cyclocarpum* con un 70%, y por último *C. alliodora* y *C. sclerocarpa* con un 90% y 98% respectivamente (Fig. 16). No se detectó una relación aparente entre la mortalidad por sequía y el hábitat que ocupan las especies.

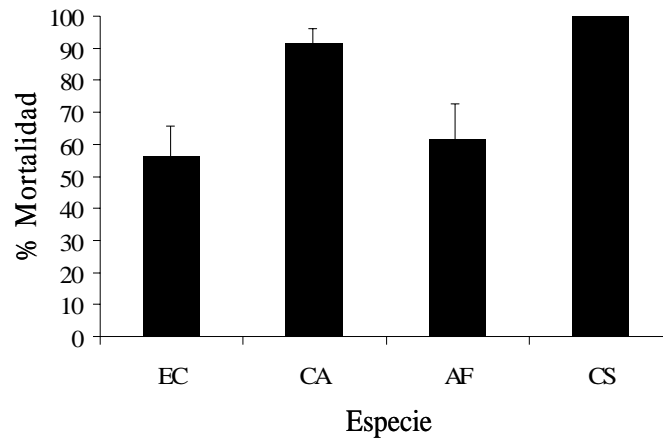


Figura16. Porcentaje de mortalidad (\pm error estándar), cuantificada tras 20 días de reestablecido el riego, posterior al experimento de desecación. EC = *Enterolobium cyclocarpum*, CA=*Cordia alliodora*, AF=*Acacia farnesiana*, CS=*Caesalpinia sclerocarpa*.

5.5. Relación entre la resistencia a la desecación de las plántulas y la variación temporal en la disponibilidad de agua en Chamela

La proyección de la resistencia fisiológica de las especies a los escenarios de variación temporal y espacial de las sequías cortas que ocurren en Chamela, permitió explorar la sensibilidad de cada especie en escenarios ambientales más realistas.

Durante la época de lluvias, el porcentaje de días en los cuales las plántulas potencialmente experimentan estrés hídrico severo, es decir que pierden el 99% de sus hojas o no tienen ganancias de carbono por fotosíntesis, o bien su xilema se ha embolizado en un 85%, es en general elevado, yendo de un 16.9% para el año húmedo, el suelo limoso-arenoso y la especie más resistente (*Caesalpinia sclerocarpa*), hasta un 78.4% para el año seco, el suelo arcilloso y la especie más sensible (*Cordia alliodora*).

Las variables que más afectaron el número de días con estrés hídrico severo fueron en orden de importancia, el año, el tipo de suelo, la especie y la variable fisiológica considerada. Dado que el orden de sensibilidad de las especies a la sequía medido para las tres variables fisiológicas fue el mismo (Fig. 17a, b, c, d, e, f), los patrones del efecto de los escenarios de sequía se mantuvieron similares independientemente de la variable fisiológica considerada. Por esta razón en adelante se describirán los escenarios de estrés hídrico de manera genérica, sin importar la variable fisiológica. En general, las plantas sufrieron más días de estrés hídrico severo en el año seco, así como en el suelo más arcilloso. Se detectó que el efecto de estas dos variables no es aditivo. En particular, el aumento en el número de días con estrés hídrico desde el año húmedo hacia el seco se amplificó en el sitio Búho, el más arcilloso (Fig. 17 a, b, c, d, e, f). El número de días que las plántulas pueden presentar estrés severo varió de manera importante entre las especies, reflejando el orden de la sensibilidad de las mismas a la sequía experimental; desde la más sensible *Cordia alliodora*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Acacia farnesiana*, hasta *Caesalpinia sclerocarpa*, la menos sensible. No obstante, el efecto del año y el tipo de suelo sobre la sensibilidad de las

especies no fue aditivo. En este caso, las dos especies menos sensibles a la sequía *Acacia farnesiana* y *Caesalpinia sclerocarpa* presentaron mayor cambio en el número de días con estrés hídrico desde el año húmedo al seco, principalmente para el sitio Búho, el más arcilloso. En otras palabras, se detectó evidencia de que el cambio en el régimen de sequía tanto dado por la precipitación anual como por el tipo de suelo, puede tener efectos no aditivos sobre la vulnerabilidad relativa de las especies a la sequía.

Por último, se detectó que las sequías cortas durante la época de lluvias afectan en mayor medida el funcionamiento de los tejidos foliares, y en menor medida el funcionamiento del xilema (Fig. 17 a, b, c, d, e, f).

