



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

ECOLOGÍA

**MECANISMOS DE RESISTENCIA A LA SEQUÍA EN PLÁNTULAS DE ÁRBOLES DE
LA SELVA SECA**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

FERNANDO PINEDA GARCÍA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HORACIO PAZ ARMANDO HERNÁNDEZ

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

COMITÉ TUTOR: DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

MÉXICO, D.F.

ENERO, 2013



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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 31 de julio del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno PINEDA GARCÍA FERNANDO con número de cuenta 505016799, con la tesis titulada: "Mecanismos de resistencia a la sequía en plántulas de árboles de la selva seca", bajo la dirección del Dr. Horacio Armando Paz Hernández.

Presidente:	Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Vocal:	Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado
Secretario:	Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren
Suplente:	Dra. Julieta Benítez Malvido
Suplente:	Dr. Guillermo Ibarra Manríquez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 07 de enero del 2013.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP, UNAM).

Al CONACYT por la beca otorgada (165022) para cursar los estudios de posgrado.

Al CONACYT (COI-47712 y COI-51043) y al PAPIIT-UNAM (IN-228905 y IN-208012) por el financiamiento otorgado para la realización de este proyecto de investigación

A los miembros del Comité Tutor por sus valiosas aportaciones que contribuyeron al desarrollo y mejoría del proyecto de investigación: Dr. Horacio Paz Hernández, Dra. Clara Tinoco Ojanguren y Dr. Erick de la Barrera Montppellier.

AGRADECIMIENTOS

Este documento representa un producto final que contó con la participación de varios actores, tanto a nivel académico como administrativo, lo cual facilitó el buen desarrollo de la investigación y su culminación en buenos términos. A todas y cada una de esas personas les agradezco rotundamente por su participación en mi formación y en el proyecto.

Al Dr. Horacio Paz por guiarme durante el proceso de formación académica a lo largo de todos estos años. Siempre tuviste el tiempo y la disposición de trabajar, de igual forma fomentaste el desarrollo e intercambio de ideas, por lo cual siempre te estaré agradecido. De la misma forma en el ámbito personal también conté con tu ayuda. Gracias por todo amigo.

A los miembros del comité de jurado Dras. Alma Orozco, Teresa Terrazas, Clara Tinoco y Julieta Benítez y al Dr. Guillermo Ibarra porque sus aportaciones contribuyeron a la mejora del documento final.

Durante el desarrollo de la investigación conté con la valiosa participación de un grupo de colaboradores que sin su ayuda el proyecto no se hubiera completado, especialmente agradezco a mis fieles compañeras de batalla, María Celina Lemus y Edith Valdez Campos, además de Arlett Ricaño Rocha, Nubia Medina y Edgar Ismael Olvera, gracias por acompañarme durante las largas y extenuantes jornadas de trabajo.

A los Dres. Guillermo Ángeles y Jorge López Portillo, gracias por el intercambio desinteresado de ideas además de las técnicas sobre anatomía del xilema e hidráulica. También agradezco al Dr. Rodrigo Méndez Alonzo por sus aportaciones en el trabajo de investigación. Agradezco especialmente al Dr. Frederick Meinzer por sus enseñanzas y disposición de trabajo, además de haberme albergado en su laboratorio.

Al Dr. Jorge Vega y a todo el personal de la Estación de Biología Chamela por el apoyo brindado durante el trabajo de campo. Agradezco a Gustavo y Abel Verduzco por la ayuda en la colecta de semillas.

A la Lic. Dolores Rodríguez Guzmán por su ayuda constante en los trámites del posgrado y por su enorme paciencia. Dolores eres una pieza fundamental en este proyecto, muchas gracias por facilitar el proceso. Al personal del posgrado, Lic. Lilia Espinoza, Dr. Armando Rodríguez, Lic. Alejandro Rebolledo, Lic. Lilia Jiménez, Lic. María de Jesús, gracias a ustedes está maquinaria se mantiene andando con paso firme.

A la Lic. Claudia Sánchez y a su equipo de trabajo, que siempre de una manera eficiente y cordial facilitaron los trámites en la administración del CIEco. Al M.T.I. Heberto Ferreira Medina y a los Ings. Alberto Valencia García y Atzimba López Maldonado por su ayuda en el área de telecomunicaciones, cómputo y biblioteca. Al M.C. Juan Martínez Cruz y al Dr. Santiago Arizaga Pérez y a todo el personal del área de jardín botánico por su constante apoyo en el invernadero. Al M.C. Jorge Rodríguez por su ayuda en la logística de campo.

Agradezco profundamente el apoyo incondicional de mi familia, en su conjunto han sido un motor de inspiración que impulsó mi desarrollo académico. A mis queridos padres Garibaldi Pineda y Rosa María García, y a mis hermanos Toño, Gari y Rosi y a los nuevos miembros Azucena, Cristian y Marce. A mi esposa y compañera de vida Michelle, que siempre a mi lado ha ido recorriendo este largo camino académico, gracias por tu paciencia y comprensión.

Agradezco al resto de la familia Paz Zarate, Ivonne y Emilio, gracias por recibirme y siempre hacerme sentir bienvenido, además por su apoyo paciente durante las jornadas extendidas de trabajo dentro de su hogar.

A mis compañeros y amigos del laboratorio y del CIEco que con su compañía hicieron el paso de las horas más amenas; María Celina Lemus, Arlett Ricaño, Toño Sierra, Luisa Fernanda, Edgar Olvera, Hermelinda Salinas, Roberto Sayago, Milena Gelviz, María Elena Paramo, Ma. Alejandra Gonzáles, Susana Maza, Ana Lidia Sandoval, Francisco Mora, Pauloc Carbajal, Juan Carlos Hernández, Felipe Arreola, Jesús Llanderal, Selene Ramos y Beatriz Fuentealba.

ÍNDICE

RESUMEN	-----1
CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	-----6
CAPITULO II. MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL DIFFERENTIATION OF SEEDLINGS BETWEEN DRY AND WET HABITATS IN A TROPICAL DRY FOREST	-----12
CAPITULO III. DROUGHT RESISTANCE IN EARLY AND LATE SECONDARY SUCCESSIONAL SPECIES FROM A TROPICAL DRY FOREST: THE INTERPLAY BETWEEN XYLEM RESISTANCE TO EMBOLISM, SAPWOOD WATER STORAGE AND LEAF SHEDDING	----25
CAPITULO IV. ESTRATEGIAS DE USO DE AGUA EN LA SUCESIÓN SECUNDARIA DEL BOSQUE TROPICAL SECO: DIFERENCIACIÓN A LO LARGO DE LA DISYUNTIVA ENTRE EXPLOTACIÓN DE AGUA Y TOLERANCIA A LA SEQUÍA EN PLANTAS LEÑOSAS	-----40
CAPITULO V. DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	-----71
LITERATURA CITADA	-----78

RESUMEN

Para las selvas secas se ha propuesto que la disponibilidad de agua es un factor clave que determina los ciclos biológicos, así como la distribución de las especies de plantas. Se ha detectado una gran variación temporal y espacial en la disponibilidad de este recurso que parece determinar las estrategias de vida de las diferentes especies. La pérdida de hojas en las plantas con el inicio de la temporada seca es la respuesta más documentada entre las especies de esta comunidad. Sin embargo, son poco conocidos otros mecanismos de resistencia a la sequía a nivel de plántulas, y que contribuyan a la explicación de la distribución de las especies en las selvas secas. Por lo tanto, en el presente estudio se registraron las estrategias funcionales de uso de agua y los mecanismos de resistencia a la sequía en plántulas de árboles que difieren en su distribución a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en la selva seca. Además se exploraron qué disyuntivas funcionales entre pares de atributos contribuyen a la diferenciación de estrategias de uso de recursos entre las especies. Estas preguntas fueron probadas con plántulas cultivadas durante un año en un invernadero de condiciones controladas, y a las cuales se les varió experimentalmente el nivel de riego en la maceta para simular las condiciones de humedad en el suelo registradas en la selva seca de la región de Chamela, Jalisco. En el primer estudio de la tesis (Capítulo II) se exploró si la preferencia de hábitat de las especies a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en el suelo dentro del bosque maduro está determinada por sus características morfológicas y fisiológicas. Se hizo un estudio comparativo de 12 atributos morfo-fisiológicos entre 10 pares de especies. Dentro de cada par, una especie se distribuye en las cimas secas de las cuencas (hábitats secos) y la otra especie se encuentra cerca de los arroyos (hábitats húmedos). En particular, se predijo que, en comparación a las especies de hábitats húmedos, las de hábitats secos tendrían una estrategia de tolerancia al estrés hídrico. En contra de la predicción, se encontró que las especies de sitios secos tienen mayor capacidad de explotación de recursos, ya que tuvieron altas tasas de asimilación de carbono, más superficies foliares y una mayor capacidad de conducción de agua en el tallo y fueron menos eficientes en el uso de agua. Además, éstas mantienen sus hojas a pesar de los niveles altos de desecación en el suelo.

Adicionalmente, se encontró que la diferenciación fue guiada por la disyuntiva almacenaje de agua en tallos - seguridad hidráulica (densidad del tallo). En conclusión, el presente estudio sugiere que disyuntivas fundamentales guían la diferenciación en las estrategias de uso de agua entre las especies del bosque tropical seco. En el segundo estudio (Capítulo III) se caracterizaron los mecanismos de resistencia a la sequía entre especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria, y si durante la sucesión secundaria se expresan gradientes de riesgo de sequía que determinen la diferenciación funcional de las especies. Se detectó que los sitios tempranos de la sucesión fueron más calientes y secos que los del bosque maduro. Sin embargo, las especies tempranas y tardías no difirieron en su respuesta a la sequía experimental del suelo. Éstas últimas resisten la sequía a través de dos mecanismos independientes: una alta resistencia del xilema a la formación de embolismos o el uso de reservas de agua en su tallo. Una alta capacidad de almacenaje de agua en el tallo retrasó los efectos de la sequía del suelo y contribuyó al mantenimiento del estatus hídrico de la planta. Los resultados sugieren que el desempeño de las especies bajo sequía del suelo está dado no solamente por la resistencia del xilema a la formación de embolismos sino también por la capacidad de almacenar agua en sus tejidos. Finalmente, en el último estudio (Capítulo IV), basados en los gradientes de riesgo de sequía a largo de la sucesión secundaria, se probó, con atributos fisiológicos, si la disyuntiva entre capacidad de explotar recursos y de tolerar la sequía opera entre las especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria del bosque seco. Se encontró evidencia de esta disyuntiva funcional, en particular las especies con una estrategia de mayor capacidad de explotación de recursos se definieron por tener alta eficiencia hidráulica y altas tasas de crecimiento, lo cual se asoció a vasos de mayor diámetro, grandes almacenes de agua en sus tallos y mayores superficies de captura de carbono, además fueron las menos tolerantes al déficit hídrico de la planta. Por otro lado, las especies con una estrategia de tolerancia mantienen sus funciones fisiológicas a niveles elevados de déficit hídrico, lo cual estuvo asociado a tejidos densos, tanto en sus hojas, como en el tallo y raíces. En conclusión, se detectó que la disyuntiva tolerancia a la sequía– explotación de recursos opera entre las especies del bosque tropical seco, no obstante, las especies tempranas y tardías no difieren en su

respuesta funcional respecto de esta disyuntiva.

ABSTRACT

At tropical dry forest the water availability is a key factor that influences biological cycles as well the distribution of plant species. Major temporal and spatial variation of water availability has been detected that apparently directs the life strategy for different species. The leaf shedding at the beginning of the dry season, it's one of the most documented response among the species from this tropical community. However, other mechanisms of water stress resistance and whether they explain the distribution of the species at the forest are issues still poorly explored. Therefore, in this study we explored the water use strategies and the mechanism of water stress resistance in seedling from trees that differ in their distribution along soil water availability gradients at the dry forest. At the same time we tested which are the trade-offs that guide the differentiation of the species water use strategy. These questions were tested with seedlings that were grown at a greenhouse of controlled conditions, during which we experimentally varied the water level at the pots to simulate the soil water availability detected at the dry forest from Chamela, Jalisco. In the first study of the dissertation (Chapter II) we searched if morphological and physiological traits influence the habitat preferences of species that differ in their distribution along soil water gradients within the mature forest. We compared 12 morpho-physiological traits from 10 pair of species. Within each pair, one species is located at the top of the basins (dry habitat) and the other species is found at the bottom, near the arroyos (wet habitat). Particularly, we predicted that compared to wet habitat species, the dry habitat species will have a higher tolerance to water stress. Nevertheless, dry habitat species had a higher resource exploitation capacity owed to a higher carbon assimilation rate, more leaf area and higher stem hydraulic conductivity, and lower water use efficiency. At the same time, this group of species retained the leaves in spite of high levels of soil desiccation. Additionally, we found that the species differentiation was guided by the water storage in stem – hydraulic safety (stem density) trade-off. In conclusion, this study suggests that fundamental trade-offs guide the differentiation in the water use strategy of the tropical dry forest species. At the second study (Chapter III) we characterized the mechanisms of

water stress resistance between early and late successional species, and the gradients of soil drought risk along the secondary succession that might influence the species functional differentiation. First, we detected that early successional sites were hotter and drier than mature forest. Nonetheless, there were no differences in the resistance to experimental soil drought between early and late successional species. The late one's resisted soil drought through to independent mechanisms: a highly resistant xylem to embolism formation or through the use of water stored at the stem. A high water storage capacity at the stem delayed the soil drought effects and maintained the plant water status. This result suggests that the species performance during soil drought is not only conceded by the xylem resistant to embolisms but also by the high water storage capacity at the stem. Finally, in the last study (Chapter IV), based on the soil water gradients detected at the secondary succession, we tested through physiological traits, whether the resource exploitation capacity vs. tolerance to drought trade-off guides the differentiation between the late and early successional species. Our results evidenced the trade-off; particularly species with a resource exploitation capacity had high hydraulic efficiency and growth rate, which was associated with larger diameter vessels, a high water storage capacity and a larger leaf area, at the same time this group of species were very sensitive to the plant water deficit. On the other side, tolerant species maintained their physiological functions at higher levels of water deficit, which was associated with dense stem, leaves and roots. Overall, even when the resource exploitation – drought tolerance trade-off guide the differentiation at the tropical dry forest, the early and late successional species did not differ in their functional strategy.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Uno de los objetivos centrales de la ecología funcional es buscar una explicación a la variación en el desempeño o la distribución de las especies bajo ciertos ambientes (Calow 1987; Keddy 1992). Los estudios de esta rama de la ecología comparan especies a nivel de sus atributos fisiológicos y morfológicos. Sin embargo, el grueso de los estudios ha centrado sus comparaciones en atributos morfológicos, de fácil medición y poco costosos, ya que se pueden replicar para un gran número de especies (Cornelissen et al. 2003). La ventaja de estos atributos radica en que han sido relacionados con una o varias funciones en la fisiología de la planta (Cornelissen et al. 2003) y que pueden influir el desempeño de las especies. Por otro lado, mediante la obtención de un conjunto de atributos morfológicos y fisiológicos de los distintos componentes de la planta (raíz, tallo y hojas), es posible establecer la estrategia general de uso de recursos, la cual describe la capacidad que tienen las especies para adquirir y movilizar recursos (Freschet et al. 2010). Entre los distintos estudios de ecología funcional, el interés se ha concentrado en entender cuáles son los factores ambientales que influyen en el establecimiento de estadios jóvenes de las plantas (de aquí en adelante se usará el termino plántula para referirse a los estadios jóvenes de exactamente un año de edad, aunque en el presente estudio estrictamente no se trabajó con plántulas). Se considera que esta fase de la ontogenia de las plantas es una de la más vulnerables, debido a que tienen estructuras poco desarrolladas, con una limitada capacidad para la captación de recursos y que son poco resistentes a las presiones del medio ambiente (Kitajima & Fenner 2000).

Durante el desarrollo de esta disciplina se han hecho avances significativos del papel que juega la disponibilidad de luz en el establecimiento de las plántulas, logrando descifrar la relación entre los grupos funcionales de plantas y los gradientes de disponibilidad de este recurso que especialmente tiene alta variación en los bosques húmedos (p. ej. Valladares & Niinemets, 2008). Recientemente, en esta comunidad vegetal se han hecho avances interesantes en el entendimiento de las estrategias funcionales relacionadas con la resistencia a la sequía en plántulas y su relación con la distribución de las especies dentro y entre comunidades (Paz 2003; Tyree et al. 2003; Engelbrecht & Kursar

2003; Engelbrecht et al. 2005, 2007; Slot & Poorter 2007). Sin embargo, los estudios que exploran las estrategias funcionales del uso de agua aún son escasos, particularmente para las comunidades tropicales con bajos niveles de precipitación y con una marcada estacionalidad de este factor ambiental.

Las plantas que viven en áreas en las que se experimenta estrés hídrico provocado por la limitación del agua exhiben una serie de características morfológicas y fisiológicas, que les permiten sobrevivir bajo estas condiciones (Nilsen & Orcutt 1996). Este conjunto de mecanismos puede ser dividido en dos grandes estrategias: evitar o tolerar la desecación (Kramer 1983; Nilsen & Orcutt 1996; Tyree et al. 2003). En el primer grupo las plantas mantienen su estatus hídrico en periodos con limitación de agua, mediante atributos que les permiten incrementar la capacidad de absorción de agua o reducir su pérdida. Algunos ejemplos de esta estrategia son presentar un sistema radical a mayor profundidad del suelo, almacenamiento de agua en tallos y raíces, y una reducción parcial o total (hábito caducifolio) del área foliar (Tyree et al. 2003). Por otro lado, la tolerancia a la desecación involucra características que permiten a la planta continuar funcionando a pesar de niveles altos de sequía en el suelo y de déficit hídrico de la planta (Tyree et al. 2003). La resistencia del xilema a la cavitación, fenómeno que describe la sensibilidad del xilema a desarrollar embolismos y que en consecuencia el transporte de agua se interrumpa, ha sido considerado el mecanismo más importante que determina la tolerancia de las especies a la desecación. En general, se ha detectado una amplia variación de este atributo dentro (Tyree et al. 2003; Markesteijn et al. 2011; Jacobsen et al. 2007; Pratt et al. 2007; Méndez-Alonzo et al. 2012) y entre comunidades vegetales, y además se ha detectado una mayor resistencia del xilema a la cavitación en especies de zonas con reducida precipitación (Kavanagh et al. 1999; Engelbrecht et al. 2000; Tyree et al. 2003; Maherali et al. 2004). Sin embargo, es poco conocida la importancia de otros mecanismos de resistencia a la desecación, en especial los que tienen que ver con evitar la desecación, y cuál es su contribución para entender la distribución de las especies en las comunidades vegetales.

Para las selvas tropicales secas se ha propuesto que la disponibilidad de agua es un factor clave que determina los ciclos biológicos de la comunidad como lo son el ciclo de nutrientes y la producción de biomasa, así como la distribución de las especies de plantas (Borchert 1994; Balvanera et al. 2002). Además se ha detectado una gran variación temporal y espacial en la disponibilidad de este recurso que parece determinar las estrategias de vida de las diferentes especies de árboles. Por un lado, existe variación anual determinada por una estación de lluvias y de secas muy marcada, cuya duración e intensidad cambia de manera errática entre años (García-Oliva et al. 1991). Por otro lado, durante la temporada de lluvias, el patrón de precipitación es también un tanto aleatorio, lo que trae como consecuencia la presencia de periodos cortos de sequía (García-Oliva et al. 1991; García-Oliva et al. 2002; Paramo-Pérez 2009).