Sitio Buho

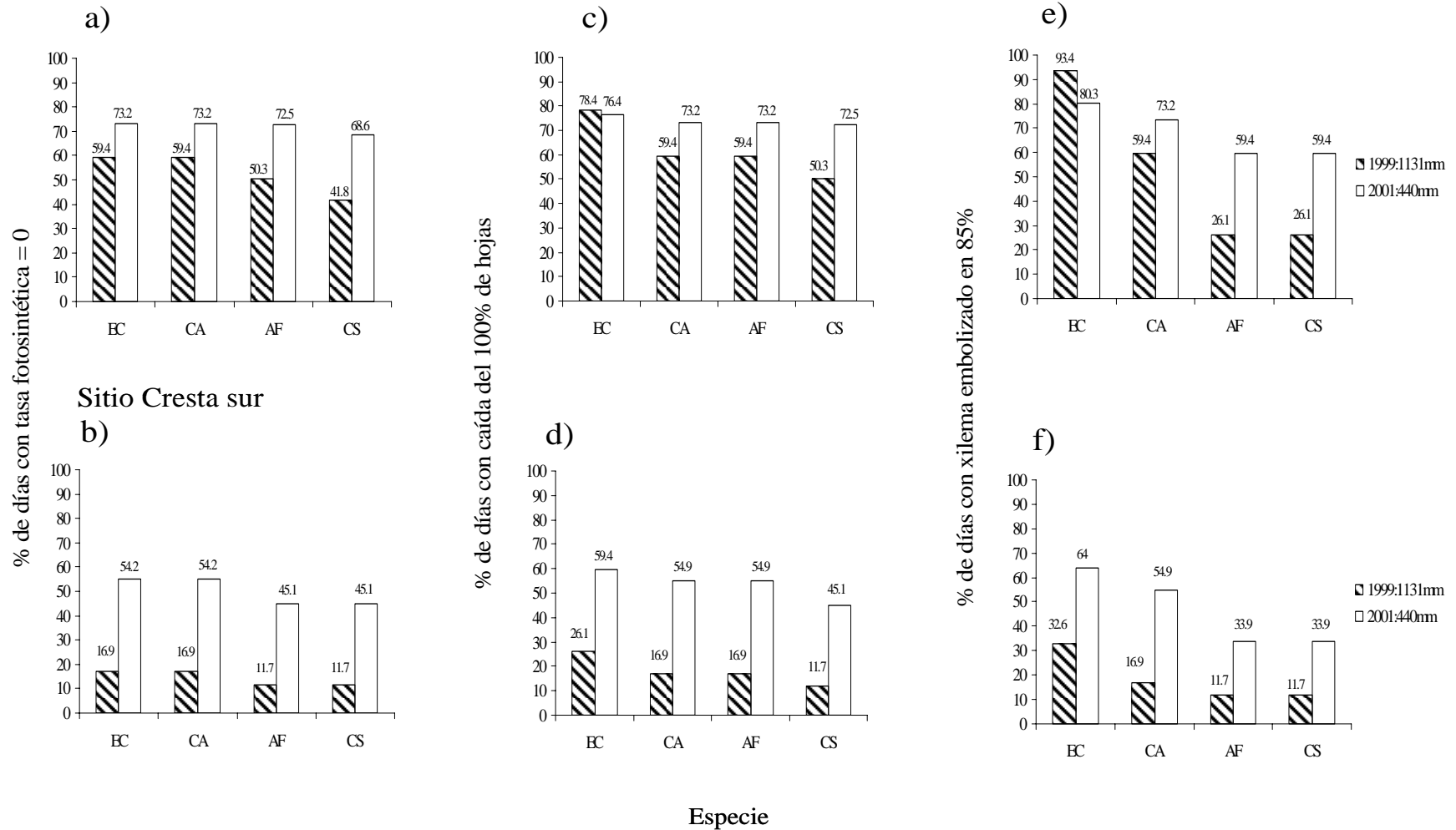


Figura 17. Porcentaje de días de la época de lluvias que presentó potenciales hídricos del suelo suficientes para potencialmente, provocar tasas fotosintéticas cero (a, b), el marchitamiento del 100% del área foliar (c, d) y la disminución de la capacidad de conducción del tallo en un 85% (e, f) en las plántulas de cuatro especies en la selva baja de Chamela. Se muestran los valores para un año húmedo (1999) y un año seco (2001), y para dos tipos de suelo: 1) Búho: suelo arenoso pobre en materia orgánica, b) Cresta Sur: suelo con alto contenido de materia orgánica y arcillas. Arriba de cada barra se presenta el porcentaje de días en relación a toda la época de lluvias. EC = *Enterolobium cyclocarpum*, CA=*Cordia alliodora*, AF=*Acacia farnesiana*, CS=*Caesalpinia sclerocarpa*

6.- Discusión

6.1. Caracterización de los eventos de desecación

Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis propuesta de que los eventos de desecación dentro de la época de lluvias, son un fenómeno frecuente en Chamela y de una duración e intensidad considerable, tal que puede afectar severamente el desempeño de las plántulas de árboles en este sitio. Sorprendentemente, en la época de lluvias la frecuencia promedio de días sin lluvia y en donde el suelo alcanza 5% de humedad (entre -4.5 MPa y -3.3 MPa, dependiendo del suelo) es más alto que lo esperado, variando desde un 27% (42 días) hasta un 60% (96 días), en el año más húmedo y en el más seco, respectivamente. En principio, tal frecuencia de días con sequía sugiere que comúnmente, las plántulas de los árboles tropicales en Chamela, podrían estar experimentando estrés hídrico durante un tercio de toda la época de lluvias.

El efecto de los periodos de sequía corta sobre el desempeño de las plántulas depende de la duración de dichos eventos. Muchos eventos de corta duración (2 a 3 días) pueden provocar ajustes fisiológicos inmediatos al estrés y afectar el crecimiento, pero tener poco impacto inmediato sobre la mortalidad (Engelbrecht y Kursar, 2003), en contraste, un evento largo puede ser suficiente para provocar respuestas fisiológicas drásticas o bien la muerte de los individuos (Tyree *et al.*, 2002). Para Chamela se detectó que la mayor parte de las sequías son relativamente cortas con duraciones de 2 a 5 días, siguiendo las sequías con duraciones mayores de 9 a 15 días. Un hallazgo sorprendente fue que en cada año estudiado al menos ocurrió una sequía relativamente larga de 10 días o más, y que en algunos años incluso ocurrieron sequías tan largas como de 23 a 29 días. Este escenario sugiere que en Chamela, el régimen de sequías cortas podría afectar tanto el

crecimiento acumulado, así como la mortalidad de los individuos durante la época de lluvias.

Se detectó que el régimen de sequías cortas varió fuertemente con la cantidad de precipitación de los años y entre los meses de la época de lluvias. Esto es, los años con menor precipitación tendieron a presentar una mayor frecuencia de eventos de sequía, así como eventos de mayor duración, aunque esta última correlación fue sólo marginal, principalmente hacia el inicio y el final de la época de lluvias (junio y octubre, respectivamente). Esto coincide con reportes previos de una alta variación interanual en la duración, y en el comienzo y terminación de la época de lluvias en Chamela (García-Oliva *et al.*, 2002). Sin embargo, un resultado sorprendente fue que las sequías cortas fueron altamente erráticas tanto entre años como entre meses, implicando que potencialmente, en cualquier momento durante la época de lluvias las plántulas podrían experimentar condiciones de baja disponibilidad de agua. En cualquier mes de los siete años analizados, incluyendo aquellos a la mitad del período de lluvias, se detectó la presencia de al menos una sequía de duración considerable, mayor a 15 días.