Además, la disponibilidad de agua del suelo en el paisaje es muy heterogénea debido a una gran complejidad topográfica, ya que las distintas áreas en el paisaje están sujetas a diferente exposición a la radiación solar (Galicia et al. 1999). Las cimas de las cuencas están sujetas a mayor radiación solar y por lo tanto presentan un microambiente con baja disponibilidad de agua en el suelo, con más evaporación y más drenaje, y pueden experimentar sequía con más frecuencia, amplificando los efectos de la variación temporal en el agua (Galicia et al. 1999). En contraste, las partes bajas de las cuencas tienen más disponibilidad de agua en el suelo, debido a los aportes de agua por la escorrentía y a que están protegidos de la radiación solar. Además, un eje más de variación espacial del agua está determinado por el uso antropogénico de la vegetación. Durante las actividades agropecuarias una práctica común es remover la cobertura vegetal natural y puede existir, después de un uso prolongado, degradación del suelo; en consecuencia, los sitios abiertos presentan elevada radiación solar, baja disponibilidad de agua en el suelo y alto riesgo de desecación (Hasselquist et al. 2010; Lebrija et al. 2010). A su vez, cuando el manejo cesa y los sitios son abandonados, con el tiempo ocurre la recuperación de atributos estructurales de la vegetación. Esto genera variación en las condiciones ambientales a lo largo de la

sucesión secundaria, y en ocasiones las condiciones ambientales se vuelven más similares a las condiciones del bosque maduro (Hasselquist et al. 2010; Lebrija et al. 2010).

En las selvas secas las plántulas, siendo especialmente vulnerables (Miller & Kauffman 1998), tienen que lidiar entre maximizar la captura de recursos en un periodo tan corto de disponibilidad de recursos y resistir la desecación durante los recurrentes periodos cortos de sequía que se producen en la época lluviosa. A su vez, al inicio de la temporada de sequía requieren de un buen ajuste de la caducidad de sus hojas en respuesta a la desecación del suelo, para evitar desbalances hídricos. En adultos la respuesta de escape más generalizada a la estación seca es la caducidad de sus hojas, registrándose una amplia variación entre las especies (Bullock & Solis-Magallanes 1990). También en adultos se ha determinado la relación que tienen los atributos del xilema con el grado de caducidad foliar entre distintas especies y la distribución de éstas a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en el suelo (Borchert 1994; Mendez-Alonzo et al. 2012). En plántulas se han explorado los atributos relacionados con la tasa de crecimiento y cómo estos cambian con distintos niveles de nutrientes y de luz (Huante et al. 1995; Huante & Rincón 1998). No obstante, la variación en las estrategias funcionales y los mecanismos relacionados con la resistencia a la sequía han sido poco explorados en esta etapa de la ontogenia de la planta (Markesteyn & Poorter 2009; Markesteyn et al. 2011). Además, se desconoce cuáles son las disyuntivas funcionales que operan en el bosque tropical seco y el papel que juegan en la distribución de especies en el paisaje, y por ende, en la estructuración de las comunidades. Por esta razón, es importante establecer las estrategias que las plántulas desarrollan con base en los atributos morfo-funcionales y explorar su variación como respuesta a las presiones ambientales que se experimentan en este tipo de vegetación. Adicionalmente, se requiere una mayor comprensión de los mecanismos de resistencia a la sequía de las plántulas, ya que son aspectos claves que determinan la supervivencia y crecimiento de las especies. Estos puntos resultan críticos, considerando que los bosques tropicales secos están sujetos a una elevada tasa de transformación (Griscom & Ashton 2011) y a que se predice, bajo los modelos de cambio

climático, una alta alteración en los regímenes de precipitación para México (Liverman & O'Brien 1991).

En el presente estudio se tiene como objetivos centrales explorar cuáles son las estrategias funcionales de uso de agua y los mecanismos de resistencia a la sequía en plántulas de árboles de la selva seca. Además se busca entender cómo se relacionan estos con la caducidad de las hojas como respuesta a la sequía. Particularmente, en la primera parte de esta investigación (Capítulo II) se muestra cómo la distribución de las especies a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en el suelo, dentro del bosque maduro, está determinada por sus características morfológicas y fisiológicas, y cuáles son las disyuntivas funcionales que guían la diferenciación de las especies. En el segundo estudio (Capítulo III) se inquieren, experimentalmente, los distintos mecanismos de resistencia a la sequía entre especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria. Paralelamente, se presenta una caracterización del microambiente que una plántula puede experimentar a lo largo de la sucesión secundaria. Por último, en el Capítulo IV, se demuestra la presencia de la disyuntiva funcional entre la capacidad de explotar recursos y de tolerancia fisiológica al déficit hídrico de la planta, qué atributos morfológicos están más relacionados con la disyuntiva, y el papel que juega ésta en la diferenciación de las especies de la sucesión secundaria.

CAPITULO II

**MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL
DIFFERENTIATION OF SEEDLINGS BETWEEN DRY
AND WET HABITATS IN A TROPICAL DRY FOREST**

Pineda-García F., Paz H. & Tinoco Ojanguren C.

Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest

FERNANDO PINEDA-GARCÍA¹, HORACIO PAZ¹ & CLARA TINOCO-OJANGUREN²

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Campus Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, C.P. 58190, Morelia, Michoacán, Mexico and ²Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 1354, Hermosillo, Sonora, C.P. 83000, México

ABSTRACT

A common observation in tropical dry forests is the habitat preference of tree species along spatial soil water gradients. This pattern of habitat partitioning might be a result of species differentiation in their strategy for using water, along with competing functions such as maximizing water exploitation and tolerating soil water stress. We tested whether species from drier soil conditions exhibited a tolerance strategy compared with that of wet-habitat species. In a comparison of 12 morphophysiological traits in seedlings of 10 closely related dry and wet-habitat species pairs, we explored what trade-offs guide differentiation between habitats and species. Contrary to our expectations, dry-habitat species showed mostly traits associated with an exploitation strategy (higher carbon assimilation capacity, specific leaf area and leaf-specific conductivity and lower water-use efficiency). Strikingly, dry-habitat species tended to retain their leaves longer during drought. Additionally, we detected multiple strategies to live within each habitat, in part due to variation of strategies among lineages, as well as functional differentiation along the water storage capacity–stem density (xylem safety) trade-off. Our results suggest that fundamental trade-offs guide functional niche differentiation among tree species expressed both within and between soil water habitats in a tropical dry forest.

Key-words: functional niche partitioning; functional trade-offs; leaf retention; stem density; tropical dry forest seedlings; water storage capacity; water-use efficiency.

INTRODUCTION

Plant economy is defined by trade-offs to fulfil different requirements using limited resources. Multiple trade-offs may determine multiple ways of using resources among species, enabling species' coexistence (Tilman 1982; Bazzaz 1991). According to this view, communities may be composed of species with a high degree of differentiation in the

use of resource gradients. The resource-use strategy for each species can be established based on morphophysiological and ecological traits that affect plant growth and survival. These strategies may differ among abiotic environments (Grime 2001). Plant species adapted to poor resource habitats will employ a stress-tolerance strategy, which is frequently associated with traits that confer to species a reduced ability of resource acquisition and also a higher conservation capacity. In contrast, plant species adapted to environments with no resource limitation will exhibit an exploitation–competition strategy, which involves a higher growth rate and traits that provide for a maximization of resource acquisition but that are metabolically expensive and/or offer low levels of tissue defence (Grime 1977; Chapin, Autumn & Pugnaire 1993; Aerts 1999; Reich *et al.* 2003; Angert *et al.* 2009). For example, at the leaf level, conservative strategies are reflected by low photosynthetic rates but high leaf lifespan and low specific leaf area (SLA), whereas exploitation strategies are reflected by the opposite suites of traits (Reich *et al.* 1999; Wright *et al.* 2005). Species vary continuously along these extreme strategies (referred to as the fast–slow continuum), both between and within communities, representing conflicting solutions to deal with different levels of resources (Aerts 1999; Grime 2001; Reich *et al.* 2003; Wright *et al.* 2007).

Recently, researchers have shown an increased interest in species differentiation along water gradients in tropical forests, especially among seedlings, which represent a stage particularly sensitive to drought (Tyree *et al.* 2003). Several studies have reported that species distribution and components of their functional strategies respond to water gradients between wet and dry communities (Engelbrecht *et al.* 2007; Markesteijn & Poorter 2009), but limited effort has been devoted to documenting the fit of species functional strategies and spatial gradients within communities (Comita & Engelbrecht 2009) particularly for dry forests. Tropical species exhibit considerable variation in resistance to drought (Engelbrecht & Kursar 2003; Poorter & Markesteijn 2008), and several potential trade-offs between traits have been detected (e.g. xylem conducting capacity versus vulnerability to cavitation, Santiago *et al.* 2004a;

Correspondence: H. Paz. Fax: +52 443 322 27 19; e-mail: hpaz@cieco.unam.mx

Markesteijn *et al.* 2010), but how these responses are linked to species distributions is an ongoing research question.

In the tropical dry forest, water availability is a key factor determining various ecological processes (Murphy & Lugo 1986; Bullock & Solis-Magallanes 1990; Borchert 1994). In this ecosystem, plants are at risk of desiccation because of a marked dry season, the erratic occurrence of dry spells during the rainy season and the spatial variation in water availability dictated by topography (Murphy & Lugo 1986; García-Oliva, Ezcurra & Galicia 1991; Borchert 1994; Páramo-Pérez 2009). In this community, the generalized strategy to cope with water stress during the dry episodes is escaping (leaf deciduous habit), and considerable variation in the onset of this response among species has been detected for adult stages (Bullock & Solis-Magallanes 1990; Borchert 1994; Méndez-Alonzo *et al.* unpublished data), and among seedlings (Pineda-García, unpublished results). However, how resource-use strategies relate to the speed of escape and whether plant strategies exhibit spatial variation related to drought risk dictated by topography remain open questions particularly at the seedling stage. Most studies on this topic have either compared gross classes of species phenological responses, such as deciduous, brevi-deciduous and evergreen (e.g. Brodribb, Holbrook & Gutierrez 2002; Brodribb & Holbrook 2003; Franco *et al.* 2005) instead of the continuous trait, or compared sets of species without taking habitat preference into account (e.g. Markesteijn & Poorter 2009).

In dry, seasonal tropical communities, a short rainy season may impose a strong selection to speed up growth rates and, thus, rates of resource acquisition. In this case, the ability to exploit resources at fast rates may play a central role in plant strategies for growth and survival (Murphy & Lugo 1986). The absence of a severe light limitation in the understorey, compared with the wet forests, may contribute to this fast-growth equation, indicating the need to emphasize species exploitation abilities, in addition to drought resistance (Poorter 2009). However, how opportunistic strategies to speed up growth during favourable periods couple with strategies to survive dry spells during the wet season is not well understood and requires the finding of key trade-offs between traits affecting both the capacity to deal with drought and to acquire resources during wet periods. For example, theory predicts a low likelihood of species exhibiting both opportunistic strategies during wet episodes and tolerant strategies during dry episodes because high growth rates require high xylem conductivity with concomitant high vulnerability to cavitation. In this case, fast acquisition strategies during the wet period may be coupled either with highly deciduous-escaping strategies to deal with drought (Eamus *et al.* 1999; Santiago *et al.* 2004b), or with drought-delaying strategies, through the use of stem or root water storages (Holbrook 1995; Goldstein *et al.* 1998).

In Mexico, tropical dry forest along the Pacific coast develops on hilly landscapes where drought risk gradients for plants exist, ranging from low risk in wet valleys to exposed hilltops where run-off and wind exposure augment

the potential risk of desiccation both during the dry and wet seasons (Galicia *et al.* 1999). Similar to other tropical dry forests, in this forest, the presence of genera with several coexisting species is commonly observed. The finding of species filtering along a topographic gradient expressed within several genera (Balvanera *et al.* 2002; Segura *et al.* 2003; Pérez-Jiménez & Castillo-Flores, personal observations) strongly suggests that differentiation in water-use strategies might play a role in species coexistence. This possibility has also been suggested by theoretical models (Kelly & Bowler 2005).

In this study, we explored the patterns of differentiation in morphophysiological strategies at the seedling stage among 10 closely related pairs of species (congeneric and confamilial) that differ in their distribution along soil water availability gradients within a community of a tropical dry forest. We explored the trade-offs that might be operating in this community and that potentially contribute to the differentiation in strategies among the species. Following Grime (1977) and Chapin *et al.* (1993), we hypothesized that compared with wet-habitat species, the dry-habitat species would exhibit traits that suggest a strategy of tolerance to water stress. We evaluated the following questions:

- 1 Is there a general pattern of directional differentiation among the dry- and the wet-habitat species within the tropical dry forest or a mix of functional strategies to live in each habitat?
- 2 What are the trade-offs involved in the patterns of differentiation among species and habitats?
- 3 How do all of the functional traits co-vary, and what are the routes of functional divergence between habitats?

MATERIALS AND METHODS

Study system

The tropical dry forest at Chamela, Jalisco, Mexico develops under a marked seasonal precipitation, where 788 mm (in average) falls mostly within 5 months (Bullock & Solis-Magallanes 1990). During the 7 month dry period, almost all the tree species remain leafless, flushing back at the beginning of the rainy period (Bullock & Solis-Magallanes 1990; Durán *et al.* 2002).

We selected 10 pairs of closely related tropical dry forest tree species (eight congeneric and two confamilial species, hereafter referred to as species pairs) representing phylogenetically independent contrasts that coexist at the Chamela Biological Station to explore the morphophysiological differentiation between dry and wet forest habitats. The studied species have differential distributions along soil water availability gradients in the mature forest. In each species pair, one species has a preferential distribution in the 'dry habitats' occurring at the hilltops and the other species is distributed in the 'wet habitats' occurring in the lower part of the basins near river streams (Balvanera *et al.* 2002; Segura *et al.* 2003) (Table 1). At Chamela, these two habitats are generated by the undulated topography, where the top hills and the bottom valleys differ between 40 and

Table 1. Experimental species pairs

Family	Species pair	Genus	Species	Wet habitat	Dry habitat	Leaf habit
Apocynaceae	<i>Apocynaceae</i>	<i>Plumeria</i>	<i>P. rubra</i>		*	Deciduous
		<i>Thevetia</i>	<i>T. ovata</i>	*		Deciduous
Bignoniaceae	<i>Tabebuia</i>	<i>Tabebuia</i>	<i>T. crysantha</i>		*	Deciduous
			<i>T. rosea</i>		*	Deciduous
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	<i>Ceiba</i>	<i>C. grandiflora</i>		*	Deciduous
			<i>C. aesculifolia</i>		*	Deciduous
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>Cordia</i>	<i>C. alliodora</i>		*	Deciduous
			<i>C. dentata</i>		*	Semi-deciduous
			<i>B. fagaroides</i>		*	Deciduous
Burseraceae	<i>Bursera</i>	<i>Bursera</i>	<i>B. instabilis</i>		*	Deciduous
			<i>J. bullockii</i>		*	Deciduous
Euphorbiaceae	<i>Jatropha</i>	<i>Jatropha</i>	<i>J. chamelensis</i>		*	Deciduous
			<i>C. coriaria</i>		*	Deciduous
Leguminosae	<i>Caesalpinia</i>	<i>Caesalpinia</i>	<i>C. platyloba</i>		*	Deciduous
			<i>L. magallanesii</i>		*	Deciduous
	<i>Lonchocarpus</i>	<i>Lonchocarpus</i>	<i>L. constrictus</i>		*	Deciduous
			<i>G. sepium</i>		*	Deciduous
			<i>E. cyclocarpum</i>		*	Deciduous
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>Coccoloba</i>	<i>C. liebmanni</i>		*	Deciduous
			<i>C. barbadensis</i>		*	Evergreen

Each pair represents a phylogenetically independent experimental contrast of closely related species that differ in their habitat preference of adults at Chamela, Jalisco, Mexico.

Note: Species distribution based on Balvanera (1999), Durán & Pérez-Jimenez (personal communication). Species phenology based on Bullock & Solis-Magallanes (1990).

190 m of elevation above sea level, and occur within 1 km distance. During the rainy season, the dry habitats exhibit lower soil water availability (ranging from 6.66 to 13.05% of volumetric content) because of higher water run-off and a higher exposure to wind and solar radiation. In contrast, the more protected wet habitats receive water run-off from the hilltops, resulting in higher soil water availability (ranging from 8.75 to 19.38% of volumetric content) (Galicia *et al.* 1999).

Experimental design

Within the lands of the biological station, we collected seeds of each species from seven to 15 individuals located in their typical dry or wet habitat, during the peak of fruit production. All seeds for each species were mixed thoroughly to extract a random sample of seeds representing each species. A greenhouse experiment was established to explore the patterns of morphophysiological differentiation between the seedlings from the dry- and wet-habitat species. Seeds (150–3000 per species, depending on species germination rate) were placed for germination in wet sand beds in greenhouse conditions, in order to assure c. 80–100 seedlings per species. Fifteen days after the radicle emerged, when the first pair of leaves was fully expanded, we randomly chose 10 seedlings per species and transplanted them to c. 4.6 L pots (one seedling per pot) containing river silica sand with basal drainage. Initially, each pot received a dose of controlled-release fertilizer (14.6 g of Multicote 8: 18N – 6P – 12 K + 2MgO + ME; Haifa Chemicals, Haifa Bay, Israel). The pot position was assigned in a randomized

block design to statistically control for solar radiation and temperature variation in the greenhouse. Plants were grown for a 12 month period under a high soil water level (Ψ_{soil} between 0.0 and –0.22 MPa). The average greenhouse conditions were: temperature 21.5 °C (max. 48.0 °C and min. 7.6 °C), % relative humidity 60.4% (max. 84.8% and min. 40.9%) and a daily average of photosynthetic photon flux (PPF) of 745.55 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (max. 917.36 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). At the end of the experiment, the 10 seedlings per species were harvested to obtain the morphological and physiological traits described below.

Gas exchange measurements

The net CO₂ assimilation (*A*) and transpiration rates were measured between 0800 and 1100 h with a portable infrared gas analyser (6400 Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Measurements were carried on two mature leaves per seedling (five seedlings per species) at c. 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ of CO₂ and 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ of PPF. The leaf temperature was kept at 25 °C, and the average vapour pressure deficit (VPD) was 1.5 kPa. The net CO₂ assimilation rate was transformed to a mass basis (*A*_{mass}) (Table 2) through foliar area–mass equations generated for each species. The instantaneous water-use efficiency (WUE) was calculated according to Nobel (2009) as the ratio between the net CO₂ assimilation rate and the transpiration rate (Table 2).

Stem hydraulic traits

Native hydraulic conductivity was measured for each seedling in the main stem excised above the plant base, following

Table 2. List of morphological and physiological traits and the abbreviations used in the text with their corresponding units

Trait		Formula	Units
LS	Leaf size	Total lamina area	cm ²
SLA	Specific leaf area	Leaf area/leaf dry weight	cm ² g ⁻¹
A_{mass}	Rate of net CO ₂ assimilation on a mass basis	$A_{\text{area}}/(\text{leaf mass}/\text{leaf area})$	nmol g ⁻¹ s ⁻¹
WUE	Water-use efficiency	Net CO ₂ assimilation rate/transpiration rate	mmol mol ⁻¹
SRL	Specific root length	Fine root length/fine root dry weight	cm g ⁻¹
RWC	Root water content	Thick root water content/fat root dry weight	%
SD	Stem density	Stem dry mass/stem fresh volume	g cm ⁻³
SWC	Stem water content	Stem water content/stem dry mass	%
k_s	Stem-specific hydraulic conductivity	Stem hydraulic conductivity/xylem cross-sectional area × stem length	mmol m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹
k_L	Leaf-specific conductivity	$k_s/\text{total leaf area}$	mmol m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹
LAR	Leaf area ratio	Total leaf area/total seedling dry weight	cm ² g ⁻¹
LRT	Leaf retention time	Days at which plant lose 50% of their leaves	days

the Kolb, Sperry & Lamont (1996) principle. For each plant, the stem was cut and immediately transported to the laboratory where we made a second cut under water with a razor blade to remove possible vessel obstructions. The stem hydraulic conductivity was measured with an ultra-low flow meter as described by Tyree *et al.* (2002) with a series of five increments of negative pressure (2, 4, 10, 20 and 40 kPa) using a vacuum pump. In this method, the hydraulic conductivity of the stem was calculated through the slope of the regression between the flux and vacuum pressure. The total length and diameter of each stem were measured to 0.01 mm, whereas the total leaf area above this section was calculated using digital images analysis. The stem-specific hydraulic conductivity (k_s) *sensu* Tyree & Ewers (1991) was calculated as $k_s = (k_L/\text{xylem cross-sectional area}) \times \text{stem length}$, and the leaf-specific conductivity (k_L) was calculated as $k_L = k_s/\text{total leaf area}$ (Table 2). The stem density (SD) was obtained from the stem dry weight: fresh volume ratio. Finally, the stem water content (SWC) was derived as $\text{SWC} = \{([\text{fresh weight} - \text{dry weight}]/\text{dry weight}) \times 100\}$, where fresh weight was obtained after a 24 h hydration period in distilled water (Table 2).

Morphological traits

For each plant, the entire root system was extracted and washed. Seedlings were divided into their different components (root system, stem and leaves). Total leaf area was obtained from digital images of all leaves using a high resolution scanner (Epson 10000XL, Epson America Inc., Long Beach, CA, USA). The root system was divided into two diametric classes: fine roots or absorption roots (≤ 2 mm) and thick roots or storage roots (> 2 mm). The total length of the root system was obtained from digital images taken with a double-lamp bed scanner (Epson 10000XL) at 400 dpi and by using WinRhizo software (Regent Instruments, Inc, Neplean, ON, Canada). Finally, all tissues were oven-dried for 72 h at 70 °C and weighed. Species mean values were derived for the following seven morphological traits: (1) specific root length (SRL), an indicator of the efficiency of water absorption per unit mass invested

in fine roots; (2) SLA, which describes the foliar area displayed per unit of foliar biomass invested; (3) leaf size (LS); (4) root water content (RWC) and (5) stem water content (SWC) as indicators of root and stem capacity to store water, respectively; (6) leaf area ratio (LAR); and (7) SD, considered here as a proxy of the vulnerability to xylem cavitation (Table 2). Most of the traits represented the mean value of the 10 seedlings per species. For leaf traits, the data for each individual were derived from three mature non-damaged leaves.

To explore species leaf-area loss rate as a response to soil desiccation, we suspended irrigation to four seedlings of each species grown under the same conditions described above. We monitored the percentage of leaf area lost until all the leaves were dead. For each species, we constructed a leaf-area loss curve against Julian days and estimated the time at which plants lost 50% of their leaves, hereafter referred to as leaf retention time (LRT) (following Méndez-Alonzo *et al.* unpublished data) (Table 2).

Statistical analysis

It is well known that morphological and physiological traits can vary with plant biomass (Poorter 1999; Meinzer *et al.* 2005). In this study, we aimed to detect functional differentiation between wet- and dry-habitat species, as expressed independently of changes in plant biomass. For this reason, within each pair of dry- and wet-habitat species, we calculated the expected trait values for a common plant biomass, which was derived from individual regressions for each species against biomass. We did not apply this correction for those traits and species pairs for which significant regressions with biomass were not detected. For most of the traits, species mean values were \log_{10} transformed to meet normality and variance homogeneity, with the exception of SD that was arcsine transformed.

The hypothesis of a general pattern of differentiation between habitats for all of the pairs was tested with a paired *t*-test for each trait. In this approach, we used each species pair as a point of analysis. For each pair and trait *X*, we calculated a contrast as the difference between the average

value from the dry-habitat species and the average value from the wet-habitat species ($X_{\text{dry}} - X_{\text{wet}}$). We tested the hypothesis that the average value from the contrasts was different from zero.

Afterwards, we explored the trait differentiation between species within each species pair using analysis of covariance (ANCOVA) taking the habitat of the species as a factor and plant biomass as a covariate. For those traits and pairs where the biomass was not significant, we used a reduced model to test for the effect of habitat. Because at this level of variation, non-normality and heteroscedasticity persisted after transformations, we decided to use an analysis based on permutation techniques using the Permanova from Primer 6 (Plymouth, UK) (Clarke & Warwick 2001).

Potential trade-offs (negative correlations) between pairs of traits (X, Y) were explored based on the contrasts ($X_{\text{dry}} - X_{\text{wet}}$) ($Y_{\text{dry}} - Y_{\text{wet}}$) as data points. To control for potential effects of plant biomass, we performed a regression for each trait against plant biomass in each habitat, and when a significant effect was detected, we recalculated the contrasts based on residuals. For the 10 contrasts, we examined the negative correlations between a pair of traits with a regression analysis forced through the origin, following Garland, Harvey & Ives (1992).

To examine the variation of functional strategies among species and habitats, we took into account the covariation of all traits by performing a principal components analysis (PCA) based on the total species set. This analysis allowed us to visualize the diversity of strategies and the routes of differentiation between the wet and dry habitats. For those traits that were affected by plant biomass, we used the residuals. To avoid over-representation of water storage traits in the PCA, we used a synthetic value calculated as the PCA scores between SWC and RWC, hereafter referred

to as the water storage capacity (WS). When necessary, the values were \log_{10} and arcsine transformed to better meet the requirements of multivariate normality and variance homogeneity.

RESULTS

Functional trait differentiation between soil water habitats

Table 3 shows the general patterns of trait differentiation between the dry-habitat and wet-habitat species for all species pairs (see Table S1 for species mean values). Out of the 12 analysed traits, only one (A_{mass}) exhibited significant general differentiation; the dry-habitat species had higher carbon assimilation rates on a mass basis than their wet counterparts (Table 3, Fig. 1c). In addition, we observed a marginal and not generalized increase in LRT among the dry-habitat species, driven only by a few species pairs that exhibited shifts of high magnitude. When we analysed each pair individually, we detected a high frequency of cases of significant morphophysiological differentiation between the dry and the wet-habitat species (Table 4). Six of the 11 analysed traits exhibited differentiation in more than five pairs of species (Table 4). The RWC, SWC and the LS were the most labile traits between habitats, exhibiting differences in from six to seven species pairs (Table 4, Fig. 1a,b). At the other extreme, k_L , k_s and the SLA exhibited the lowest levels of differentiation (in three pairs) (Table 4, Fig. 1d). The sign of the differentiation between habitats (positive, negative or neutral) varied greatly and was dependent on the particular species pair (Table 4). This variation explains the lack of a generalized directional differentiation between the habitats for the most labile traits when we considered all of the pairs.

Trait	Dry	Wet	<i>t</i> -test	
	Mean \pm SE	Mean \pm SE	<i>t</i>	<i>P</i>
LS (cm ²)	33 \pm 9	49 \pm 10	-1.06	0.32
SLA (cm ² g ⁻¹)	195 \pm 12	177 \pm 14	1.75	0.11
A_{mass} (nmol g ⁻¹ s ⁻¹)	204 \pm 24	155 \pm 17	2.45	0.04
WUE (mmol mol ⁻¹)	5.2 \pm 0.81	5.7 \pm 0.67	-1.46	0.18
SRL (cm g ⁻¹)	1329 \pm 380	990 \pm 429	1.43	0.19
RWC (%)	275 \pm 44	241 \pm 34	0.55	0.60
SD (g cm ⁻³)	0.57 \pm 0.06	0.58 \pm 0.04	-0.20	0.84
SWC (%)	157 \pm 36	128 \pm 21	0.50	0.63
k_s (mmol m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	0.028 \pm 0.005	0.028 \pm 0.006	-0.06	0.30
k_L (mmol m ⁻¹ s ⁻¹ MPa ⁻¹)	1.4 \pm 0.48	0.7 \pm 0.13	1.45	0.18
LAR (cm ² g ⁻¹)	37 \pm 5.6	32 \pm 4.7	0.26	0.80
LRT (days)	43 \pm 11	33 \pm 10	1.66	0.07

Table 3. General patterns of seedling morphophysiological trait differentiation between dry and wet-habitat species

Values shown represent trait averages for the dry-habitat species and the wet-habitat species and the paired *t*-test using each species pair as data point. Significant differences are shown in bold ($P \leq 0.05$). A_{mass} , rate of net CO₂ assimilation on a mass basis; k_L , leaf-specific conductivity; k_s , stem-specific hydraulic conductivity; LAR, leaf area ratio; LRT, leaf retention time; LS, leaf size; RWC, root water content; SD, stem density; SLA, specific leaf area; SRL, specific root length; SWC, stem water content; WUE, water-use efficiency.

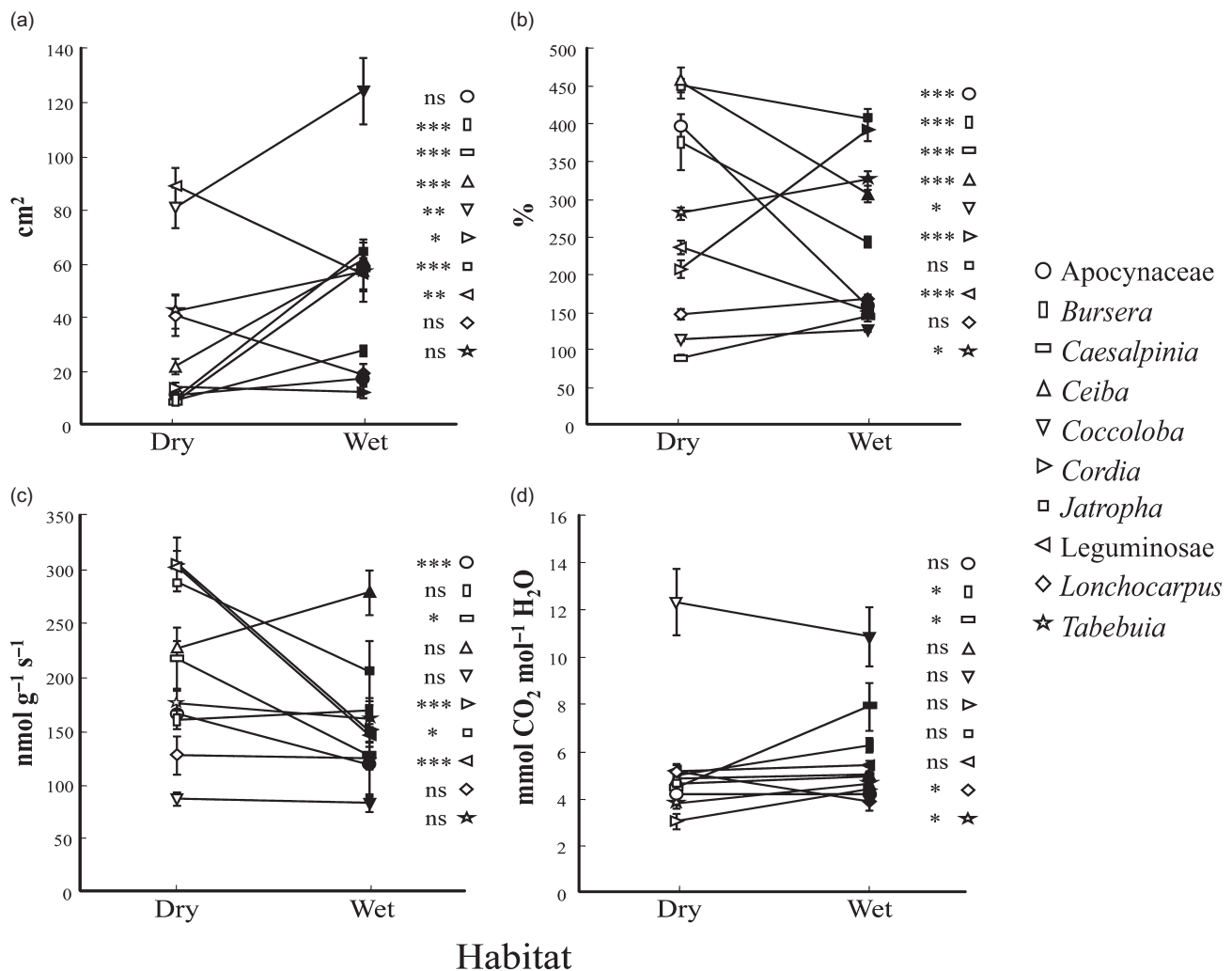


Figure 1. Species mean trait values and standard error for (a) leaf size, (b) root water content, (c) CO_2 assimilation rate per mass basis and (d) instantaneous water-use efficiency. Dry- and wet-habitat species in each phylogenetically independent contrast (PIC) are connected by a line. ns, non-significant, $*P \leq 0.05$, $**P \leq 0.01$ and $***P \leq 0.0001$.

The level of differentiation between habitats varied greatly among species pairs (Table 4, Fig. 1). The Apocynaceae, *Bursera*, *Ceiba*, *Cordia*, Leguminosae and *Tabebuia* pairs exhibited a high degree of morphophysiological trait lability, differentiating in five to seven traits. In contrast, the pair corresponding to the genus *Lonchocarpus* was the least labile, presenting differentiation in only three traits.

Trade-offs between pairs of traits

We detected five negative correlations between pairs of traits (Fig. 2). SD was negatively associated with the capacity to store water in stems (SWC) and roots (RWC) (Fig. 2a,b, respectively). At the leaf level, we found that WUE was negatively correlated with carbon assimilation rate (A_{mass}) (Fig. 2c) and with k_L (Fig. 2d). A visual inspection indicated that species differentiation to the dry

habitat occurred in opposite directions for the trade-offs detected (Fig. 2).

Patterns of trait covariation and routes of differentiation between soil water habitats

The patterns of multi-trait covariation based on the 20 species studied allowed us to observe the functional strategies for living in each habitat and the routes of differentiation among the strategies (Fig. 3). In this PCA analysis, the first axis explained 34.26% of the variation and synthesized opposing variation between WS, LRT, SRL (increasing to the right side of the axis), and SD (increasing to the left) (Fig. 3). The second axis explained 18.41% of the variation and reflected opposing trends between SLA, carbon assimilation rate on a mass basis, k_L , which increased to the top side, and WUE and LS, which increased in the opposite direction (Fig. 3).

Table 4. One-way ANCOVAs for the habitat effect on seedling morphophysiological traits within each species pair

Trait		Apo	Bur	Cae	Cei	Coc	Cor	Jat	Leg	Lon	Tab
LS	(d-w)	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–
	<i>F</i>	0.13	10.13	277.48	28.41	6.25	6.06	168.36	7.03	0.40	0.26
	<i>P</i>	0.71	0.008	0.0001	0.0002	0.02	0.02	0.0001	0.01	0.56	0.618
SLA	(d-w)	+	+	+	–	+	–	+	+	–	+
	<i>F</i>	0.005	7.14	0.47	0.03	60.25	0.96	0.32	0.12	0.99	10.56
	<i>P</i>	0.94	0.031	0.503	0.860	0.0001	0.350	0.573	0.736	0.342	0.006
A_{mass}	(d-w)	+	–	+	–	+	+	+	+	+	+
	<i>F</i>	22.32	0.34	8.62	5.81	0.14	41.61	5.21	91.87	0.00	0.55
	<i>P</i>	0.0003	0.570	0.016	0.080	0.710	0.001	0.037	0.0001	0.976	0.466
WUE	(d-w)	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
	<i>F</i>	0.01	10.90	8.27	0.06	0.60	4.76	0.26	0.52	5.97	5.73
	<i>P</i>	0.916	0.03	0.024	0.788	0.477	0.057	0.623	0.490	0.047	0.029
SRL	(d-w)	+	+	–	+	+	–	+	+	–	+
	<i>F</i>	20.82	14.23	0.86	0.56	0.02	0.364	43.79	6.54	32.06	0.85
	<i>P</i>	0.001	0.003	0.374	0.458	0.876	0.571	0.0001	0.004	0.0004	0.370
RWC	(d-w)	+	+	–	+	–	–	+	+	–	–
	<i>F</i>	23.32	4.19	78.78	19.32	7.52	65.18	0.96	64.48	4.59	8.41
	<i>P</i>	0.0003	0.06	0.0001	0.0009	0.016	0.0002	0.341	0.0001	0.055	0.012
SD	(d-w)	–	–	–	–	+	+	–	+	+	+
	<i>F</i>	50.62	5.89	0.03	14.96	3.29	5.73	1.27	0.02	0.27	55.38
	<i>P</i>	0.0001	0.031	0.867	0.002	0.095	0.026	0.273	0.885	0.618	0.0001
SWC	(d-w)	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–
	<i>F</i>	0.51	10.24	0.11	11.67	7.26	29.01	6.44	2.20	1.50	224.23
	<i>P</i>	0.49	0.005	0.734	0.003	0.01	0.0001	0.025	0.157	0.247	0.0001
k_s	(d-w)	–	+	+	+	–	+	–	+	+	+
	<i>F</i>	1.71	3.74	0.03	0.82	2.79	10.48	1.97	6.71	0.007	5.30
	<i>P</i>	0.20	0.07	0.84	0.37	0.11	0.004	0.17	0.01	0.93	0.03
k_L	(d-w)	+	+	+	+	–	+	+	+	–	+
	<i>F</i>	9.22	13.72	0.01	2.30	0.56	2.22	1.01	0.51	6.98	2.81
	<i>P</i>	0.005	0.001	0.932	0.154	0.472	0.148	0.417	0.477	0.022	0.115
LAR	(d-w)	+	+	–	+	–	–	–	+	–	+
	<i>F</i>	4.89	3.57	3.66	6.05	2.79	0.89	2.51	11.59	2.59	7.96
	<i>P</i>	0.04	0.09	0.076	0.026	0.113	0.35	0.131	0.001	0.151	0.01

The direction of change (positive, negative, neutral) between habitats (dry–wet) and its significance are shown for each trait and species pair. Significant effects are shown in bold ($P \leq 0.05$).

Species pairs: Apo, Apocynaceae; Bur, *Bursera*; Cae, *Caesalpinia*; Cei, *Ceiba*; Coc, *Coccoloba*; Cor, *Cordia*; Jat, *Jatropha*; Leg, Leguminosae; Lon, *Lonchocarpus*; Tab, *Tabebuia*.

A_{mass} , rate of net CO₂ assimilation on a mass basis; k_L , leaf-specific conductivity; k_s , stem-specific hydraulic conductivity; LAR, leaf area ratio; LS, leaf size; RWC, root water content; SD, stem density; SLA, specific leaf area; SRL, specific root length; SWC, stem water content.