La cuantificación del efecto de las sequías cortas sobre el porcentaje de humedad del suelo puede cambiar con la profundidad; normalmente, se espera que a mayor profundidad el suelo mantenga mayor humedad (Porporato *et al.*, 2002, Borchert, 1998, Solís, 1998) y, por tanto que el efecto de las sequías sea menos frecuente y duradero. En contraste, en el presente estudio se detectó lo contrario, ya que a los 10 cm de profundidad la frecuencia y duración de las sequías (cuantificado como porcentajes de humedad menor a 5%) tendieron a ser mayores que a los 5 cm. Esto puede deberse a los siguientes fenómenos: a) en los primeros 6 cm del suelo la textura en los sitios estudiados es más fina

(Cotler *et al.*, 2002) y con una mayor concentración de materia orgánica (80%). Esto se traduce en una mayor capacidad de retención de agua en la parte más superficial (García-Oliva y Mass, 1998); b) Es posible que los primeros 5 cm del suelo reciban aportes de agua que no alcancen a penetrar hasta los 10 cm, tal como el rocío (Barradas y González-Medellín, 1999) c) El matillo puede absorber o impedir la infiltración de agua a los 10 cm de profundidad, particularmente durante eventos de lluvia de baja intensidad, que son los más frecuentes en la zona.

Diferentes autores han reportado la presencia de sequías cortas durante la época de lluvias en regiones de selva baja caducifolia de (de Ita-Martínez y Barradas, 1986, en Chamela, Jalisco y Engelbrecht *et al* 2006, en Panamá). Este fenómeno también se produce en otras zonas de nuestro país como el norte de la península de Yucatán y la costa de Oaxaca (Horacio Paz comunicación personal). Aun más la presencia de estos fenómenos de sequías cortas en la época de lluvias son ampliamente conocidos en la agricultura de temporal, ya que representa fuertes riesgos para la producción. En este trabajo se demostró que la presencia de las sequías cortas sí es un fenómeno recurrente para la selva tropical seca de Chamela, en Jalisco y que en este sitio, las sequías son erráticas y no son exclusivas del comienzo de la época de lluvias, generando una paradoja; para las plantas de la selva baja caducifolia, durante la época de lluvias, cualquier momento es bueno para sufrir de sed.

6.2. Respuesta fisiológica de las especies a la desecación progresiva

El experimento de desecación progresiva del suelo sugirió que los períodos de sequía cortos, similares a aquellos que ocurren en la región de Chamela, afectan severamente el desempeño fisiológico de las plántulas, y que dicho efecto difiere entre las especies.

Con la desecación progresiva del suelo, los individuos redujeron su tasa fotosintética, su capacidad para conducir agua por el xilema y el área foliar. Para las primeras dos variables, dicho decaimiento fue acelerado al comienzo de la desecación del suelo y paulatino hacia niveles más bajos del potencial hídrico, en tanto que para la pérdida de área foliar tal dinámica fue sigmoideal, lenta al comienzo, seguida por un período de aceleramiento y finalmente lenta. Así, las respuestas más inmediatas a la desecación fueron la disminución de la conductividad hidráulica del xilema y consecuentemente la reducción en la tasa fotosintética y finalmente la disminución en el área foliar por desecación y caída de hojas. Por ejemplo, la conductividad hidráulica y consecuentemente la fotosíntesis, decayeron al menos en un 50% de sus valores nativos a potenciales hídricos de -1 a -2 MPa, en tanto que la pérdida del 50% del área foliar ocurrió entre los -2 y -3MPa, en todas las especies. La reducción del área foliar en respuesta a la sequía, como un mecanismo para reducir la pérdida de agua y evitar el riesgo de falla hidráulica y muerte parcial de tejidos o de todo el individuo entero, ha sido ampliamente documentado en plantas (Borchert, 1994, Engelbrecht y Kursar, 2003, Ichie *et al.*, 2004). En este estudio, un hallazgo interesante, fue que durante la sequía progresiva las plántulas de las especies estudiadas además fueron capaces de reducir la pérdida de agua en su tejido remanente vivo, mediante el aumento progresivo en la eficiencia de uso de agua, lo cual probablemente permitió a las plántulas mantener la ganancia de carbono durante las primeras fases de la sequía. Este mecanismo, de ajuste a la sequía progresiva en plántulas

tropicales ha sido reportado previamente para cuatro especies arbóreas en Bolivia (Slot y Poorter, 2007). En el presente estudio, este mecanismo de control alcanzó un óptimo para cada especie a diferentes potenciales hídricos del suelo. De manera notable, para todas las especies, el óptimo en la eficiencia de uso de agua precedió o coincidió con la pérdida acelerada del área foliar, sugiriendo que dicha disminución en el área foliar ocurrió cuando el tejido foliar remanente no fue capaz de controlar la pérdida de agua, vía el ajuste en la Eficiencia de Uso de Agua.

Hacia niveles de desecación más altos del suelo, al parecer, la pérdida acumulada de área foliar contribuyó a disminuir el déficit hídrico en el tejido vivo remanente, permitiendo desacelerar la tasa de decaimiento de la fotosíntesis de este tejido (Nilsen y Orcutt, 1996). Asimismo, la lenta disminución en la capacidad de conducción de agua del xilema a bajos potenciales hídricos del suelo, pudo en parte también resultar de la pérdida de área foliar. Cabe destacar, además que en principio, dicha dinámica de decaimiento de la conductividad hidráulica en forma de J invertida es esperable dado que el xilema está compuesto por vasos de distintos diámetros, y que la tensión necesaria para la cavitación de los vasos más delgados es desproporcionadamente alta (Hacke *et al.*, 2000, Sperry *et al.*, 2002, Tyree *et al.*, 2002).

De manera general, la comparación de las curvas de respuesta fisiológica a la desecación del suelo entre las especies sugieren la hipótesis de que las especies que habitan sitios relativamente secos en el bosque, tales como las crestas de los lomeríos, presentan mayor capacidad para tolerar la desecación, es decir para mantener sus actividades fisiológicas a potenciales hídricos del suelo más bajos que aquellas especies que habitan sitios relativamente húmedos, tales como los valles y lechos de arroyo. Así, C.

sclerocarpa, la especie que habita sitios más secos, y *A. farnesiana*, la especie que habita sitios tanto secos como húmedos (amplía distribución), mantuvieron porcentajes mayores de su área foliar, su actividad fotosintética y la conducción de agua en el xilema durante todo, o la mayor parte, del proceso de desecación progresiva del suelo, en comparación con *E. cyclocarpum* y *C. alliodora*, las especies que habitan sitios más húmedos en el bosque. En contraste, las especies de los hábitat más húmedos respondieron a la desecación reduciendo su área foliar más rápidamente que aquellas especies de los hábitats más secos. Esto sugiere que *E. cyclocarpum* y *C. alliodora* tendieron a evadir la desecación vía la reducción de tejido productivo, más que a tolerarla (sensu Tyree *et al.*, 2003).

Un resultado interesante fue que la sensibilidad relativa de *A. farnesiana* a la desecación con respecto a las otras especies, cambió con el nivel de desecación del suelo. Los individuos de *A. farnesiana* mantuvieron valores porcentuales de fotosíntesis y conductividad hidráulica mayores que las demás especies cuando el potencial hídrico en el suelo fue mayor a -3 y -5.2 MPa, respectivamente, pero menores desempeños porcentuales que el resto de las especies, a mayores niveles de desecación del suelo. Este resultado sugiere que en Chamela, las plántulas de *A. farnesiana* pueden tener mejor desempeño en el crecimiento bajo regímenes de sequías poco intensas, como los alcanzados por períodos menores a 5 días sin lluvia (como se puede inferir de las curvas de desecación del suelo en el campo), pero un menor desempeño que el resto de las especies en escenarios con sequías más prolongadas, con duración mayor a cinco días.

Es posible que la tolerancia a sequías de corta duración o baja intensidad sea un factor que contribuya a una amplia distribución de *A. farnesiana*, desde ambientes húmedos hasta ambientes relativamente secos en el bosque. Sólo en aquellos hábitats

extremadamente secos, como las cimas de las colinas, en los cuales la sequía generada por la falta de lluvia es especialmente severa pudieran ser limitantes para dicha especie. Por supuesto, para determinar el éxito relativo de cada especie en el gradiente hídrico del bosque, es necesario evaluar el efecto de las sequías cortas no sólo en el desempeño fisiológico, sino en la mortalidad, tanto en invernadero como en condiciones naturales.

6.3. Mortalidad de plántulas en respuesta a la desecación progresiva

En el presente estudio se comprobó que sequías cortas simuladas en invernadero, cuya intensidad y duración caen en los rangos reportados para eventos de sequía durante la época de lluvias en Chamela (10 a 30 días) provocan suficiente estrés hídrico como para causar la muerte de las plántulas de cuatro especies de árboles. El nivel de mortalidad provocado por la sequía varió fuertemente entre las especies (desde el 16% al 100%), indicando que algunas especies son poco sensibles a las sequías cortas, en tanto que otras son fuertemente afectadas. Estudios previos realizados con plántulas de bosques tropicales menos estacionales indican también que las sequías cortas pueden ser un factor importante en la mortalidad de las plántulas y que existe un amplio rango de variación entre las especies, desde 0% de mortalidad hasta el 100% en lapsos de sequía de 30 días (Markestijn y Poorter, 2007).

En la literatura se ha propuesto que el mecanismo más importante de muerte por sequía puede ser la falla hidráulica del xilema causada por cavitación de los vasos (Hacke *et al.*, 2000, Tyree *et al.*, 2003). Siguiendo esta línea, planteamos como hipótesis de trabajo, que las especies con menor tasa de mortalidad por la sequía experimental serían aquellas que ocupan los ambientes hídricos más secos en el bosque, debido a su menor vulnerabilidad a falla hidráulica del xilema. Los resultados obtenidos sin embargo no

apoyan dicha hipótesis, ya que no se detectó una relación entre la mortalidad por sequía y el hábitat que ocupan las especies, pero sí una relación entre el hábitat y la vulnerabilidad a embolismos, como se discutió en la sección anterior. Por ejemplo, después de 34 días de desecación progresiva de las macetas, la mayor mortalidad se registró en la especie más resistente a embolismos misma que ocupa los sitios más secos (*C. sclerocarpa* 100%), así como en la especie menos resistente a embolismos y que ocupa sitios húmedos en el bosque (*C. alliodora* 92%). Nuestros resultados sugieren que un atributo clave para entender la discrepancia entre los efectos de la sequía sobre la mortalidad y el desempeño fisiológico, es la rapidez con la que las plantas reducen el área foliar manteniendo la integridad del xilema de los tallos. Las especies que presentaron menor mortalidad fueron aquellas que respondieron dejando caer sus hojas más rápidamente para reducir la pérdida de agua antes del colapso del xilema, mientras que las que dejaron caer sus hojas lentamente, permitiendo la deshidratación extrema del tejido foliar y el xilema, fueron las que presentaron la mortalidad más alta.

El presente estudio sugiere además, que en escenarios de sequías tan largas como de 34 días, la sequía simulada fue lo suficientemente severa para provocar la falla hidráulica de las dos especies menos caducifolias, independientemente de su vulnerabilidad a embolismos. En la literatura se ha propuesto repetidas veces que un mecanismo de evasión al estrés hídrico puede ser una alternativa a la tolerancia del estrés hídrico, y que especies con uno u otro mecanismo pueden coexistir en hábitats relativamente secos debido a que cada estrategia involucra costos fisiológicos (Tyree y Sperry, 1989; Nielsen y Orcutt, 1996; Sperry *et al.*, 2002; Hacke *et al.*, 2000). Por un lado, las especies que evaden rápidamente a la sequía pueden tener alta supervivencia en un

amplio rango de escenarios de sequía, pero comprometiendo el crecimiento, debido al costo de reemplazar las hojas, sobre todo cuando las sequías son frecuentes. En tanto, las especies tolerantes a la sequía pueden mantener su potencial de crecimiento en un rango amplio de escenarios, pero aceptando el riesgo de mortalidad por falla hidráulica en sequías extremas. En este trabajo, la alta sensibilidad fisiológica de las especies más caducifolias, y la alta mortalidad de las especies más perennifolias ante sequías prolongadas, sugiere la presencia de dicho compromiso funcional. Un aspecto interesante en nuestro estudio, es que aun cuando cada estrategia puede ofrecer ventajas y desventajas potenciales para enfrentar las sequías cortas, la ausencia de las especies más caducifolias (escapistas) en los hábitats más secos, sugiere que la distribución de las especies en el gradiente hídrico en el bosque de Chamela puede ser debido a los efectos directos de la sequía sobre la capacidad de las plántulas para ganar carbono y competir con otras por el recurso hídrico, más que consecuencia de fallas hidráulicas masivas de los tejidos vegetales que provoquen la muerte del individuo. La comprobación de esta hipótesis y de si las especies tolerantes dominarán los sitios más secos en la selva baja caducifolia, necesita abordarse considerando un número mayor de especies, así como la evaluación de los efectos de los regímenes naturales de sequías cortas en condiciones de campo.