As expected, the members of each pair exhibited more similar strategies than the other species, reflecting phylogenetic relatedness. When examining the shifts between habitats, we observed that functional strategies shifted in opposite directions along the two PCA axes depending on the species pair, mostly corroborating the patterns of divergence found when analyzing bivariate trade-offs. For the first PCA axis, in one-half of the species pairs, dry-habitat species differentiated from their wet counterparts by a higher WS (a variable combining stem and root water storage, see Methods section), LRT and SRL, whereas in the other half, dry-habitat species had a higher SD than wet species. Along the second axis for most of the species pairs (eight out of 10), dry-habitat species differentiated by having a higher SLA, A_{mass} and k_L , whereas for the rest of the pairs, the dry-habitat species shifted by having a higher WUE and larger LS than their wet counterpart.

DISCUSSION

Seedling functional differentiation between soil water habitats

Overall, our results provided evidence supporting the hypothesis of directional differentiation between the dry-habitat and wet-habitat species, but not towards a more conservative strategy among the dry-habitat species. More notably, we detected evidence of a mix of strategies for living within each habitat and also trade-offs that explained both the directional differentiation among the set of species studied and the diversity of strategies for living in each habitat.

We hypothesized that dry-habitat species would exhibit a more conservative strategy involving traits that favour resource conservatism (i.e. low resource acquisition and loss rates) and stress tolerance more than exploitation;

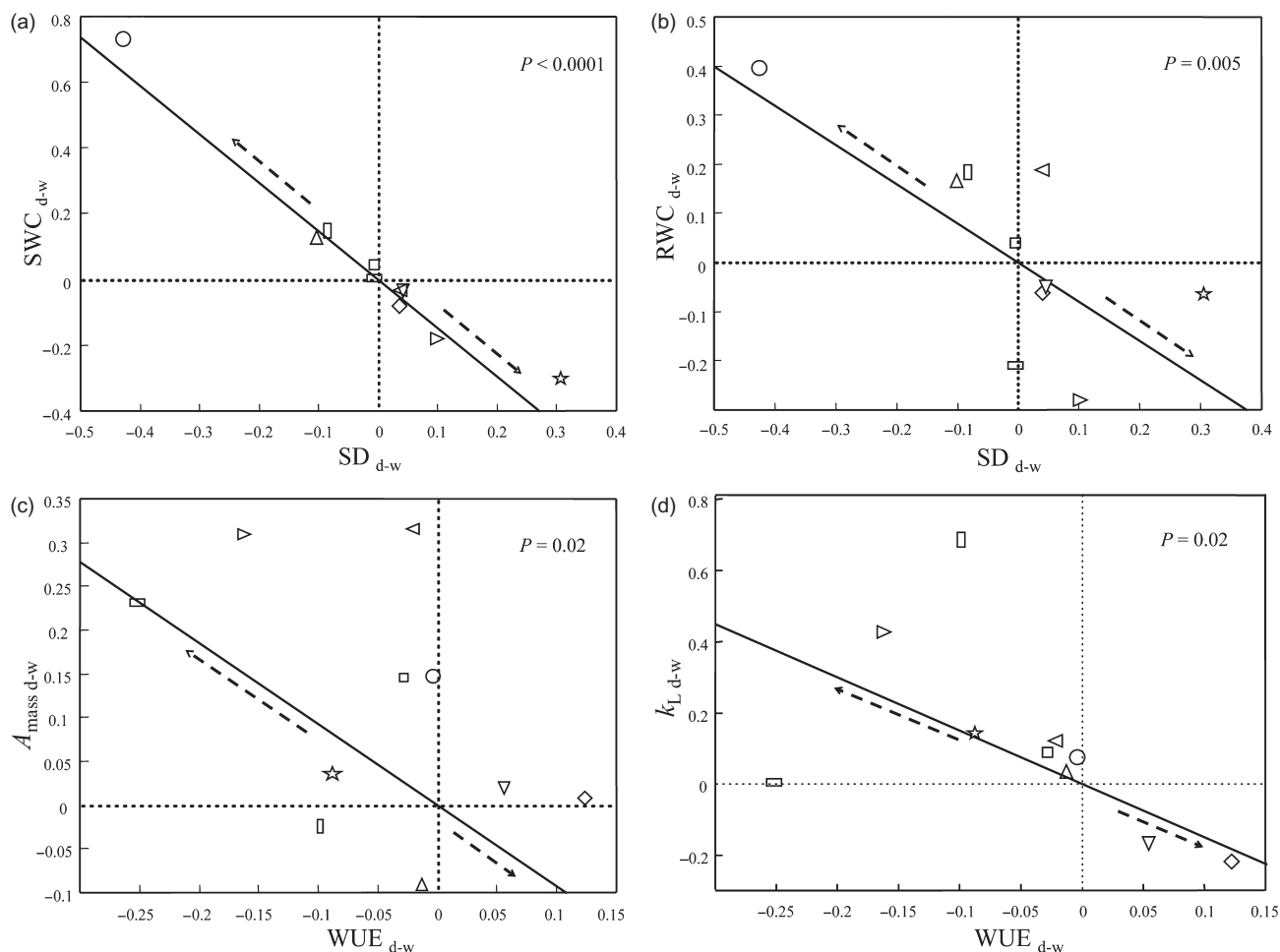


Figure 2. Negative correlations between (a) stem water content (SWC) and stem density (SD); (b) root water content (RWC) versus SD; (c) water-use efficiency (WUE) and carbon assimilation rate (A_{mass}) and (d) WUE and leaf-specific hydraulic conductivity (k_L). Each data point is the habitat contrast (mean value of dry-habitat species – mean value of wet-habitat species) for each PIC. The linear regression was forced through zero. Symbols represent each PIC: \circ = Apocynaceae, \square = *Bursera*, \square = *Caesalpinia*, \triangle = *Ceiba*, ∇ = *Coccoloba*, \triangleright = *Cordia*, \square = *Jatropha*, \triangleleft = Leguminosae, \diamond = *Lonchocarpus* and \star = *Tabebuia*.

however, our results from the single-trait analysis indicated the opposite trend.

Contrary to our expectations, compared with the wet habitat, dry-habitat species had leaves with a higher photosynthetic capacity, which may require higher water acquisition and loss rates, especially given the absence of differences in the mean WUE detected between groups of species. This finding about photosynthetic capacity is intriguing and suggests an opportunistic resource-use strategy. Previous studies conducted in environments with short and unpredictable growth periods have detected opportunistic species that sustain a high CO_2 assimilation rate during periods with high water availability as a strategy to maximize total carbon assimilation (Mooney 1972; Eamus *et al.* 1999; Santiago *et al.* 2004b; Franco *et al.* 2005; Choat *et al.* 2006). Our results support this hypothesis because the dry hilltops represent more unstable habitats compared with the low valleys. Hilltops experience faster rates of soil desiccation after rain because of their elevated run-off and evaporation rates (compared with

low valleys, which function as water attractors) (Galicia *et al.* 1999) that shorten the growth time window for plants. This phenomenon may amplify the temporal variation in soil water at hilltops, resulting in more frequent drought events with enough intensity to compromise growth and to kill plants (Páramo-Pérez 2009). The environmental settings determined by frequent dry spells and topographic heterogeneity seem to be prevalent among other tropical seasonal communities (García-Oliva *et al.* 1991; de Mattos, Lobo & Joly 2002; Peña & Douglas 2002; Engelbrecht *et al.* 2006) suggesting potential generality for the discussed mechanisms.

Perhaps, the most striking result of the present study was the lack of general patterns of functional differentiation for the majority of the traits analysed. This finding does not mean that dry-habitat and wet-habitat species are functionally equivalent but that the differentiation of traits between dry and wet habitats occurred in opposite directions (positive or negative) depending on the phylogenetic pair. One explanation for this pattern of opposing differentiation is

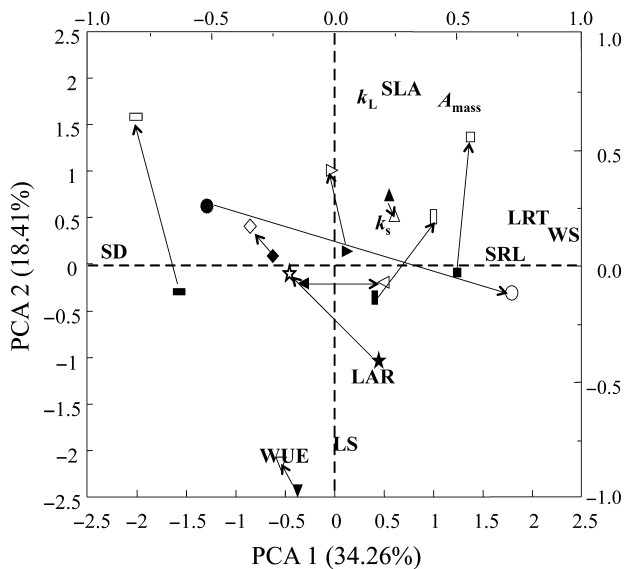


Figure 3. Principal components analysis (PCA) based on the total set of species. The panel shows trait loadings and species scores. Symbols represent each PIC: ○ = Apocynaceae, □ = *Bursera*, ◇ = *Caesalpinia*, △ = *Ceiba*, ▽ = *Coccoloba*, ▷ = *Cordia*, ◻ = *Jatropha*, ◁ = Leguminosae, ◇ = *Lonchocarpus* and ☆ = *Tabebuia*. Arrows represent the shift in functional strategy from wet to dry habitat within each PIC. A_{mass} , CO₂ assimilation rate per mass basis; k_L , leaf-specific conductivity; k_s , stem-specific hydraulic conductivity; LAR, leaf area ratio; LRT, leaf retention time; LS, leaf size; SD, stem density; SLA, specific leaf area; SRL, specific root length; WS, water storage capacity; WUE, water-use efficiency.

the existence of multiple trade-offs between pairs of traits (Angert *et al.* 2009).

Trade-offs between pairs of traits

In the tropical dry forest, the long dry season and frequent dry spells during the rainy season may favour ecological strategies involving the capacity to deal with droughts, as well as the opportunistic use of resources. Thus, we expected strong signatures of trade-offs between components of the water-use strategies, and between the species' ability to resist periods of water stress and to exploit resources during wet periods. Overall, we found evidence for both types of trade-offs, determining the diversity of resource-use strategies among species, both between and within soil water habitats in the tropical dry forest.

The negative correlation found between SD and WS suggests a trade-off between the capacity to tolerate and the capacity to delay water stress. Among species with non-succulent stems, a high SD can partially result from thicker vessel cell walls and/or from a higher proportion of fibres with reinforced walls, and both components may increase vessel hydraulic safety (Hacke *et al.* 2001; Choat *et al.* 2005; Jacobsen *et al.* 2005, 2007; Pratt *et al.* 2007). In contrast, less dense wood contains a higher proportion of parenchyma, where most of the water is stored, and a combination of

vessels and fibres with large lumens and thin cell walls, providing low resistance to cavitation (Borchert & Pockman 2005; Choat *et al.* 2005; Jacobsen *et al.* 2007; Pratt *et al.* 2007). Thus, a higher capacity to store water buffers xylem water deficits and reduces negative impacts from soil desiccation, likely extending the daily or seasonal periods for carbon assimilation (Stratton, Goldstein & Meinzer 2000; Schwinning & Ehleringer 2001; Bucci *et al.* 2004). Previous studies have suggested that both xylem resistance to cavitation (Tyree *et al.* 2003) and stem water storage (Poorter & Markesteijn 2008) favour seedling survival to droughts in wet tropical forests. The fact that, in this study, half of the species pairs exhibited differentiation of the dry-habitat species either towards increasing wood density or towards increasing WS strongly suggests that both solutions permit seedling survival in the dry habitats of the tropical dry forests. In principle, a high xylem safety may restrict hydraulic efficiency and thus impose negative effects on the carbon assimilation capacity (Brodribb *et al.* 2003; Santiago *et al.* 2004a). In our study, we did not find evidence for this trade-off as SD (an indicator of xylem safety) was neutral to both hydraulic conductivity traits (k_s and k_L) and to carbon assimilation capacity. Previous studies have found contradictory evidence on the relationship between these traits (Stratton *et al.* 2000; Bucci *et al.* 2004; Pratt *et al.* 2007; Poorter *et al.* 2010), which suggests that the traits related to SD (xylem security) could vary independently of those traits related with the transport efficiency (Jacobsen *et al.* 2007; Pratt *et al.* 2007).

We detected trade-offs between leaf traits that contribute to carbon gain and water loss, and between leaf and stem traits that contribute to plant water status. Firstly, we detected a negative correlation between the carbon assimilation capacity and WUE, suggesting that among the studied species, an increase in carbon gain rate should be accompanied by a disproportionate increase in transpiration rate. Such a finding coincides with previous studies reporting that those species that use water more efficiently have a limited capacity for carbon capture compared to less efficient species (Donovan & Ehleringer 1992; Hernández *et al.* 2010). It is important to note that in our study, the signal for a negative association between A and WUE was detected under VPD conditions (1.5 kPa) relatively high compared with common atmospheric conditions during the rainy season in a mature dry forest at the Pacific coast in Mexico (ranging from 1.2 to 1.5 kPa), as reported by Lebrija-Trejos *et al.* (2010). Whether such a negative correlation between A and WUE expresses itself under lower VPD conditions remains to be investigated.

Additionally, we found that WUE traded off with k_L , a finding which is in line with a previously detected link between water transport at the stem and water use at the leaf level (Santiago *et al.* 2004a; Kocacinar *et al.* 2008; Brodribb 2009). In our study, those species with a high water transport capacity had a high carbon capture capacity (data not shown; see Brodribb & Feild 2000; Brodribb *et al.* 2002) and can potentially suffer a water deficit because of reduced regulation of the transpiration stream. In contrast, species

with high WUE may require less water in the carbon capture process, which reduces the pressure to have an efficient water transportation system.

Suites of functional traits and routes of differentiation between and within soil water habitats

The PCA allowed us to obtain a more complete picture of the functional strategies of the investigated species and to visualize the routes of functional differentiation between and within habitats. Overall, the multivariate functional space illustrated two patterns of trait covariation.

Firstly, there were multiple functional strategies for living within each habitat. This diversity seems to result from two sources: firstly, the large variation in functional strategies among the lineages, as indicated by the larger scatter between than within the members of each pair and secondly, the diverging pattern of strategies of the dry-habitat species, along trade-offs, principally the one relating WS and xylem safety. This last source of diversity seems to represent a robust pattern, as suggested both by the strong signature found in our study (detected in the bivariate and multivariate trade-off analyses), as well as by the common report of soft stem, water-storing species and dense-wooded species coexisting in dry habitats of the tropical dry forests (e.g. Borchert 1994; Méndez-Alonzo *et al.* unpublished data for adults). Interestingly, we detected evidence that a continuous measure of leaf retention against drought (the inverse of leaf deciduousness) covaried with this axis, particularly increasing with WS, suggesting that water reserves may be used to maintain leaves longer during drought periods. This pattern of covariation observed among seedlings of the dry tropical forest species does not agree with the common observation of an increasing importance of the deciduous habit of adult trees with soft-storing woods previously reported (Reich & Borchert 1984; Borchert 1994). Certainly, such a discrepancy deserves to be investigated. However, the observation that at the onset of the dry season, seedlings tend to retain their leaves longer than adults is becoming common in other seasonal tropical forests (Engelbrecht & Kursar 2003 in Panama; Andrade, personal communication at the Yucatán peninsula, Paz & Tinoco-Ojanguren, personal communication at the Mexican pacific coast), suggesting that phenological strategies to deal with drought may change with ontogeny.

The second multivariate pattern found was the converging differentiation to the dry habitat for most of the species pairs along the second PCA axis. This result indicated the trend for dry-habitat species to have increased xylem efficiency of water conduction to supply leaves, higher carbon assimilation rate and potential return per leaf mass invested, at the cost of low WUE. The positive covariation among the former traits contributes to the maximization of carbon acquisition, as expected by the leaf economic spectrum (Wright *et al.* 2005), whereas

the negative association with WUE suggests a cost for carbon gain maximization.

Concluding remarks

In this study, we detected evidence for functional differentiation of tropical dry forest tree species both between and within soil water habitats dictated by topography. The evidence for negative correlations between pairs of plant functional traits is growing rapidly in the literature; however, demonstrating patterns of morphophysiological differentiation of species between and within habitats along trade-offs is rare, a case that became possible in this study, thanks to the use of pairs of closely related species occupying different water soil habitats in the same community. In addition, we present evidence that in a tropical dry forest, a mix of water-use strategies can be successful for surviving in dry habitats, in contrast to the expected conservative resource-use strategies, detected at geographic scales in previous studies. A remarkable finding was that high rates of carbon assimilation seem to be an adaptation for living in dry habitats of the forest, contrary to the expected conservative syndrome. Our findings need to be confirmed by including a larger number of species in this community. The functional differentiation among seedlings of tree species suggests potential for coexistence of species specialized to particular water habitats in the forest. Intriguingly, the finding of a variety of plant strategies to live within each habitat suggests that, additionally, other mechanisms such as random demographic processes or dispersal limitation may contribute to coexistence (Muller-Landau *et al.* 2002; Hubbell 2005) in this forest. Overall, in our study, the ecological consequences of species functional differentiation detected under controlled greenhouse conditions should be assessed based on seedlings' performance in both dry and wet habitats.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Estación de Biología Chamela (UNAM) for the facilities offered during seed collection. The authors appreciate the assistance of C. Lemus and E. Valdez during seedling harvest, and the kind help from P. Balvanera, E. Durán and A. Pérez on species habitat distribution assessment and from E. de la Barrera and R. Méndez-Alonzo for their valuable revisions of an early version of the manuscript. We thank M. Holbrook and two anonymous referees for their comments that improved the manuscript quality. This work was funded by CONACyT (COI-47712) and by UNAM-PAPIIT (IN-228905). This paper constitutes a partial fulfilment of the Graduate Programme in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) for F.P.-G. F.P.-G. acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACyT) (165022), and UNAM.

REFERENCES

- Aerts R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant soil-feedbacks. *Journal of Experimental Botany* **50**, 29–37.
- Angert A., Huxman T., Chesson P. & Venable L. (2009) Functional trade-offs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 11649–11653.
- Balvanera P. (1999) *Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia*. PhD thesis, UNAM, Hermosillo, Sonora, México.
- Balvanera P., Lott E., Segura G., Siebe C. & Islas A. (2002) Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **13**, 145–158.
- Bazzaz F.A. (1991) Habitat selection in plants. *The American Naturalist* **137**, S116–S130.
- Borchert R. (1994) Soil stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**, 1437–1449.
- Borchert R. & Pockman W. (2005) Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology* **25**, 457–466.
- Brodribb T. (2009) Xylem hydraulic physiology: the functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* **177**, 245–251.
- Brodribb T. & Feild T. (2000) Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment* **23**, 1381–1388.
- Brodribb T. & Holbrook N. (2003) Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist* **158**, 295–303.
- Brodribb T., Holbrook N. & Gutierrez M. (2002) Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. *Plant, Cell & Environment* **25**, 1435–1444.
- Brodribb T., Holbrook N., Edwards E. & Gutierrez M. (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment* **26**, 443–450.
- Bucci S., Goldstein G., Meinzer F., Scholz F., Franco A. & Bustamante M. (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* **24**, 891–899.
- Bullock S. & Solis-Magallanes A. (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**, 22–35.
- Chapin S., Autumn K. & Pugnaire F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist* **142**, S78–S92.
- Choat B., Ball M., Luly J. & Holtum J. (2005) Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees -Structure and Function* **19**, 305–311.
- Choat B., Ball M., Luly J., Donnelly C. & Holtum J. (2006) Seasonal patterns of leaf gas exchange and water relations in dry rain forest trees of contrasting leaf phenology. *Tree Physiology* **26**, 657–664.
- Clarke K. & Warwick R. (2001) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK.
- Comita L. & Engelbrecht B. (2009) Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology* **90**, 2755–2765.
- Donovan A.L. & Ehleringer R.J. (1992) Contrasting water use patterns among size and life-history classes of a semi-arid shrub. *Functional Ecology* **6**, 482–488.
- Durán E., Balvanera P., Lott E., Segura G., Pérez-Jiménez A., Islas A. & Franco M. (2002) Estructura, composición y dinámica de la vegetación. In *Historia Natural de Chamela* (eds F.A. Noguera, J.H. Vega, A.N. García & M. Quesada), pp. 443–472. UNAM, México, México.
- Eamus D., Myers B., Duff G. & Williams R. (1999) A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna tree species of differing leaf life-span. *Photosynthetica* **36**, 575–586.
- Engelbrecht B. & Kursar T. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**, 383–393.
- Engelbrecht B., Dalling J., Pearson T., Wolf R., Gálvez D., Koehler T., Tyree M. & Kursar T. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia* **148**, 258–269.
- Engelbrecht B., Comita L., Condit R., Kursar T., Tyree M., Turner B. & Hubbell S. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* **447**, 80–82.
- Franco A., Bustamante M., Caldas L., Goldstein G., Meinzer F., Kozovits A., Rundel P. & Coradin V. (2005) Leaf functional traits of Neotropical savanna trees in relation to seasonal water deficit. *Trees -Structure and Function* **19**, 326–335.
- Galicia L., López-Blanco J., Zarco-Arista A.E., Filips V. & García-Oliva F. (1999) The relationship between solar radiation interception and soil content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* **36**, 153–164.
- García-Oliva F., Ezcurra E. & Galicia L. (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73**, 179–186.
- Garland T., Harvey P. & Ives A. (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* **41**, 18–32.
- Goldstein G., Andrade J., Meinzer F., Holbrook N., Cavelier J., Jackson P. & Celis A. (1998) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* **21**, 397–406.
- Grime J. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**, 1169–1194.
- Grime J. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex, UK.
- Hacke U., Sperry J., Pockman W., Davis S. & McCulloh K. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**, 457–461.
- Hernández E., Vilagrosa A., Pausas J. & Bellot J. (2010) Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology* **207**, 233–244.
- Holbrook N.M. (1995) Stem water storage. In *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* (ed. B.L. Gartner), pp. 151–174. Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Hubbell S. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**, 166–172.
- Jacobsen A., Ewers F., Pratt B., Paddock W. & Davis S. (2005) Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* **139**, 546–556.
- Jacobsen A., Agenbag L., Esler K., Pratt B., Ewers F. & Davis S. (2007) Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* **95**, 171–183.
- Kelly C. & Bowler M. (2005) A new application of storage dynamics: differential sensitivity, diffuse competition, and temporal niches. *Ecology* **86**, 1012–1022.

- Kocacinar F., McKown A., Sage T. & Sage R. (2008) Photosynthetic pathway influences xylem structure and function in *Flaveria* (Asteraceae). *Plant, Cell & Environment* **31**, 1363–1376.
- Kolb K.J., Sperry J.S. & Lamont B. (1996) A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal of Experimental Botany* **47**, 1805–1810.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E., Meave J.A., Bongers F. & Poorter L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**, 386–398.
- Markesteyn L. & Poorter L. (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* **97**, 311–325.
- Markesteyn L., Poorter L., Paz H., Sack L. & Bongers F. (2010) Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* **34**, 137–148. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02231.x.
- de Mattos E., Lobo P. & Joly C. (2002) Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. *Australian Journal of Botany* **50**, 241–246.
- Meinzer F., Bond B., Warren J. & Woodruff D.R. (2005) Does water transport scale universally with tree size? *Functional Ecology* **19**, 558–565.
- Mooney H. (1972) The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**, 315–346.
- Muller-Landau M., Wright J.S., Calderon O., Hubbell S.P. & Foster R.B. (2002) Assessing recruitment limitation: concepts, methods, and case studies from a tropical forest. In *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation* (eds D.J. Levey, W.R. Silva & M. Galetti), pp. 35–53. CAB International, Oxford, UK.
- Murphy G.P. & Lugo E.A. (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**, 67–88.
- Nobel P.S. (2009) *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Elsevier, Oxford, UK.
- Páramo-Pérez M. (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*. MS thesis, UNAM, México.
- Peña M. & Douglas M. (2002) Characteristics of wet and dry spells over the Pacific Side of Central America during the rainy season. *Monthly Weather Review* **130**, 3054–3073.
- Poorter L. (1999) Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology* **13**, 396–410.
- Poorter L. (2009) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* **181**, 890–900.
- Poorter L. & Markesteyn L. (2008) Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* **40**, 321–331.
- Poorter L., McDonald I., Alarcón A., Fichtler E., Licona J., Peña-Claros M., Sterck F., Villegas Z. & Sass-Klaassen U. (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**, 481–492.
- Pratt B., Jacobsen A., Ewers F. & Davis S. (2007) Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* **174**, 787–798.
- Reich P. & Borchert R. (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**, 61–74.
- Reich P., Ellsworth D., Walters M., Vose J., Gresham C., Volin J. & Bowman W. (1999) Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes. *Ecology* **80**, 1955–1969.
- Reich P., Wright I., Cavender-Bares J., Craine J., Oleksyn J., Westoby M. & Walters M. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* **164**, S143–S164.
- Santiago L., Goldstein G., Meinzer F., Fisher J., Machado K., Woodruff D. & Jones T. (2004a) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**, 543–550.
- Santiago L., Kitajima K., Wright J. & Mulkey S. (2004b) Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia* **139**, 495–502.
- Schwinning S. & Ehleringer J. (2001) Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* **89**, 464–480.
- 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.
- Stratton L., Goldstein G. & Meinzer F. (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment* **23**, 99–106.
- Tilman D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Chichester, West Sussex, UK.
- Tyree M. & Ewers F. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**, 345–360.
- Tyree M., Vargas G., Engelbrecht B. & Kursar T. (2002) Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *Journal of Experimental Botany* **53**, 2239–2247.
- Tyree M., Engelbrecht 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.
- Wright I., Reich P., Cornelissen J., *et al.* (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationship. *New Phytologist* **166**, 485–496.
- Wright I., Ackerly D., Bongers F., *et al.* (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany* **99**, 1003–1015.

Received 15 January 2011; received in revised form 15 April 2011; accepted for publication 21 April 2011

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Table S1. Seedling's morphological and physiological traits of 20 tree species from the tropical dry forest at Chamela, Jalisco, México. Mean values per species are shown.

Please note: Wiley-Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

CAPÍTULO III

DROUGHT RESISTANCE IN EARLY AND LATE SECONDARY SUCCESSIONAL SPECIES FROM A TROPICAL DRY FOREST: THE INTERPLAY BETWEEN XYLEM RESISTANCE TO EMBOLISM, SAPWOOD WATER STORAGE AND LEAF SHEDDING.

Pineda-García F., Paz H. & Meizner F.C.

Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding

FERNANDO PINEDA-GARCÍA¹, HORACIO PAZ^{1,2} & FREDERICK C. MEINZER²

¹Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia, Morelia, Mexico and ²USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 3200 SW Jefferson Way, Corvallis, OR 97331, USA

ABSTRACT

The mechanisms of drought resistance that allow plants to successfully establish at different stages of secondary succession in tropical dry forests are not well understood. We characterized mechanisms of drought resistance in early and late-successional species and tested whether risk of drought differs across sites at different successional stages, and whether early and late-successional species differ in resistance to experimentally imposed soil drought. The microenvironment in early successional sites was warmer and drier than in mature forest. Nevertheless, successional groups did not differ in resistance to soil drought. Late-successional species resisted drought through two independent mechanisms: high resistance of xylem to embolism, or reliance on high stem water storage capacity. High sapwood water reserves delayed the effects of soil drying by transiently decoupling plant and soil water status. Resistance to soil drought resulted from the interplay between variations in xylem vulnerability to embolism, reliance on sapwood water reserves and leaf area reduction, leading to a tradeoff of avoidance against tolerance of soil drought, along which successional groups were not differentiated. Overall, our data suggest that ranking species' performance under soil drought based solely on xylem resistance to embolism may be misleading, especially for species with high sapwood water storage capacity.

Key-words: drought avoidance; drought tolerance; evolutionary trade-off; hydraulic architecture; secondary succession; soil drought; stem water storage capacity.

INTRODUCTION

Tropical landscapes in many areas of the world are a mosaic of active agricultural lands, secondary woody vegetation and patches of mature forest (Chazdon 2003). Dramatic differences in the microenvironments experienced by early

and late successional woody species raise questions concerning the functional attributes that allow certain species to establish and persist in the early secondary forest patches. The strong gradients in conditions and resources created during secondary succession offer a unique opportunity to explore physiological and ecological mechanisms associated with adaptations of species to given environments while controlling for geographic locality. The conventional wisdom derived from studies in wet regions is that in recently opened habitats, fast-growing, light-demanding species prosper and are filtered out as vegetation cover develops, producing shadier habitats where shade-tolerant species prevail (Bazzaz & Pickett 1980; Guariguata & Ostertag 2001). However, it is less clear whether drought risk changes during secondary succession and thus physiological strategies for dealing with drought (Fetcher, Oberbauer & Strain 1985; Guariguata & Ostertag 2001; Vieira & Scariot 2006). In recently abandoned agricultural lands where soil properties are degraded (Ellingson *et al.* 2000), elevated temperature and vapour pressure deficit (VPD) (Camargo & Kapos 1995) and lower soil water holding capacity are expected (Cotler & Ortega-Larrocea 2006), but soil water availability may depend on the soil evaporation/vegetation transpiration balance (Kapos 1989; Marthews *et al.* 2008). The potential relevance of this gradient of drought risk along secondary succession in abandoned agricultural lands should be greater in tropical dry regions with their low rainfall, high seasonality of rainfall and slow vegetation recovery (Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Surprisingly, descriptions of environmental gradients along secondary succession in the dry tropics are uncommon. One report from Lebrija-Trejos *et al.* (2011) indicates that in a region of tropical dry forest, the early successional stages experience higher loads of direct radiation during the rainy season, making the environment warmer, with lower air humidity and reduced water content in the soil. These gradients of drought risk could be exacerbated during the onset of the dry season and by periods of short drought (of several weeks duration) that commonly occur during the rainy season (García-Oliva, Ezcurra & Galicia 1991; Páramo-Pérez 2009). Community studies in tropical dry

Correspondence: F. Pineda-García. E-mail: f.pineda.garcia@gmail.com

forest regions suggest that dominant tree species and their leaf and stem morphological traits change as secondary succession progresses towards decreasing severity of temperature and drought stress (Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Maza-Villalobos, Balvanera & Martínez-Ramos 2011). Overall, these results suggest that the physiological mechanisms contributing to growth and survival under drought may be important determinants of species abundance and composition at different stages of secondary succession (Vieira & Scariot 2006).

Plants can maintain physiological functioning during drought by two mechanisms: desiccation avoidance and desiccation tolerance (Larcher 2003; Tyree *et al.* 2003). Desiccation avoidance involves traits that increase access to water or reduce the water loss, such as deep roots, water storage in stems and roots, stomatal restriction of transpiration, and leaf shedding. Desiccation tolerance is attained by traits that allow plants to function in spite of low soil and plant water potentials. Previous studies have found that in seasonal tropical forests, seedling survival under severe drought is mostly determined by resistance of xylem to embolism formation (Tyree *et al.* 2003), and that the degree of embolism resistance varies widely among tropical tree species (Brodribb *et al.* 2003; Choat *et al.* 2003; Tyree *et al.* 2003; Lopez *et al.* 2005; Markesteijn *et al.* 2010). A large variation in speed of leaf shedding in response to drought has been observed among species of seasonal tropical forests (Bullock & Solis-Magallanes 1990; Borchert 1994; Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011). However, the extent to which this mechanism contributes to maintenance of xylem hydraulic integrity and thus to interspecific differences in the ability to withstand drought is still poorly known (Engelbrecht & Kursar 2003; Slot & Poorter 2007; Méndez-Alonzo *et al.* 2012). If maintaining xylem function during drought periods is critical for seedling survival, we might expect a tradeoff between xylem resistance to embolism and the speed of leaf area reduction to avoid severe hydraulic failure. Such a tradeoff has been suggested by previous studies in tropical dry forests, but the evidence is not conclusive (Sobrado 1993; Méndez-Alonzo *et al.* 2012, but see Sobrado 1996; Markesteijn *et al.* 2010 for negative evidence). The ambiguity concerning the role of leaf shedding might be the result of not assessing leaf area reduction as a continuous response to drought (Méndez-Alonzo *et al.* 2012) and instead basing comparisons on gross phenological groups (i.e. evergreen versus deciduous). Overall, the potential role of a tradeoff of xylem embolism resistance against the sensitivity of leaf shedding in species habitat partitioning along the gradients of drought risk that occur during secondary succession in tropical dry forests, remains to be explored.

Tree taxa with succulent stems are abundant in tropical dry forests, suggesting that the capacity to store water in sapwood might be of special importance as a drought avoidance mechanism (Borchert 1994). For adult trees, sapwood water storage has been linked with water demands for reproduction and leaf flushing at the end of the dry season (Reich & Borchert 1984; Borchert 1994; Chapotin,

Razanameharizaka & Holbrook 2005). Transient use of water stored in stems of seasonal tropical forest trees has also been shown to reduce daily fluctuations in transpiration-induced tension that could generate xylem embolism (Goldstein *et al.* 1998; Scholz *et al.* 2007, 2011; Meinzer *et al.* 2008). By this mechanism, trees transiently buffer daily fluctuations in plant water status and extend carbon gain on a daily basis. The selective value of sapwood water reserves in seedlings may be high because at this stage of development, plant rooting depth and capacity to explore the soil for water are limited, and plants are not subject to selective pressures of water demands for reproduction. To date, the role of sapwood water storage in allowing seedlings to withstand dry spells has not been addressed. Finally, because high sapwood water storage capacity appears to be positively correlated with xylem vulnerability to embolism among species (Scholz *et al.* 2011), it is possible that stem water storage mediates a tradeoff between resistance to embolism and its avoidance by shedding leaves.

In the present study, we assessed responses of seedlings of early and late successional species from the tropical dry forest to a simulated short drought event, and explored mechanisms responsible for variation in plant performance among species and successional groups. We firstly characterized key environmental variables along a gradient of secondary succession in the field to test whether seedlings are potentially exposed to higher risk of drought at early successional stages. Secondly, using potted seedlings we tested whether early and late successional species differed in drought resistance, that is, whether at a given soil water deficit their physiological function differed. Thirdly, by monitoring loss of photosynthetic rate, leaf area and stem conductivity, along with both soil and plant water deficits for a range of species varying in maximum sapwood water content, we were able to explore the interplay between xylem resistance to embolism, leaf area loss and sapwood water storage as mechanisms for coping with soil drought. In particular we asked: (1) How do mechanisms of drought tolerance and avoidance vary among successional groups and species?; (2) How do physiological performance and mechanisms for withstanding drought vary with stem water storage capacity?; (3) What is the role of stem water storage in response to short periods of soil drought?; (4) Are there tradeoffs between drought resistance and avoidance strategies in ensuring xylem safety?; and (5) Do early and late successional groups differentiate along such a tradeoff?

METHODS

Study system

This study was conducted on greenhouse-grown seedlings of 12 tree species common in the tropical dry forest of Chamela, Jalisco, México, located at 19°30' N, 105°03' W on the Pacific Coast. This plant community experiences a markedly seasonal precipitation regime, with most of the 748 mm mean annual precipitation falling from July to

Table 1. Study species representative of early and late successional sites in the tropical dry forest of Chamela, Jalisco, Mexico

Early successional	Late successional
<i>Mimosa arenosa</i>	<i>Caesalpinia coriaria</i>
<i>Senna atomaria</i>	<i>Lonchocarpus constrictus</i>
<i>Piptadenia constricta</i>	<i>Ipomea wolcottiana</i>
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	<i>Apoplanesia paniculata</i>
<i>Cordia eleagnoides</i>	<i>Ceiba grandiflora</i>
<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Ceiba aesculifolia</i>

Note: Early successional species are those specialized a colonizing early secondary sites, plus those species that successfully establish in the early habitats but are also abundant at the late successional stages. Late successional species are those species mostly restricted from the late successional to old growth forests sites.

October (Lott, Bullock & Solis-Magallanes 1987). The seasonality of water available for plants is exacerbated by the predominance of shallow soils (10–45 cm depth; Galicia *et al.* 1999). The great majority of species at Chamela lose their leaves in response to drought, remaining leafless during 5 to 7 months, and flushing back at the onset of the rainy season (Bullock & Solis-Magallanes 1990). Leaf shedding and flushing events are also commonly observed in response to episodic dry spells during the rainy season (Páramo-Pérez 2009). The landscape around Chamela consists of patches with mature intact forest, and patches with different age of abandonment after human-related activities, resulting in a mosaic of vegetation patches with different ages of recovery. The vegetation across chronosequences ranging from 0 to 12 years after abandonment, as well as the mature forest, have been censused during 6 years in permanent plots (Maza-Villalobos *et al.* 2011; Ramos-López 2012). Based on this information, we selected 12 tree species differing in their successional status to study performance under drought and drought resistance strategies at the seedling stage (Table 1). Because we were interested in discerning traits that enable or impede establishment and persistence in the early successional sites, we selected two groups of six species each: (1) ‘early successional species’, comprising specialists (pioneers) largely restricted to early successional stages, plus generalists that appear during early stages of succession, but also remain abundant across different successional stages; and (2) ‘late successional species’, comprising taxa that successfully establish in late to old growth forest, but not in early sites.

Environmental variation along an axis of vegetation recovery

A static picture of environmental gradients potentially experienced by seedlings across early phases of secondary succession and in the mature forest was obtained in the lands surrounding Chamela during three clear-sky days at the onset of the dry season. Physical variables, including canopy openness, soil volumetric water content, air

temperature, relative humidity and soil temperature were measured in eight plots differing in fallow age (*0 years fallow*: recently abandoned pastures with no time of recovery; *early fallow*: 3–5 years of recovery; and *mid fallow*: 8–12 years of recovery) and in two mature forest plots. These 10 plots belong to a larger permanent study that evaluates the dynamic changes of vegetation along secondary succession in the Chamela region (see Maza-Villalobos *et al.* 2011 for a complete site and plot description). In each site, 12 to 33 sampling points were randomly selected. Percent canopy openness was extracted from Maza-Villalobos *et al.* (2011). Gravimetric water content of the upper 10 cm of soil was obtained from ~100 mL soil cores sampled in the early morning. Samples were first weighed fresh, then oven dried for 5 d at 100 °C to determine gravimetric water content as: (soil fresh mass – soil dry mass) / dry mass × 100. In each plot, air temperature (to 0.1 °C) and relative humidity were recorded at 20 cm above the forest floor every 5 min between 1200 and 1400 h using automated sensors and data loggers (HOBO ProV2, Onset, Cape Cod, MA, USA). Temperature and humidity data were used for calculating the VPD (kPa). Temperature at the soil surface (to 0.1 °C) was also measured every 5 min between 1200 and 1400 h using an infrared thermometer (OS530HR, Omega, Stamford, CT, USA). Because we were unable to place sensors in all plots simultaneously, to control for the day-to-day variation we grouped sites based on their age of abandonment so that on each day we sampled three to four sites representing the four stages of vegetation recovery described above. Using this approach, the data collection was completed within 3 d.