6.4. Proyección del efecto de las sequías cortas sobre el desempeño de las especies en el campo

Al proyectar los resultados obtenidos durante el experimento de desecación a los registros de humedad del suelo en Chamela, se corroboró que las plántulas pueden sufrir estrés hídrico severo y limitación a su crecimiento, durante una parte importante de la época de lluvias, dependiendo del año, tipo de suelo y la especie. Así por ejemplo, para la

especie más sensible a la sequía, en años secos y suelos más arcillosos con bajo contenido de materia orgánica en Chamela, las plántulas pueden sufrir estrés severo durante el 73% de toda la época de crecimiento, en tanto que para la especie más tolerante, el año más lluvioso y los suelos menos arenosos y con mayor contenido de materia orgánica, este porcentaje se reduce al 12%. Nuestras proyecciones indican que en orden jerárquico, la precipitación anual, el tipo de suelo, y en menor medida, la especie, contribuyen a la variación en el número de días con estrés severo para las plántulas. Esto implica que para las plántulas el bosque es un mosaico de oportunidades favorables o desfavorables para el reclutamiento, que varían temporal (años secos vs. húmedos) y espacialmente (suelos con baja o alta capacidad de retener y ceder agua). En este estudio se detectaron especies con diferentes estrategias para lidiar con las sequías cortas: sin embargo cabe preguntarse si la estrategia de la especie impacta su potencial para crecer durante la época de lluvias en Chamela, donde ocurren escenarios de sequías cortas. Como es esperable, la proyección del impacto negativo de las sequías cortas sobre las especies refleja en general el orden de sensibilidad de éstas a las sequías experimentales; *E. cyclocarpum*, *C. alliodora*, *A. farnesiana* y *C. sclerocarpa*. No obstante, de manera notable, se detectó evidencia de que el estrés experimentado por las especies puede cambiar entre escenarios hídricos dados por combinaciones de la precipitación anual y el tipo de suelo. Por ejemplo, en los años secos, en suelos arcillosos con bajo contenido de materia orgánica, las sequías son tan prolongadas y severas que alcanzan a provocar pérdida del 100% de fotosíntesis y de hojas, así como un nivel de embolismos severo a las plántulas de todas las especies por igual. En tanto, en años húmedos y suelos arenoso-limosos con alto contenido de materia orgánica, las sequías no son tan severas, permitiendo que las estrategias de uso de agua se

expresen en diferencias en la reducción del potencial de crecimiento. Este hallazgo es interesante, ya que sugiere que en los años y laderas con suelos benévolos para el crecimiento puede haber un éxito diferencial entre las especies de la selva baja, de acuerdo a sus estrategias de uso de agua y capacidad de crecimiento. Aún más, estas proyecciones junto con el hallazgo de la correlación entre el hábitat hídrico de las especies y su sensibilidad a las sequías cortas, sugieren que el crecimiento diferencial de las especies durante los años benévolos (aún cuando erráticos) puede dejar huella en la distribución de las especies en el gradiente hídrico. Cabe mencionar que nuestras proyecciones de la resistencia de las especies a los escenarios de variación temporal y espacial de las sequías cortas son aun parciales, pues sólo toman en cuenta el desempeño fisiológico de las plantas y no su mortalidad. Se sugiere que un análisis completo de este tipo requiere de la evaluación de la mortalidad de plántulas a lo largo de las sequías experimentales de diferente duración, aspecto que no se evaluó en este estudio.

Uno de los resultados más notables en este estudio es la proyección de que una proporción elevada de los días de la época de lluvias en un bosque estacional, en realidad no parece ser favorable para el crecimiento de las plántulas. Aquí, sería importante corroborar en campo la hipótesis que sugiere estas proyecciones. Desafortunadamente, hasta el momento, no existen datos de campo publicados que indiquen el nivel de estrés que sufren las plántulas durante las sequías cortas en los bosques secos. Algunas observaciones indican que las plántulas de ciertas especies como *Bursera spp.* pierden sus hojas en respuesta a periodos de sequía de 10 días en Chamela (Paz, comunicación personal). De cualquier manera, es importante tener en mente las condiciones que pueden exagerar o subestimar las proyecciones de sequía hechas en nuestro estudio. Por un lado,

el estrés en campo durante las sequías puede no ser tan extremo en todos los microambientes. El registro de desecación del suelo en Chamela corresponde a laderas con exposición sur, y tal escenario podría ser menos drástico en laderas con menor insolación (tales como las orientadas hacia el norte; Galicia *et al.*, 1994). Además, en campo las plántulas podrían no sufrir sequía tan extrema como la proyectada, si éstas tienen acceso a suelo más profundo con mayor contenido de agua, que el registrado a 5 y 10 cm en nuestro estudio. Para Chamela, este factor no parece ser un atenuante ya que los suelos son someros y presentan una capacidad baja de retención de agua (García *et al.* 1995; Cotler 2002) Por otra parte, las sequías simuladas en nuestro estudio en el invernadero pueden diferir de las sequías en campo. Por ejemplo, la humedad ambiental en nuestro invernadero fue menor en promedio a la registrada cerca del suelo del bosque en Chamela donde se registran humedades relativas de 70% (meses secos) y superiores al 80% (meses húmedos) (García-Oliva *et al.*, 2002), imponiendo una sequía más severa a las plantas experimentales, y por tanto exagerando el efecto negativo de la desecación progresiva del suelo en nuestro experimento. Por el contrario, la desecación del suelo simulada en el invernadero fue mucho más lenta que la desecación del suelo registrada durante las sequías cortas en Chamela, lo cual pudo haber permitido mayor tiempo de ajuste fisiológico de las plántulas experimentales, y por tanto subestimar el estrés real de las plántulas en condiciones de campo.

Entre los aspectos de este estudio pendientes por experimentar tenemos la respuesta diferencial no sólo a diferentes intensidades de desecación, sino a diferentes tiempos de rehidratación, y con una mayor cantidad de especies. Esta agenda permitiría tener un panorama más completo del impacto de los regímenes de sequías cortas en el

reclutamiento de las especies, así como de los mecanismos fisiológicos involucrados con la resistencia-recuperación a las sequías.

La caracterización de las sequías cortas durante la época de lluvias, y sus efectos sobre las especies, aporta un mayor entendimiento acerca de la dinámica y la estructura de los ecosistemas tropicales caducifolios y pueden ser una valiosa herramienta en los trabajos de restauración y conservación. Estos estudios toman actualmente mayor relevancia debido a que las sequías dentro de las épocas de lluvias tienden a incrementarse debido a los cambios climáticos a nivel mundial.