Experimental procedures

We collected seeds of each of the 12 species from at least 10 individuals during the peak of fruit production. Early successional species were collected from individuals growing in the early fallow sites, while late successional species were collected in late successional sites and in the mature forest within the boundaries of Chamela Biological Station. A greenhouse experiment was established to evaluate responses of 1-year-old seedlings to progressive soil drought. Seeds were placed in wet sand beds in a greenhouse for germination. Fifteen days after the radicle emerged, when the first pair of leaves was fully expanded, we randomly chose 56 seedlings per species and transplanted them to ca. 6-l (14 cm diameter × 40 cm tall) pots with basal drainage (one seedling per pot) containing river sand. Initially, each pot received a dose of controlled-release fertilizer (14.61 g of Multicote 8: 18N – 6P – 12K + 2MgO + ME; Haifa Chemicals, Haifa Bay, Israel). The pot position was assigned in a randomized block design to statistically control for solar radiation and temperature variation in the greenhouse. Plants were grown for a 12-month period at low soil water deficit (soil water potential between –0.05 and –0.22 MPa). The average greenhouse conditions were: air temperature 21.5 °C (48.0 to 7.6 °C), relative humidity 60% (85–41%) and a daily average of photosynthetic photon flux (PPF) of 745 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (max. 917 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). At 12 months, six

blocks, containing ~10 plants per species, were subjected to progressive soil desiccation by cessation of watering, simulating rates of decline in soil water potential (Ψ_{soil}) from -0.5 to -5 MPa in 27 d, a rate similar within the range of values observed in the field in the Chamela region (Páramo-Pérez 2009).

Physiological and morphological traits prior to imposition of drought

Before imposing a progressive drought treatment on the greenhouse-grown seedlings, we measured leaf gas exchange, stem hydraulic conductivity and stem water content at full hydration. The initial photosynthetic capacity (A_{ini} ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was measured in four seedlings of each species. Measurements were made between 0800 and 1100 h with a portable gas exchange system (Li-Cor 6400, Lincoln, NE, USA) on two young, fully expanded leaves per seedling. Air CO_2 concentration and PPF were maintained at $\sim 400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ and at $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. We measured the stem hydraulic conductivity in five seedlings per species. For each plant, the stem was cut at the base under water and immediately transported to the laboratory where a second cut was made under water with a razor blade to remove possible vessel obstructions. Stem sections ranged between 10 and 14 cm long, and when present, leaves were removed and scars were sealed with parafilm. The stem section was connected to a reservoir containing a degassed and filtered ($0.2 \mu\text{m}$) 10 mM KCl solution providing a hydraulic head of ~ 3 kPa. With the stem section attached to the reservoir and after a 15 min period of stabilization, we quantified the water flow (mass per 10 s; g s^{-1}) passing through the stem section. Three consecutive measurements were taken to assure that water flow had reached a steady state. The hydraulic conductivity (k_{h}) was calculated as the ratio between the water flow (F) passing through the stem section and the pressure gradient (dP/dx) (Tyree & Ewers 1991). The total length and diameter of each stem were measured to 0.01 mm. The stem-specific hydraulic conductivity (k_{s}) sensu Tyree & Ewers (1991) was then calculated as $k_{\text{s}} = (k_{\text{h}}/\text{xylem cross-sectional area}) \times \text{stem length}$. Sample collections and measurements were made prior to dawn to obtain the maximum native conductivity. Finally, we measured wood density (WD; g cm^{-3}) in five individuals per species, following Pineda-García *et al.* (2011), and calculated saturated sapwood water content (SWC) by applying the equation proposed by Simpson (1993). The seedlings sacrificed for hydraulic measurements were used to obtain total mass before drought imposition. The mean mass of 12-month-old seedlings ranged from 2.32 to 23.80 g, and in no case was the sand matrix observed to contain a high root density, indicating the likely absence of severe pot effects on availability of soil resources for plant growth.

Monitoring of progressive soil drought

The time course of soil volumetric water content was continuously monitored for each experimental pot using a

theta probe soil moisture sensor -ML2x, and a HH2 reader (Delta-T Devices, Cambridge, UK), inserted laterally to the pot at 10 and 20 cm depth. Volumetric water content was later converted to soil water potential using a soil water release curve constructed with a dew point potentiometer (WP4-T, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, USA) for the sand used as the growth medium.

Loss of photosynthetic capacity, leaf area, plant water status and stem conductivity

Photosynthetic CO_2 assimilation rates were monitored on 26 randomly selected seedlings of each species during the desiccation trial. The measurement protocol was the same as that used prior to imposition of drought. Measurements were done in young, fully developed healthy leaves, and restricted to the remaining non-wilted leaves as wilting progressed. The photosynthetic rate was transformed to percentage loss (PLA) relative to the maximum value registered before the beginning of the experimental drought by applying the formula: $\text{PLA} = 100 \times ((A_{\text{ini}} - A) / A_{\text{ini}})$. The same group of plants was used for monitoring percentage loss of initial leaf area (PLLA) by applying $\text{PLLA} = 100 \times ((LA_{\text{ini}} - LA) / LA_{\text{ini}})$. Percentage loss at any census was visually assessed by comparing the living leaf area to a photograph of the initial condition. The total number of censuses of both variables ranged between 10 and 50, depending on the species. Plant water status and stem hydraulic conductivity were monitored during the desiccation trial by collecting plants representing a wide range of visible wilting conditions. Sample sizes ranged from 8 to 20 depending on the species. Each plant was collected at predawn for measuring leaf water content, leaf water potential (Ψ_{L}), and stem k_{s} . Before the hydraulic conductivity determinations and to obtain leaf water content, one leaf was excised and used to extract one disc of 1 cm^2 that was immediately weighed and then oven dried for 42 h at 70°C . A second leaf or a distal shoot tip (depending on the species) was then immediately excised and used for Ψ_{L} measurements using a pressure chamber. Finally, plants were cut under water at the stem base and kept submerged inside a black plastic bag for laboratory measurements of stem k_{s} a few minutes later. The main stem was recut under water and used for measuring k_{s} , following the procedures described previously. Maximum conductivity (k_{smax}) of each stem was then obtained after flushing out emboli by applying a 100 kPa pressure head during 10 min, and re-measuring water flow. Per each stem, we quantified the percentage loss of hydraulic conductivity (PLC) as: $\text{PLC} = 100 \times ((k_{\text{smax}} - k_{\text{s}}) / k_{\text{smax}})$. We also tracked plant water status in those seedlings used for monitoring photosynthesis and leaf area loss, by inferring water potential from leaf water content. At every census, 1 cm^2 leaf disc was collected between 0800 and 1100 h, immediately wrapped in aluminium foil, bagged and a few minutes later processed using the protocols previously described for obtaining leaf water content. Leaf samples were always taken from the least wilted tissues available in each plant. The data

obtained by destructive sampling prior to stem hydraulic conductivity determination were used to derive relationships between leaf water potential and leaf water content per species. Strong relationships detected between water potential measured directly and water potential derived from leaf disks ($r^2 > 0.67$) allowed us to use minimally destructive sampling to analyse loss of photosynthesis and leaf area with plant water status.

Statistical analysis

Environmental conditions along a successional gradient

Microenvironmental changes during secondary succession were analysed by regressing mean values of soil and air temperature, relative humidity, soil water content, and the VPD against canopy openness. Special attention was given to canopy openness as it is recognized that vegetation development is the causal factor for changes in microenvironment during secondary succession (Guariguata & Ostertag 2001; Lebrija-Trejos *et al.* 2010, 2011). Also, we decided to use canopy openness as an explanatory variable because there was uncertainty in the determination of the time elapsed since abandonment of each of the plots (Maza-Villalobos *et al.* 2011).

Drought performance among species and successional groups

Patterns of percentage loss of physiological performance (PLA, PLLA and PLC) for each species during soil desiccation were analysed by plotting dependent variables against soil water potential, and fitting a non-linear Weibull four-parameter model. The Weibull model was used because its flexibility allowed for properly fitting the different shapes of the loss of physiological performance among the species studied (Lopez *et al.* 2005). To characterize species performance during soil desiccation, we derived thresholds of Ψ_{soil} at which plants lost 20% ($\Psi_{\text{soil}20}$), 50% ($\Psi_{\text{soil}50}$) and 80% ($\Psi_{\text{soil}80}$) of each of the three physiological performance variables defined previously. Analogous curves describing the loss of function were obtained by taking the plant water potential as a reference. From these curves, we derived thresholds of Ψ_{plant} at which species lost 20% ($\Psi_{\text{plant}20}$), 50% ($\Psi_{\text{plant}50}$) and 80% ($\Psi_{\text{plant}80}$), of physiological function. However, we were not able to derive Ψ_{soil} and Ψ_{plant} values for 80% loss of hydraulic conductivity for *Ceiba grandiflora* because this species dropped all of its leaves before reaching a higher level of hydraulic loss. The hypothesis that early and late successional species differed in their loss of function during drought was tested by *t*-test using the threshold values of Ψ_{soil} for 20, 50 and 80% loss of photosynthetic capacity (PLA), leaf area (PLLA) and hydraulic conductivity (PLC) as data points. Secondly, to examine how mechanisms for maintaining physiological function under drought varied among successional groups and species, we compared early versus late successional

species by using *t*-tests based on species-specific thresholds of Ψ_{plant} for PLA, PLC and PLLA. Finally, we assessed patterns of coordination between loss of function in response to soil water deficit, and in response to plant water deficit. To do so, we calculated Pearson correlation coefficients between Ψ_{soil} and Ψ_{plant} at 20, 50 and 80% loss of initial photosynthesis, leaf area and stem conductivity. In this analysis, a positive 1:1 correlation would indicate that plants respond to soil desiccation as simple osmometers.

To address the role of sapwood water storage in species' ability to avoid or tolerate soil drought, we firstly regressed values of Ψ_{plant} and Ψ_{soil} at 20, 50 and 80% loss of photosynthesis, leaf area and stem conductivity, against values of stem water content at full hydration for each species. Secondly, we calculated the difference between the plant predawn water potential and the soil water potential ($\Psi_{\text{plant}} - \Psi_{\text{soil}}$) at the three thresholds of loss of stem conductivity, as a measure of plant decoupling from soil desiccation, and we regressed this variable against stem water content at full hydration (soil and plant predawn values were only obtained for PLC). Finally, to detect the existence of a tradeoff between drought avoidance through leaf area loss and xylem resistance to embolism, we performed Pearson correlation analyses between PLLA and PLC at 20, 50 and 80% loss when referenced to soil and plant water potentials.

RESULTS

Environmental conditions along a successional gradient

Recently abandoned sites exhibited higher soil and air temperature, lower relative humidity and higher VPD, which changed monotonically with canopy closure (Fig. 1a–d, respectively) as expected. The soil water content decreased exponentially with increasing canopy openness, reaching an asymptote at about 30% canopy openness (Fig. 1e).

Drought performance among species and successional groups

For all species the photosynthetic rate, leaf area and stem specific conductivity decreased during soil drying, following non-linear trends that varied widely in shape among species (Supporting Information Fig. S1). Of the three functional traits evaluated, the photosynthetic rate was the most sensitive to soil drought, whereas the stem hydraulic conductivity was affected only at much more negative water potentials (Fig. 2a–c). For example, the 12 species lost 50% of their initial photosynthetic rate at a relatively high mean soil water potential of -0.58 MPa (Fig. 2a), whereas 50% loss of hydraulic conductivity occurred at a mean Ψ_{soil} of -4.86 MPa (Fig. 2c). Soil water potential at 20, 50 and 80% loss of hydraulic conductivity exhibited the greatest variation among species, with Ψ_{soil} at 50 PLC ranging from -1.64 MPa in *Cordia eleagnoides* to -7.0 MPa in *Ipomea wolcottiana* (Fig. 2c). However, early and late successional

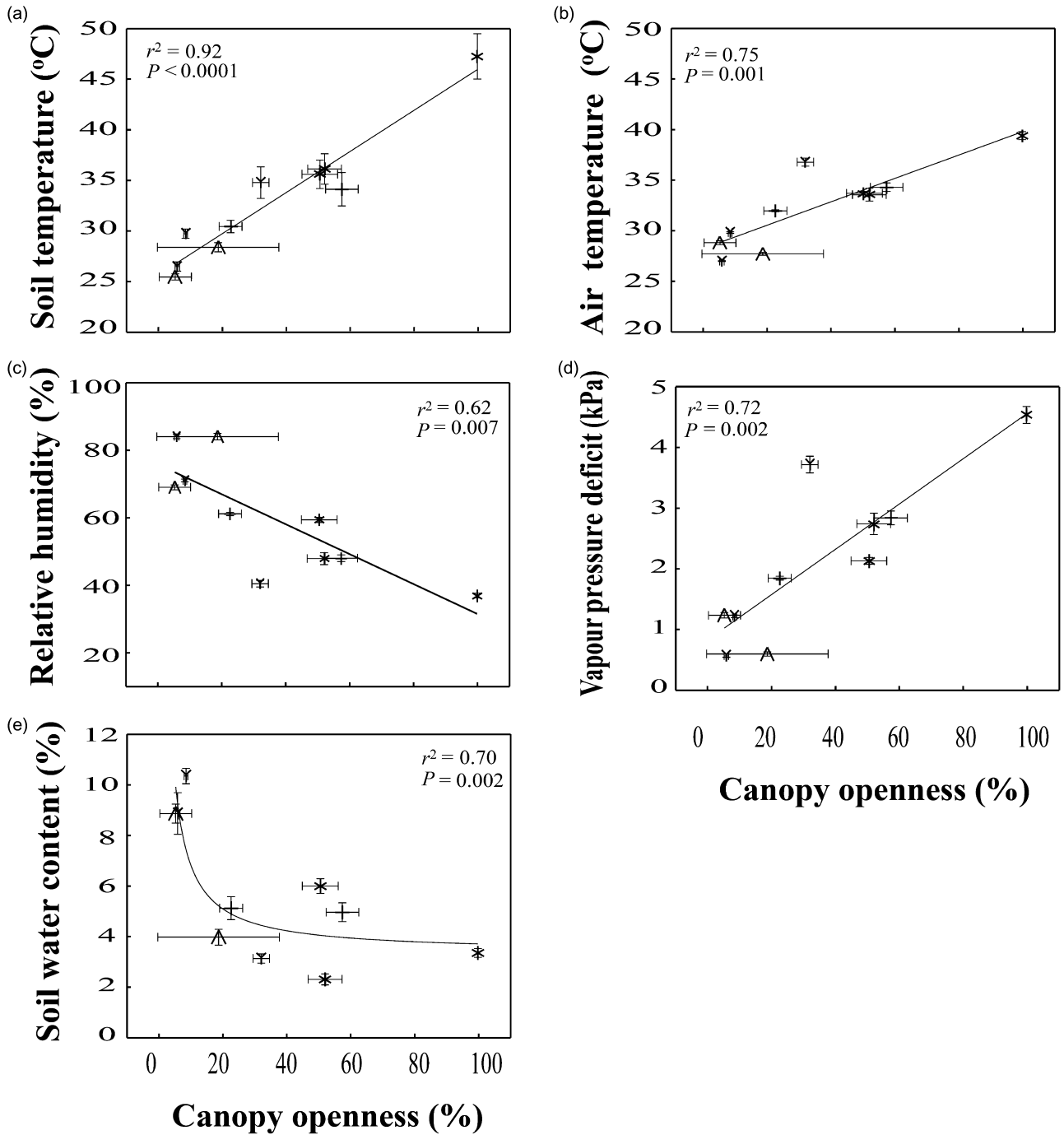


Figure 1. Environmental variation along a gradient of canopy openness in early successional and mature forest plots with different disturbance histories in a tropical dry forest region in Chamela, Jalisco, Mexico. (a) soil temperature; (b) air temperature; (c) relative humidity; (d) vapour pressure deficit; and (e) soil water content. Symbols: (*) 0 years fallow: recently abandoned pastures; (+) early fallow: 3–5 years after abandonment; (Y) mid fallow: 8–12 years after abandonment; (Δ) mature forest. Standard error bars are shown.

species did not differ significantly with respect to values of Ψ_{soil} corresponding to 20, 50 and 80% loss of photosynthetic rate, leaf area and stem hydraulic conductivity (data not shown; Fig. 2a–c).

Three patterns arose when evaluating functional response to drought in relation to plant water potential.

Firstly, as with Ψ_{soil} , there was high variation among species in the Ψ_{plant} at which the loss of functions occurred (Supporting Information Fig. S2), with loss of photosynthetic activity occurring most rapidly and showing the least variability across species, and stem conductivity showing the opposite pattern (Fig. 2d–f). Secondly, losses of function in

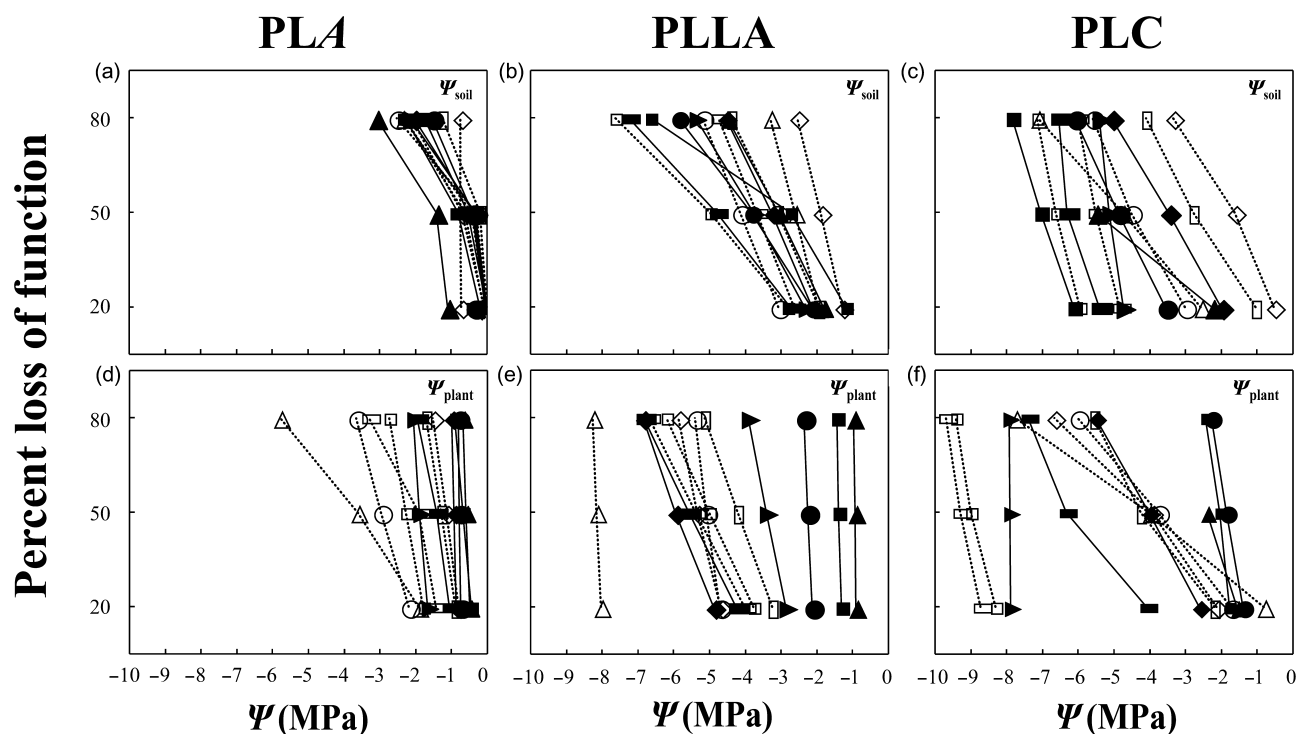


Figure 2. Trajectories of loss of plant function in relation to soil and plant water deficit during a progressive soil drought event for seedlings of 12 tropical dry forest tree species. Data points represent soil and plant water potential values (Ψ_{soil} , Ψ_{plant}) at 20, 50 and 80% loss of photosynthetic rate (PLA) (a and d), leaf area (PLLA) (b and e) and stem hydraulic conductivity (PLC) (c and f). Closed symbols indicate late successional species and open symbols represent early successional species. *Caesalpinia eriostachys* \square , *Cordia eleagnoides* \diamond , *Glicicidia sepium* Δ , *Senna atomaria* \square , *Piptadenia constricta* \square , *Mimosa arenosa* \circ , *Apoplanesia paniculata* \blacklozenge , *Caesalpinia coriaria* \blacksquare , *Ceiba aesculifolia* \bullet , *Ceiba grandiflora* \blacktriangle , *Ipomea wolcottiana* \blacksquare , *Lonchocarpus constrictus* \blacktriangleright . Ψ values at 80 PLC for \blacktriangle *C. grandiflora* were not obtained (see Methods section).

relation to drought followed different trajectories when expressed in relation to Ψ_{plant} , resulting in changes in the rankings of species according to their apparent sensitivities to drought (Fig. 2d–f). This was indicated by the lack of significant correlation between values of Ψ_{plant} and Ψ_{soil} at which given losses of function occurred ($P > 0.08$ for all correlations). Thirdly, unlike results based on Ψ_{soil} ,

successional groups did differ in sensitivity to changes in Ψ_{plant} ; in particular regarding photosynthesis and marginally in loss of leaf area, but not in loss of stem conductivity (Table 2). Early successional species lost 50 and 80% of photosynthesis and leaf area at more negative plant water potentials, than did late successional species (Fig. 2d).

Trait	Late successional species	Early successional species	t-Test	
	Mean $\Psi \pm$ SE	Mean $\Psi \pm$ SE	t	P
PLA $\Psi_{\text{plant } 20}$	-0.89 \pm 0.18	-1.52 \pm 0.23	-2.12	0.06
PLA $\Psi_{\text{plant } 50}$	-1.06 \pm 0.21	-2.22 \pm 0.39	-2.61	0.03
PLA $\Psi_{\text{plant } 80}$	-1.25 \pm 0.25	-3.13 \pm 0.64	-2.75	0.02
PLLA $\Psi_{\text{plant } 20}$	-2.74 \pm 0.65	-4.76 \pm 0.70	-2.12	0.06
PLLA $\Psi_{\text{plant } 50}$	-3.27 \pm 0.87	-5.55 \pm 0.55	-2.22	>0.05
PLLA $\Psi_{\text{plant } 80}$	-3.74 \pm 1.07	-6.27 \pm 0.46	-2.18	>0.05
PLC $\Psi_{\text{plant } 20}$	-3.23 \pm 1.02	-4.00 \pm 1.45	-0.43	0.68
PLC $\Psi_{\text{plant } 50}$	-4.11 \pm 1.03	-5.72 \pm 1.09	-1.08	0.31
PLC $\Psi_{\text{plant } 80}$	-5.13 \pm 1.19	-7.53 \pm 0.71	-1.80	0.11

Table 2. Thresholds of plant water potential (Ψ) for 20, 50 and 80% loss of photosynthetic rate (PLA), leaf area (PLLA) and stem hydraulic conductivity (PLC) for seedlings of early and late successional tropical dry forest species

Note: All tests considered 12 species, except PLC₈₀, where $n = 11$ (see Methods section). Significant differences are shown in bold ($P \leq 0.05$).

Table 3. Relationships between stem water storage capacity and threshold values of soil and plant Ψ for 20, 50 and 80% loss of photosynthetic rate (PLA), leaf area (PLLA) and stem hydraulic conductivity (PLC), during progressive soil drought

		r^2	P
Soil water potential	PLA $\Psi_{\text{soil } 20}$	0.13	0.25
	PLA $\Psi_{\text{soil } 50}$	0.12	0.26
	PLA $\Psi_{\text{soil } 80}$	0.02	0.68
	PLLA $\Psi_{\text{soil } 20}$	0.59	0.003
	PLLA $\Psi_{\text{soil } 50}$	0.37	0.04
	PLLA $\Psi_{\text{soil } 80}$	0.05	0.49
	PLC $\Psi_{\text{soil } 20}$	0.01	0.71
	PLC $\Psi_{\text{soil } 50}$	0.05	0.45
	PLC $\Psi_{\text{soil } 80}$	0.13	0.27
Plant water potential	PLA $\Psi_{\text{plant } 20}$	0.46	0.01
	PLA $\Psi_{\text{plant } 50}$	0.32	0.05
	PLA $\Psi_{\text{plant } 80}$	0.25	0.10
	PLLA $\Psi_{\text{plant } 20}$	0.39	0.03
	PLLA $\Psi_{\text{plant } 50}$	0.50	0.01
	PLLA $\Psi_{\text{plant } 80}$	0.56	0.005
	PLC $\Psi_{\text{plant } 20}$	0.35	0.04
	PLC $\Psi_{\text{plant } 50}$	0.62	0.002
	PLC $\Psi_{\text{plant } 80}$	0.60	0.003

Note: All tests considered 12 species, except PLC₈₀, where $n = 11$ (see Methods section).

Regression summary statistics are shown. Significant differences are shown in bold ($P \leq 0.05$).

Correlates of maximum water storage capacity

Saturated sapwood water storage content (SWC) of species was positively related to the plant Ψ at which 20, 50 or 80% loss of performance (PLA, PLLA and PLC) occurred (Table 3, Fig. 3). In contrast, these correlations tended to weaken or disappear when performance was related to soil Ψ . On the other hand, SWC was positively associated with our measure of the degree of decoupling between plant and soil ($\Psi_{\text{plant}} - \Psi_{\text{soil}}$). Species with a high SWC were able to maintain their Ψ above that of the soil during drought (Fig. 4). In contrast, the Ψ of the species with the lowest stem SWC remained below that of the soil during the entire drying cycle. As the soil drought intensified only the species with the highest stem, water storage capacity maintained plant water potential above that of the highly desiccated soil (Fig. 4b,c).

Drought resistance and avoidance through reduction of leaf area

There were significant positive correlations between thresholds of Ψ_{plant} and Ψ_{soil} for leaf area loss (avoidance) and the corresponding thresholds for loss of stem hydraulic conductivity (resistance). However, these trends were significant only at elevated levels of water stress (80% loss of plant function, Fig. 5a). Thus, species that lost 80% of initial stem conductivity at high water potentials also lost 80% of initial leaf area at high water potentials when considering both soil and plant water status (Fig. 5). Early and late

successional species were not clearly separated along relationships between PLLA and PLC neither at the soil nor at the plant water status level.

DISCUSSION

Early successional sites are drier and warmer both above and below ground, compared with mature forest sites

As expected, our results suggest that secondary succession in tropical dry forests imposes a gradient of drought risk for seedlings, which peaks at the early stages and dramatically decreases with canopy development. Concurrent reductions in VPD and air temperature, and increases in soil water content with increasing canopy cover, suggest that such a gradient of drought risk occurs both above and below ground, likely because a reduction of initial high radiation loads and consequent evaporative water losses from the upper soil layers decline as the canopy develops. Our findings agree with those of previous studies reporting that during the onset of the dry season, superficial soil water content increases and VPD and air temperature decrease with seral stage development in other tropical dry forests (Hasselquist, Allen & Santiago 2010; Lebrija-Trejos *et al.* 2011). Together, these results suggest firstly that drought episodes during the rainy season may be stronger and/or longer in early successional sites than in mature forest sites. Secondly, the ways plants use water and respond to droughts may be important sources of species habitat partitioning, particularly for the early stages of plant development.

High variation in physiological performance among tropical dry forest species during periods of drought

In tropical dry forests, plants are subject to drought both due to seasonality of rainfall and to the occurrence of drought spells during the rainy season (García-Oliva *et al.* 1991; Páramo-Pérez 2009). Under this scenario, species success may largely be determined firstly by the ability of plants to continue growing particularly during drought periods, and secondly by avoiding hydraulic failure and thus death. Finally, successful species would be the ones that are preconditioned for rapid recovery of growth when drought ends (Sobrado 1993; Pineda-García *et al.* 2011). Our results suggest that tropical dry forest species vary widely in their capacity to maintain function during soil droughts. The amplitude of variation in drought performance depended upon the physiological response and the level of soil drought being considered. In our study, the wide variation among species in trajectories for loss of stem conductivity across all levels of Ψ_{soil} suggests that species' ability to maintain the hydraulic capacity of stems may be a major axis of species differentiation in response to soil drought in tropical dry forests. In contrast, the rapid decline in photosynthetic rates and loss of leaf area during the early stages of

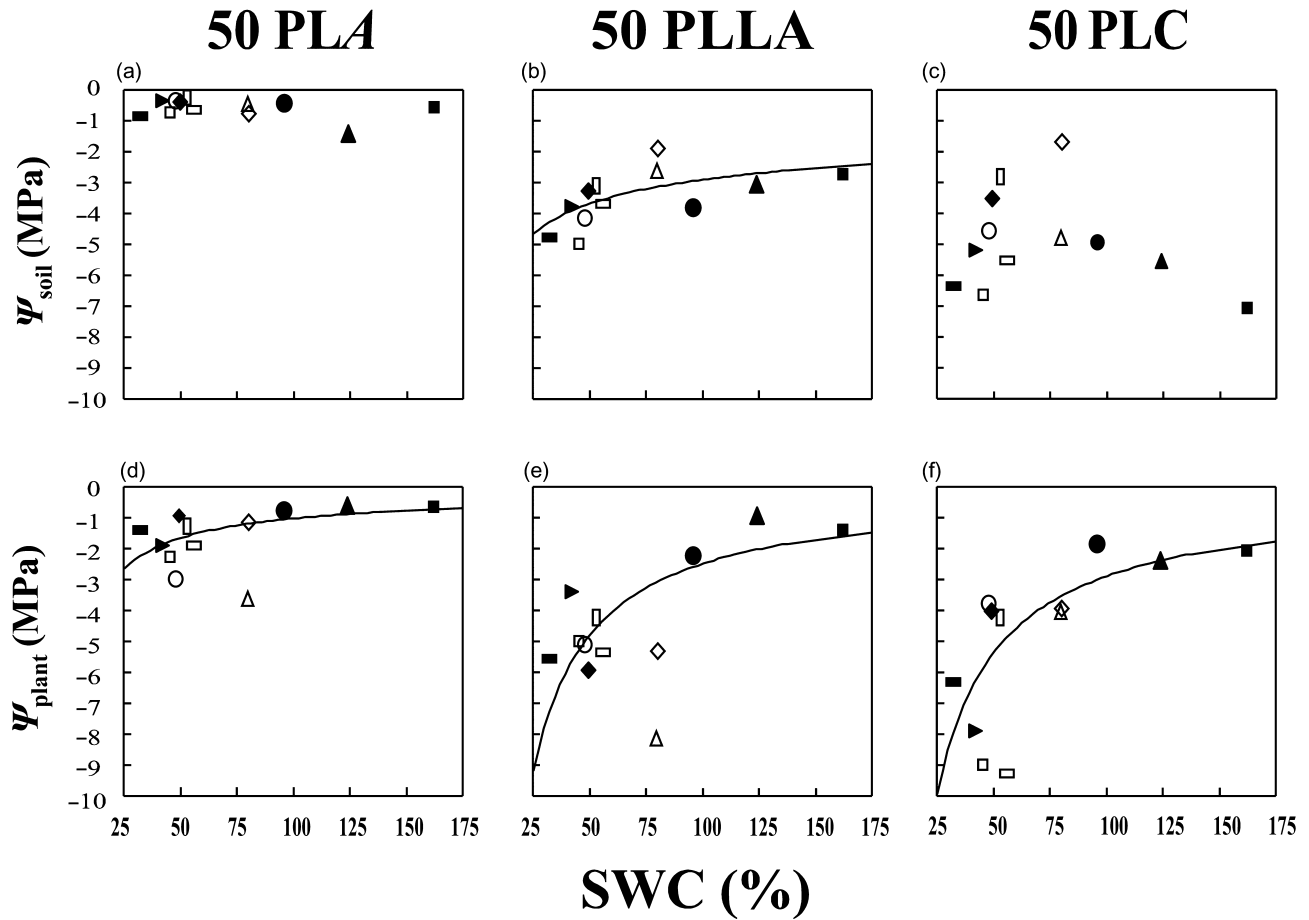


Figure 3. Relationships between maximum sapwood water content (SWC) and soil and plant water potentials (Ψ_{soil} , Ψ_{plant}) at 50% loss of photosynthetic rate (PLA) (a and d), leaf area (PLLA) (b and e) and stem hydraulic conductivity (PLC) (c and f) among seedlings of 12 tropical dry forest species. Species symbols as in Fig. 2. See Table 3 for summary statistics.

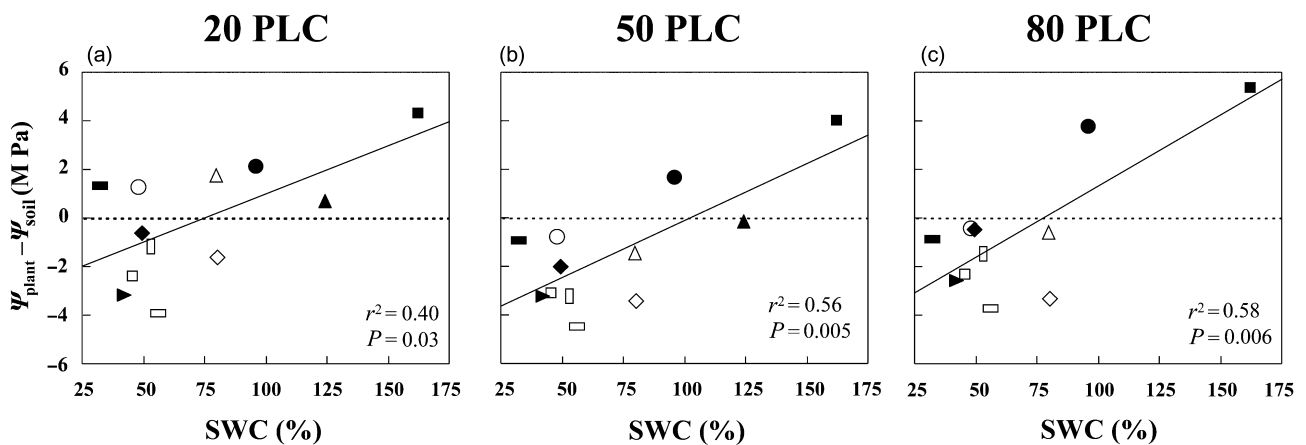


Figure 4. Predawn disequilibrium between plant and soil water potential ($\Psi_{\text{plant}} - \Psi_{\text{soil}}$) at different thresholds of percent loss of stem conductivity (PLC) in relation to stem water storage capacity (SWC). Species symbols as in Fig. 2. Ψ values at 80 PLC for \blacktriangle *C. grandiflora* were not obtained (see Methods section). Dotted line represents equilibrium between the plant and soil Ψ . (a) 20 PLC; (b) 50 PLC; (c) 80 PLC.

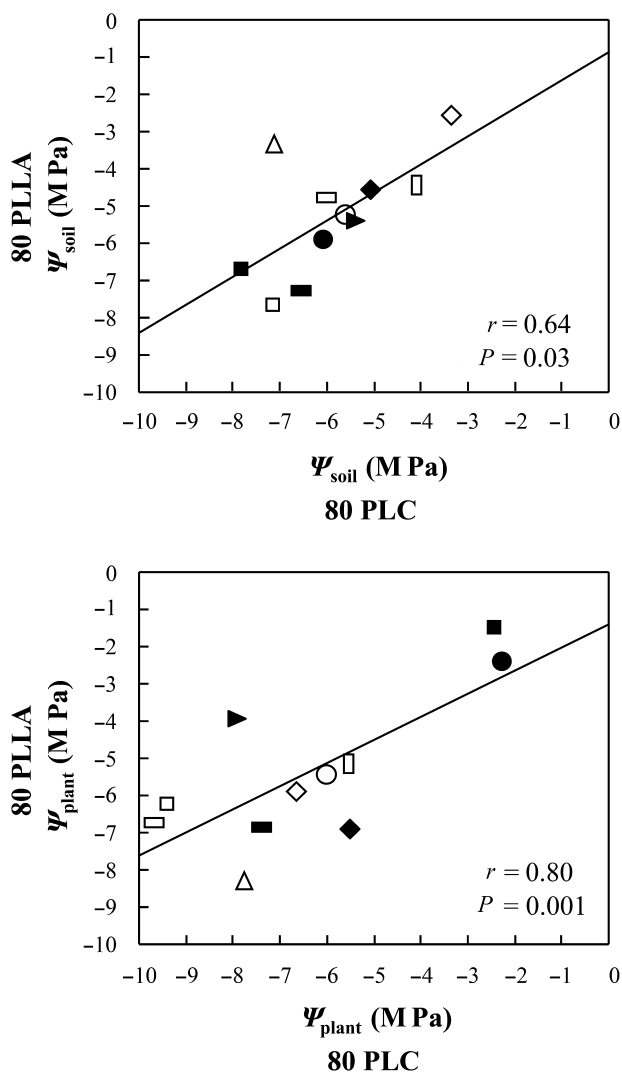


Figure 5. Correlations between water potentials at 80% loss of stem conductivity (80 PLC) and 80% loss of leaf area (80 PLLA) among seedlings of 11 tropical dry forest tree species. Thresholds referenced to soil (upper), and plant (lower) Ψ . Species symbols as in Fig. 2. Value of 80 PLC for \blacktriangle *C. grandiflora* was not obtained (see Methods section).

drought seem to be generalized responses among the species studied. In principle, these results can be expected among species belonging to a drought-deciduous community. However, this pattern did not persist at later stages of soil drought when species varied widely in their ability to retain 20% of their leaf area. Because the remaining leaves had negligible rates of net photosynthesis at the highest levels of soil drought, the functional significance of retaining a larger fraction of leaves may not be related to maintenance of growth during drought, but rather to maintaining the potential for a fast recovery when drought ends. This potential advantage may be especially important when responding to repeated short droughts occurring during the rainy season. In tropical seasonal forests, drought spells are pervasive events (Borchert, Rivera & Hagnauer 2002; Peña

& Douglas 2002; Ichie *et al.* 2004; Engelbrecht *et al.* 2006; Páramo-Pérez 2009), which in Chamela can last between 7 and 30 d, reducing soil water content to as low as 3% (García-Oliva *et al.* 1991; Páramo-Pérez 2009).