7- Conclusiones

1.- Las plántulas de las especies estudiadas en la selva baja de Chamela, Jalisco, presentan estrés hídrico durante un periodo considerable en la época de lluvias, ocasionado por las sequías cortas.

2.- La mayoría de las sequías fueron de corta duración (menores a 5 días), aunque de manera errática entre meses y entre años, ocurren sequías largas de entre 15 a 30 días de duración, tanto al comienzo, a la mitad o al final de la época de lluvias, cuya intensidad es suficiente para provocar efectos negativos severos en el desempeño fisiológico y la supervivencia de las plántulas.

3.- De acuerdo a la hipótesis planteada las especies de sitios secos son más tolerantes fisiológicamente a las sequías cortas, mientras que las especies de sitios húmedos tienen umbrales de respuesta fisiológica más bajos.

4.- Contrario a lo esperado, las especies con menor mortalidad fueron aquellas con la menor tolerancia fisiológica a la desecación. Esto se debe a que dichas especies evaden rápidamente al riesgo de muerte por falla hidráulica vía una pérdida acelerada del área foliar.

5.- La proyección de la respuesta fisiológica de las plántulas a los escenarios hídricos que ocurren en Chamela sugieren tres resultados o hipótesis principales:

- El efecto de las sequías sobre el desempeño fisiológico de las plántulas varía principalmente en función del año, el tipo de suelo y en menor medida de la especie.

- Una proporción elevada de los días de la época de lluvias en una selva seca, en realidad no parece ser favorable para el crecimiento de las plántulas.
- Las diferencias en las estrategias de uso de agua entre las especies parecen expresarse en escenarios hídricos relativamente benévolos (años más lluviosos y en los suelos menos arenosos), pero no en escenarios hídricos muy estresantes (años secos y suelos arenosos con bajo contenido de materia orgánica).

8- Literatura citada

- Baker, T.R., Swaine, M.D., Burslem, D. 2003. Variation in tropical forest growth rates: combined effects of functional group composition and resource availability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 6:21-36.
- Balvanera, P. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva caducifolia. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 235 p.
- Barradas, V.L., Fanjul, L. 1985. Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco. *Biotica*. 10: 2.
- Barradas, V.L., González- Medellín, G.1999. Dew and its effect on two heliophile understory species of a tropical dry deciduous forest in México. *International Journal of Biometeorology*. 43:1-7.
- Bonal, D., Guehl, J.M. 2001. Contrasting patterns of leaf water potential and gas exchange to drought in seedlings of tropical rain forest species. *Functional Ecology*. 15:490-496.
- Bongers, F., Poorter, L., Van Rompaey, R.S.A., Parren, M.P.E. 1999. Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire: Response Curves to a Climatic Gradient. *Journal of Vegetation Science*. 3: 371-382.
- Borchert, R. 1994. Soil stem water storage determines phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*. 75:1437-1449.
- Borchert, R. 1998. Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long term changes. *Climatic Change*. 2-3:381-393.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry Forest. *Trees*. 3:239-247.

- Borchert, R., Rivera, G., Hagnauer, W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semideciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*. 34:27-39.
- Bréda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*. 63:544-625.
- Breshears, D.D. 2008. Structure and function of woodland mosaics: consequences of patch-scale heterogeneity and connectivity along the grassland-forest continuum. En: Van Auken, O.W. (eds). *Western North American Juniperus woodlands: a dynamic vegetation type*, Springer-Verlag, Inc. Nueva York, Estados Unidos de América. Pp 58- 92.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in the south coastal region of México. *Archaeology Meteorological Geographic Bioclimatic Ser. B*. 36:297-316.
- Bullock, S.H., Solis- Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica*. 1:22-35.
- Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. 1995. *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, Cambridge, GB. Pp 439.
- Bullock, S.H. 2002. Seasonality, spatial coherence and history of precipitation in a desert region of the Baja California peninsula. *Journal of Arid Environments*. 2:169-182.
- Bunker, D.E., Carson, W.P. 2005. Drought stress and tropical forest woody seedlings: effect on community structure and composition. *Journal of Ecology*. 93:794-806.
- Campbell, C.S., Campbell, S.G., Cobos, D.R., Carter, B., Fontana, A. 2001. An improved method for creating moisture release curves in dry soils to determine mineralogical and physical properties. Decagon Devices, Inc. Estados Unidos de América.

- Canham, C.D., Kobe, R.K., Latty, E., Chazdon, R. 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedlings survival: effects on allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia*. 121: 1-11.
- Cavender-Bares, J., Wilczek, A. 2002. Integrating micro and macro evolutionary processes in community ecology. *Ecology*. 3:592-597.
- Colter, E., Will, R.E., Barron-Gafford, G.A., Teskey, R.O., Shiver, B. 2003. Biomass partitioning and growth efficiency of intensively managed *Pinus taeda* and *Pinus elliotti*. *Forest Science*. 224 - 234.
- Chapin, III S. F., Autumn, K., Pugnaire, F. 1993. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*. 142:78 - 92.
- Cheson, R., Gebauer, L.E., Schwinning, S., Huntly, N., Morgan, S.K., Wiegand, K. 2004. Resource pulses, species interactions and diversity maintenance in arid and semiarid environments. *Oecologia*. 141:236-253.
- Condit. 1998. Ecological implications of changes in drought patterns: shifts in forest composition in Panama. *Climatic Change*. 39:413-427.
- Condit, R., Aguilar, S., Hernández, A., Pérez, R., Lao, S., Angehr, G., Hubbell, S.P., Foster, R.B. 2004. Tropical forest dynamics across a rainfall gradient and the impact of an El Niño dry season. *Journal of Tropical Ecology*. 20:51-72.
- Cotler, H., Duran, E., Siebe, C. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. En: Noguera, F.A., Vega, J., García, A., Quesada, M. (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp 17-79.

- Dace, H., Sherwin, H.W., Illing, N., Farrat, J.M. 2002. Use of metabolic inhibitors to elucidate mechanisms of recovery from desiccation stress in the resurrection plant *Xerophyta humilis*. *Plant Growth Regulation*. 24: 171-177.
- Dalling, J.W y Hubbell, S.P. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Tropical Ecology*.13: 659-680.
- de Ita- Martínez, C., Barradas, V. L. 1986. El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biotica*. 4:237- 245.
- Durán, E., Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Pérez, A., Islas, A., Franco, M. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: Noguera, F.A., Vega, J., García, A., Quesada, M. (eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp 443-472.
- Engelbrecht, B. M. J. 2002. Effects of El Niño drought on survival and water relations of seedlings of the neotropical rainforest species in performance. *Plant Physiology*. 132:1439-1447.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A. 2003. Comparative drought resistance of seedlings of 28 woody species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*. 136:383-393.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A., Tyree, M.T. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*. 19:312-321.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P. 2005. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forest. *Nature*. 447:80-83.

- Engelbrecht, B.M.J., Dalling W.J., Pearson R.H.T., Wolf L.R., Gálvez A.D., Koehler T., Tyree T.T., Kursar A.T. 2006. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*. 447:80-83.
- Fitter, A., Hay, R. 2002. *Environmental physiology of plants*. Academic Press, Inc. California, Estados Unidos de América. Pp 367.
- Galicia, L. 1992. Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua en una cuenca tropical estacional mexicana. Tesis licenciatura en geografía. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional Autónoma de México. México.45p.
- Galicia L., García- Oliva F., López Blanco, J. 1994. Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana. *Investigaciones Geográficas Boletín, Instituto de Geografía*. 3:53-72.
- Galicia, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, E. A., Filips, V., García-Oliva, F. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a Tropical deciduous forest in Mexico. *Catena*. 36:153-164.
- García, E. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp 246.
- García-Oliva, F., Ezcurra, E., Galicia, L. 1991. Patterns of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler*. 3-4: 179-186.
- García-Oliva, F., Maas, J.M., Galicia, L. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosive of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific coast of México. *Journal of Applied Meteorology*. 2491-2498.

- García-Oliva, F., Maas, J.M. 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema. *Bol. Soc. Bot. México*. 62:39- 48.
- García-Oliva, F., Camou, A., Maass, M. 2002. El clima de la región central de la Costa del Pacífico mexicano. En: Noguera, F.A ., Vega, J., García, A., Quesada, M.(eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp 3-10.
- Gebauer, R.L.E., Schwinning, S., Ehleringer, J.M. 2002. Interspecific competition and resource pulse utilization in a cold desert community. *Ecology*. 9:2602-2612.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press. Cambridge, GB. Pp 243-276._
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pittermann, J. 2000. Drought experience and cavitation in six shrubs from Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*. 1:31-41.
- Huante, P., Rincón, E., Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest. *Functional Ecology*. 6:849-858.
- Huante, P., Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rate. *Oecologia*. 113:53-66.
- Ichie, I., Hiromi, T., Moneda, R., Kayima, K., Kohira, M., Ninomiya, I y Ogino, K. 2004. Short-term drought causes leaf shedding and flushing in a lowland mixed dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*. 20:697-700.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivard, B., Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*. 200:227-247.

- Khurana, E., Singh, J.S. 2000. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation*. 28:39-52.
- Kikuta, S.B., LoGullo, M.A., Nardini, A., Richter, H., Salleo, S. 1997. Ultrasound acoustic emissions from dehydrating leaves and evergreen trees. *Plant, Cell and Environment*. 20:1381-1390.
- Kolb, K.J., Sperry, J.A., Lamont, B.B. 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany*. 47: 1805-1810.
- Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G. 2002. Acclimation and adaptative responses of woody plants to environmental stresses. *Botanical Review*. 68: 270-334.
- Kramer, P.J. 1983. *Water relations of plants*. Academic Press, Inc. California, Estados Unidos de América. Pp 367.
- Larcher, W. 1983. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Inc. Nueva York, Estados Unidos de América. Pp 447.
- Loik, M.E., Breshears, D.D., Laurenroth, W.K., Belnap, J. 2004. A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: climatology and ecohydrology of the western. *Oecologia*. 141:269-289.
- Lott, E. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En: Noguera, F.A., Vega, J., García, A., Quesada, M.(eds). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp 136.
- Maass, J., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G.C., Mooney, H.A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V.J., García-Oliva, F., Martínez-Yrizar, A., Cotler, H., López-Blanco, J., Pérez Jiménez, A., Búrquez, A., Tinoco, C., Ceballos, G., Barraza, L., Ayala, R., Sarukhán J.

2005. Ecosystems services of tropical dry forests: insights from long term ecological and social research on the Pacific Coast of México. *Ecology and Society*. 10: 17.
- MacDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezzer, E.A. 2008. Mechanism of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*. 719-733.
- Markestijn, L y Poorter, L. 2007. Seedlings traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*. 40:321-331.
- Maser, O.R., Ordoñez, M.J., Dirzo, R. 1997. Carbon emissions from Mexican forest: current salvation and long terms scenarios. *Climatic Change*. 35:265-295.
- Mac Cullagh, P., Nelder, A. 1989. Generalized linear models (monographs on statistics and applied probability. Chapman y Hall/CRC. New York. Estados Unidos de América. Pp 506.
- Mac Dowell, N., Pockman W.T., Allen, C.D., Breshears D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G., Yezzer, E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New Phytologist*. 174:719-739.
- Murphy, P.G., Lugo, E.A. 1986. The ecology of tropical dry forest. *Annuals Reviews in Ecological Systematics*. 17:67-88.
- Nilsen, E., Orcutt, D.M. 1996. *Physiology of plants under stress: Abiotics factors*. John Wiley & Sons, Inc. Nueva York, Estados Unidos de América. Pp 648.

- Nobel, P.S. 1994. Root-soil responses to water pulses in dry environments. En: Caldwell, MM., Percy, RW. (Eds). Exploitation of environmental heterogeneity plants. Academic Press. Nueva York, Estados Unidos de América.
- Pineda, G. F. 2007. Morfología de plántulas en la selva seca de Chamela; divergencias entre pares congénicos especialistas a hábitats. Tesis maestría, Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.73p.
- Porporato, A., D'Odorico, P., Laio, F., Ridolfi, L., Rodríguez-Iturbe, I. 2002. Ecohydrology of water controlled ecosystems. *Advances in Water Resources*. 19:1240-1253.
- Poorter, L., Markesteijn, L. 1998. Seedlings traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*. 25: 1335-1348.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. México. Pp 432.
- Rodríguez-Iturbe, I., Porporato, A., Laio, F., Ridolfi, L. 2001. Plants in water controlled ecosystems: active role in hydrologic processes and response to water stress. *Advances in Water Resources*. 24: 695-705.
- Salati, E., Nobre, A. C. 1991. Possible climatic impacts of tropical deforestation. *Climatic Change*, 19: 177-196.
- Sandoval, A. L. 2007. Dinámica enzimática estacional asociada a Carbono, Nitrógeno y Fósforo del suelo en un ecosistema tropical seco transformado. Tesis de licenciatura. Escuela de Químico Farmacobiología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. 78 p.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E., Pérez, A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*. 169:259-271.

- Schwinning, S., Ehleringer, J.R. 2001. Water-use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*. 89:464-480.
- Sherwin, H.N., Pammenter, N.W., February, E., Vander Willigen, C., Farrant, J.M. 1998. Xylem hydraulic characteristics, water relations and wood anatomy of the resurrection plant *Myrothamnus flabellifolius* Welw. *Annals of Botany*. 81:567-575.
- Slot, M., Poorter, L. 2007. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica*. 39:683-690.
- Sobrado, M.A., Grace, J., Harris, P.G. 1991. The limits to xylem embolism recovery in *Pinus sylvestris* L. *Journal of Experimental Botany*. 43:831-836.
- Sobrado, M.A. 2003. Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats. *Trees*. 17:400-406.
- Solís, E. 1998. Características fisicoquímicas de un suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México. México. 82p.
- Sperry, J.S., Hacke, U.G., Oren, R., Comstock, J.P. 2002. Water deficit and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*. 25:251-263.
- Sussman, R.W., Rakotozafy, A. 1994. Plant diversity and structural analysis of a tropical dry forest in Southwestern Madagascar. *Biotropica*. 26:241-254.
- Toft, C.A., Elliot-Fisk, D.L. 2000. Patterns of vegetation along a spatiotemporal gradient on shoreline strands of a desert basin lake. *Plant Ecology*. 158:21-39.
- Tyree, M.T., Sperry, J.S. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*. 40:19-38.

- Tyree, M.T., Ewers, W.F. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*. 3:345-360.
- Tyree, M.T., Davis, S.D., Cochard, H. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction. *IAWA Journal*, 15: 355-360.
- Tyree, M.T., Engelbert, B., Vargas, G., Kursar, T. 2002. Drought until deaths do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest tree seedling, *Licania platypus* (hemsl) Fritsch. *Journal of Experimental Botany*. 53: 2239-2247.
- Tyree, M.T., Engelbert, B., Vargas, G., Kursar, T. 2003. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*. 132: 1439-1447.
- Van Den Driessche, R. 1997. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid polar. *Tree Physiology*. 10: 647-654.
- Veenendaal, E.M., Swaine, M.D. 1988. Differences in plant and soil water relations in and around a forest gap in West Africa during the dry season may influence seedling establishment and survival. *Journal of Ecology*. 83:83-90.
- Whigham, D.F., Zugastay, T.P., Cabrera-Cano, E., O'Neill, J., Ley, E.1990 The effect of annual variation in precipitation growth and litter production in a tropical dry forest in the Yucatan of México. *Tropical Ecology*.31:23-34.
- Zarco, A. E. 1994. Influencia del patrón de lluvias en la humedad del suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis licenciatura en Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad Nacional Autónoma de México. México.89 p.

9.- Anexo

9.1. Técnicas de medición.

-Conductancia estomática. Se midió en dos hojas recién emergidas, y completamente expandidas de cuatro plántulas por especie, utilizando un analizador de gases infrarrojo LICOR 6400, y realizando las medidas durante un día despejado entre 9:00 y 10:00 hrs.

-Conductividad hidráulica del tallo. Se midió la conductividad del tallo sin hojas en 5 individuos (cortado bajo el agua) utilizando el aparato modificado de Kolb y Sperry (1996). Este sistema consistió en una bomba de succión, un sistema de tuberías donde se insertó el tallo y se hizo pasar el líquido, tanques abastecedores de líquido y una balanza analítica. La técnica consistió en hacer fluir una solución a través de un segmento de tallo con un gradiente de presión, establecido por la diferencia de alturas de uno de los tanques abastecedores y la aplicación de una fuerza de presión posterior. A cada tallo se le aplicó una serie de presiones de succión y se cuantificaron los flujos respectivos. La conductividad hidráulica se estimó como la pendiente del flujo contra la presión ejercida.

-Contenido de agua del suelo (volumen). Se midió diariamente la humedad del suelo en las macetas a 10 y 20 cm de profundidad para 10 individuos por especie usando un medidor portátil de humedad del suelo de bayonetas TDR-100 marca Spectrum.

-Curvas de liberación de agua: Se graficaron los valores de potencial hídrico del suelo de diferentes muestras con valores de humedad conocidos. Los valores de potencial hídrico de los suelos se midieron utilizando un potenciómetro de punto de condensación WP4 marca Decagon, Decagon Devices, INC.

-Potencial hídrico de la hoja. El potencial hídrico se midió en hojas jóvenes a dos horas del día: 4:00 (máximo potencial en el día) y 13:00 (mínimo potencial en el día). En cada hora se muestrearon cuatro individuos tomando una hoja por planta. El potencial hídrico se midió utilizando una bomba de presión de Scholander marca PMS Instruments Co, portátil.

9.2. Gráficos

Sensibilidad fisiologica a la desecación					
Especie	Hábitat	Tasa fotosintética=0	100% marchitamiento	Perdida del 85% de K _{hoja}	EUA max
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	++++	-7.5	-4.1	-7.5	-3.1
<i>Acacia farnesiana</i>	+++	-5.5	-4.7*	-5.2	-2.8
<i>Cordia alliodora</i>	++	-4.5	-3.3	ND	-0.85
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	+	-4.5	-3.7	-4.5	-1.7

Cuadro 4. Preferencia de hábitat hídrico y la sensibilidad a la desecación para cuatro especies de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. Los valores corresponden al potencial hídrico del suelo al cual se alcanzan los parámetros arriba mencionados. El nivel de limitación hídrico en cada hábitat se indica con el símbolo "+". Abreviaturas: **khoja**: conductancia hidráulica del tallo por unidad de área foliar, **EUA max**: eficiencia de uso de agua máxima.