Early and late successional species did not differ in resistance to soil drought

Overall, our results suggest that the successional groups did not differ in terms of resistance to soil drought; rather, a large variation in all responses was clear within each group, particularly for the early successional species. Species capable of establishing during early successional stages maintained 20% of hydraulic conductivity and leaf area at low, intermediate or high levels of soil drought, as was the case with *C. eleagnoides*, *Mimosa arenosa* and *Caesalpinia eriostachys*, respectively. The ability of the species that were more sensitive to soil drought to successfully establish in the drought-prone early-successional habitats seems puzzling.

One potential explanation is that seedlings of these species may escape from the microenvironment very early during drought periods, either by rapidly accessing deeper root soil zones after they emerged or by rapidly reducing leaf area and thus water loss. The lack of soil moisture data at greater depths in Chamela prevents us from determining whether the detected differences in soil water content at 10 cm between early successional and late successional forest, persist with soil depth. Overall, the importance of rapid root elongation to seedling success in the early secondary sites remains to be elucidated. Escaping from soil drought through leaf shedding may be an important adaptation for species with xylem that is highly vulnerable to cavitation (Sobrado 1993; Holbrook, Whitbeck & Mooney 1995; Choat *et al.* 2005), particularly if plants are restricted to using water from shallow soil layers (Jackson *et al.* 1995; Meinzer *et al.* 1999), as is the case for seedlings. In our system, the faster loss of leaf area and stem conductivity among some early successional species at elevated levels of soil drought suggests that rapid drought escape through leaf area reduction is a strategy for preventing massive hydraulic failure, allowing survival during prolonged droughts in the first seral stages of the secondary succession. This seems to be the case for early successional specialists such as *M. arenosa* and *Senna attomaria*. In Chamela, a negative correlation between vegetation leaf litter production and rainfall in early secondary plots (Arreola-Villa 2012) is consistent with this idea, though this hypothesis remains to be tested experimentally. Future comparative studies evaluating plant performance and survival in relation to speed of leaf shedding during drought in sites undergoing secondary succession may resolve this question. On the other hand, our data suggest that high resistance to soil drought based on high resistance of xylem to embolism may be common among generalist species capable of establishing themselves during early stages of secondary succession. Such is the case with *C. eriostachys* and *Piptadenia constricta*.

The inclusion of a larger number of species, as well as more detailed understanding of species distributions and ecology, may be necessary to determine the extent to which successional groups differ in their physiological resistance to soil drought.

Sapwood water storage decouples plant and soil water status, allowing species with contrasting physiological tolerances to perform similarly at a given level of soil water deficit

The joint analysis of species' responses to water deficit at both the soil and plant level revealed a poor correspondence, suggesting that inherent tolerances of tissues (xylem or leaf) to dehydration are insufficient to explain species rankings according to their ability to maintain physiological functions during soil drying. This was indicated by the lack of significant correlations between thresholds of plant and soil water potentials for losses of stem conductivity, leaf area and photosynthetic activity.

In addition, our data suggest that more than one physiological trait was responsible for maintaining a given level of performance as the soil dried. In particular, the relationships involving maximum stem water storage suggest that this variable played an important role in decoupling plant water status from soil water status, allowing those species with more vulnerable xylem to maintain function at higher levels of soil desiccation. Species with higher water storage capacity were more vulnerable to xylem embolism and lost leaf area and photosynthetic activity more rapidly as drought intensified. A positive association between xylem capacitance and vulnerability to embolism has been noted in numerous woody species representative of a broad range of communities (Meinzer *et al.* 2008, 2009; Scholz *et al.* 2011), including the tropical dry forest (Méndez-Alonzo *et al.* 2012). This pattern may result from physical constraints on xylem structure–function relationships. In a given xylem volume, more space for storing water may imply a reduction of mass invested in xylem structural reinforcements that contribute to embolism and implosion resistance (Jacobsen *et al.* 2005; Pratt *et al.* 2007). On the other hand, the rapid loss of photosynthesis and leaf area with increasing plant water deficit observed among species with high internal water storage capacity may be a mechanism to reduce water loss and delay the occurrence of massive hydraulic failure (Brodribb & Holbrook 2003; Bucci *et al.* 2005). Contrary to our predictions, species such as *Ceiba aesculifolia*, *Ceiba grandiflora* and *Ipomea wolcottiana* with high sapwood water storage capacity and thus with highly vulnerable xylem were less responsive to progressive soil drought than some species with greater resistance to embolism. This result suggests that even in small plants with low absolute water storage capacity, water storage can facilitate decoupling of plant water status from that of the soil. The potential buffering role of water storage during prolonged soil drought was confirmed by the relationship between the wood saturated water content and the disequilibrium between plant and soil water potential

observed even at higher levels of water stress. In other words, species with greater stem water storage capacity were able to maintain their water potential above soil as drought intensified. Previous studies in tropical seasonal communities have recognized the sapwood as a transitory water source to extend daily carbon gain and to dampen fluctuations in xylem tension that could potentially produce runaway embolism (Stratton, Goldstein & Meinzer 2000; Scholz *et al.* 2007, 2011; Meinzer *et al.* 2008), but there is a relative scarcity of data on the specific role of stem water storage in allowing woody plants to survive droughts that run for weeks. This role may be especially important for seedlings with a limited capacity for soil exploration, thus relying on their water reserves during prolonged drought. For the tropical dry forest species studied here, the maintenance of physiological function under soil drought appeared to result either from having xylem with low vulnerability to embolism, or from having xylem with high capacity to store water. The decoupling between plant and soil water status by reliance on stored water may explain why early and late successional species differ in terms of their mean tolerance of plant water deficits, but did not differ in tolerance of soil drought. Previous evidence from tropical dry forest trees shows that among adult trees, water stored in stems is mostly used for reproduction and leaf flushing at the end of the dry season (Reich & Borchert 1984; Borchert 1994; Chapotin *et al.* 2005). A shift in the role of sapwood water storage with ontogeny is a hypothesis that remains to be tested.

Overall, our results suggest that ranking species according to their expected performance under soil drought solely on the basis of xylem resistance to embolism may be misleading, especially for those species with high capacity to store water in their stems.

Responses of tropical dry forest species to severe soil drought are segregated along an axis of resistance to avoidance

Maintaining xylem capacity to supply water during intense drought has been proposed as a key strategy related to survival of individuals because disruption of xylem water transport is likely to result in massive tissue death by dehydration (Tyree *et al.* 2003). Repeated measurements of physiological responses to progressive soil drought suggested that a tradeoff between the capacity to maintain xylem functionality at low soil water potentials and avoidance of soil drought existed among the tropical dry forest species studied. This tradeoff, which constrained species' behaviour during severe drought periods, was expressed in two different ways. Firstly and most obvious, there was a negative association between xylem resistance to embolism and the speed of leaf area loss to reduce transpiration as a means of delaying the onset of severe plant water deficits. This was indicated by a strong positive correlation between PLC and PLLA detected only at high levels of plant water deficit. Species with vulnerable xylem tended to exhibit a more pronounced drought avoidance behaviour. Secondly,

as previously discussed, under conditions of severe soil drought, species with vulnerable xylem relied on stem water storage to decouple plant water status from that of the soil, thereby delaying the onset of tension-induced xylem embolism. In other words, our results suggest that two mechanisms of avoidance, leaf loss and use of stored water, are traded off against xylem resistance to embolism, resulting in a continuum of plant strategies for coping with soil drought. The lack of a clear segregation of ecological groups along the resistance versus avoidance tradeoff in our study (Fig. 5, top) suggests that more than one physiological mechanism may enable seedlings to prevail against soil drought in open early and late successional forest habitats. It is important to note that while drought-resistant species with both high and low vulnerability to cavitation coexist across successional habitats, those species with large sapwood water storage capacity do not seem to be prevalent in the early successional forest. This observation is consistent with extensive field surveys (Maza-Villalobos 2012; Ramos-López 2012). However, it remains to be investigated whether an avoidance strategy involving water storage is specifically selected against in open early successional forest areas.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Estación de Biología Chamela (UNAM) for the facilities offered during seed collection. The authors appreciate the assistance of A. Ricaño, C. Lemus and E. Valdez during seedling harvest, and the kind help from P. Balvanera, M. Martínez-Ramos and S. Maza-Villalobos on species habitat distribution assessment. We thank M. Holbrook and three anonymous referees for their comments that improved the manuscript quality. This work was funded by PAPIIT, UNAM (IN208012) and CONACyT (COI-47712, COI-51043). This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) for F.P.-G. F.P.-G. acknowledges the scholarship and financial support provided by the National Council of Science and Technology (CONACyT) (165022), and UNAM. H.P. acknowledges sabbatical fellowship from CONACyT and PASPA, UNAM.

REFERENCES

Arreola-Villa F.L. (2012) *Patrones de producción de hojarasca en parcelas de bosque seco secundario de Jalisco*. BS thesis, UMSHN, Mexico.

Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**, 287–310.

Borchert R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**, 1437–1449.

Borchert R., Rivera G. & Hagnauer W. (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica* **34**, 27–39.

Brodribb T. & Holbrook N. (2003) Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest. *New Phytologist* **158**, 295–303.

Brodribb T.J., Holbrook N.M., Edwards E.J. & Gutiérrez M.V. (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment* **26**, 443–450.

Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C., Campanello P. & Scholz F.C. (2005) Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees* **19**, 296–304.

Bullock S. & Solis-Magallanes A. (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**, 22–35.

Camargo J.L.C. & Kapos V. (1995) Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* **11**, 205–221.

Chapotin S.M., Razanameharizaka J.H. & Holbrook N.M. (2005) Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rainy season. *New Phytologist* **169**, 549–559.

Chazdon R. (2003) Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**, 51–71.

Choat B., Ball M., Lully J. & Holtum J. (2003) Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation in four co-existing dry rainforest tree species. *Plant Physiology* **131**, 41–48.

Choat B., Marilyn C., Ball M.C., Lully J.G. & Holtum J.A.M. (2005) Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees* **19**, 305–311.

Cotler H. & Ortega-Larrocea M.P. (2006) Effects of land use on soil erosion in a tropical dry forest ecosystem, Chamela watershed, Mexico. *Catena* **65**, 107–117.

Ellingson L.J., Kauffman J.B., Cummings D.L., Sanford J.R.L. & Jaramillo V.J. (2000) Soil N dynamics associated with deforestation, biomass burning and pasture conversion in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **137**, 41–51.

Engelbrecht B. & Kursar T. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**, 383–392.

Engelbrecht B., Dalling J., Pearson T., Wolf R., Gálvez D., Koehler T., Tyree M. & Kursar T. (2006) Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia* **148**, 258–269.

Fetcher N., Oberbauer S. & Strain B. (1985) Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* **29**, 145–155.

Galicia L., López-Blanco J., Zarco-Arista A.E., Filips V. & García-Oliva F. (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in México. *Catena* **36**, 153–164.

García-Oliva F., Ezcurra E. & Galicia L. (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73**, 179–186.

Goldstein G., Andrade J.L., Meinzer F.C., Holbrook N.M., Cavelier J., Jackson P. & Celis A. (1998) Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* **21**, 397–406.

Guariguata M.R. & Ostertag R. (2001) Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**, 185–206.

Hasselquist N.J., Allen M.F. & Santiago L.S. (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* **164**, 881–890.

- Holbrook M., Whitbeck J.L. & Mooney H.A. (1995) Drought responses of neotropical dry forest trees. In *Seasonally Dry Tropical Forests* (eds S. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina), pp. 243–276. Cambridge University Press, Cambridge, MA, USA.
- Ichie T., Hiromi T., Yoneda R., Kamiya K., Kohira M., Ninomiya I. & Ogino K. (2004) Short-term drought causes synchronous leaf shedding and flushing in a lowland mix dipterocarp forest, Sarawak, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* **20**, 697–700.
- Jackson P.C., Cavelier J., Goldstein G., Meinzer F.C. & Holbrook N.M. (1995) Partitioning of water resources among plants of a lowland tropical forest. *Oecologia* **101**, 197–203.
- Jacobsen A.L., Ewers F.W., Pratt R.B., Paddock W.A. & Davis S.D. (2005) Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* **139**, 546–556.
- Kapos V. (1989) Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **5**, 173–185.
- Larcher W. (2003) *Physiological Plant Ecology*. Springer, Berlin, Germany.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E.A., Meave J.A., Bongers F. & Poorter L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**, 386–398.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E.A., Meave J.A., Poorter L. & Bongers F. (2011) Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in México. *Journal of Tropical Ecology* **27**, 477–489.
- Lopez O.R., Kursar T.A., Cochard H. & Tyree M.T. (2005) Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree Physiology* **25**, 1553–1562.
- Lott E.J., Bullock S.H. & Solis-Magallanes J.A. (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* **19**, 228–235.
- Markesteyn L., Poorter L., Bongers F., Paz H. & Sack L. (2010) Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* **191**, 480–495.
- Marthews T.R., Burslem D.F.R.P., Paton S.R., Yangüez F. & Mullins C.E. (2008) Soil drying in a tropical forest: three distinct environments controlled by gap size. *Ecological Modelling* **216**, 369–384.
- Maza-Villalobos S. (2012) *Patrones, procesos y mecanismos de la comunidad regenerativa de un bosque tropical caducifolio en un gradiente sucesional*. PhD thesis, UNAM, Mexico.
- Maza-Villalobos S., Balvanera P. & Martínez-Ramos M. (2011) Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* **43**, 666–675.
- Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G., Holbrook N.M., Cavelier J. & Wright S.J. (1999) Partitioning of soil water among canopy trees in a seasonally dry tropical forest. *Oecologia* **121**, 293–301.
- Meinzer F.C., Woodruff R.D., Domec J.-C., Goldstein G., Campanello I.P., Gatti G.M. & Villalobos-Vega R. (2008) Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* **156**, 31–41.
- Meinzer F.C., Johnson D.M., Lachenbruch B., McCulloh K.A. & Woodruff D.R. (2009) Xylem hydraulic safety margins in woody plants: coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance. *Functional Ecology* **23**, 922–930.
- Méndez-Alonso R., Paz H., Cruz-Zuluaga R., Rosell J.A. & Olson M.E. (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1213.1>
- Páramo-Pérez M. (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*. MS thesis, UNAM, Mexico.
- Peña M. & Douglas M. (2002) Characteristics of wet and dry spells over the Pacific side of Central America during the rainy season. *Monthly Weather Review* **130**, 3054–3073.
- Pineda-García F., Paz H. & Tinoco-Ojanguren C. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell & Environment* **34**, 1536–1547.
- Pratt R.B., Jacobsen A.L., Ewers F.W. & Davis S.D. (2007) Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* **147**, 787–798.
- Ramos-López N.A. (2012) *Dinámica de la regeneración de una selva baja caducifolia posterior al uso agropecuario*. BS thesis, UMSHN, Mexico.
- Reich P.B. & Borchert R. (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* **72**, 61–74.
- Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C. & Miralles-Wilhelm F. (2007) Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment* **30**, 236–248.
- Scholz F.G., Phillips G.N., Bucci J.S., Meinzer F.C. & Goldstein G. (2011) Hydraulic capacitance: biophysics and functional significance of internal water sources in relation to tree size. In *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* (eds F.C. Meinzer, B. Lachenbruch & T.E. Dawson), pp. 341–362. Springer, New York, NY, USA.
- Simpson W.T. (1993) Specific gravity, moisture content, and density relationship for wood. General Technical Report FPL-GTR-76. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory, Madison, WI, USA. 13p.
- Slot M. & Poorter L. (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* **39**, 683–690.
- Sobrado M.A. (1993) Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia* **96**, 19–23.
- Sobrado M.A. (1996) Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica* **18**, 383–391.
- Stratton L., Goldstein G. & Meinzer F.C. (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment* **23**, 99–106.
- Tyree M.T. & Ewers F. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**, 345–360.
- Tyree M.T., Engelbrecht B.M.J., Vargas G. & Kursar T. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship of field assessment of drought performance. *Plant Physiology* **132**, 1439–1447.
- Vieira L.M.D. & Scariot A. (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* **14**, 11–20.

Received 20 January 2012; received in revised form 10 July 2012; accepted for publication 12 July 2012

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Figure S1. Functional responses of tropical dry forest tree seedlings during an experimental soil drought: (a) percentage loss of photosynthetic rate; (b) percentage loss of leaf

area; and (c) percentage loss of stem hydraulic conductivity as a function of soil water potential. Vertical line represents the soil water potential at which 80% of the function was lost. Closed symbols indicate late successional species and open symbols represent early successional species. *Caesalpinia eriostachys* □, *Cordia eleagnoides* ◇, *Gliricidia sepium* △, *Senna atomaria* □, *Piptadenia constricta* □, *Mimosa arenosa* ○, *Apoplanesia paniculata* ◆, *Caesalpinia coriaria* ■, *Ceiba aesculifolia* ●, *Ceiba grandiflora* ▲, *Ipomea wolcottiana* ■, *Lonchocarpus constrictus* ►.

Figure S2. Functional responses of tropical dry forest tree seedlings during an experimental soil drought: (a) percentage loss of photosynthetic rate; (b) percentage loss of leaf area; and (c) percentage loss of stem hydraulic conductivity as a function of plant water potential.

Vertical line represents the plant water potential at which 80% of the function was lost. Closed symbols indicate late successional species and open symbols represent early successional species. *Caesalpinia eriostachys* □, *Cordia eleagnoides* ◇, *Gliricidia sepium* △, *Senna atomaria* □, *Piptadenia constricta* □, *Mimosa arenosa* ○, *Apoplanesia paniculata* ◆, *Caesalpinia coriaria* ■, *Ceiba aesculifolia* ●, *Ceiba grandiflora* ▲, *Ipomea wolcottiana* ■, *Lonchocarpus constrictus* ►.

Please note: Wiley-Blackwell are not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

CAPITULO IV

ESTRATEGIAS DE USO DE AGUA EN LA SUCESIÓN SECUNDARIA DEL BOSQUE TROPICAL SECO: DIFERENCIACIÓN A LO LARGO DE LA DISYUNTIVA ENTRE EXPLOTACIÓN DE AGUA Y TOLERANCIA A LA SEQUÍA EN PLANTAS LEÑOSAS.

Pineda-García F., Paz H, Meinzer F.C., Angeles G. & Salinas-Estrada H.

Resumen

A lo largo de la sucesión secundaria de los bosques tropicales secos se generan gradientes de riesgo de sequía para las plantas. Se ha propuesto que las especies tempranas y tardías de la sucesión difieren en su estrategia de uso del agua, y se considera que ésta es guiada por la disyuntiva funcional entre la tolerancia al estrés hídrico y la capacidad de explotación de recursos. En el presente estudio se caracterizó a través de atributos fisiológicos, por un lado, la tolerancia fisiológica al estrés de las especies durante una sequía experimental del suelo y, por otro lado, su capacidad de explotación de recursos en una situación sin limitación de agua en el suelo, para probar si la disyuntiva guía la diferenciación funcional entre las especies tempranas y tardías de la sucesión. Se detectó evidencia a favor de la disyuntiva funcional; en particular especies con una estrategia de alta capacidad de explotación de recursos tuvieron altas tasas de conductividad hidráulica y de crecimiento, a su vez tuvieron baja tolerancia al déficit hídrico de la planta. Además esta estrategia estuvo asociada con vasos del xilema de mayor diámetro y gran capacidad de almacenamiento de agua en tallo y hojas. En contraste, las especies con alta tolerancia, mantienen sus funciones fisiológicas a niveles elevados de déficit hídrico de la planta, lo cual estuvo asociado a tejidos densos, tanto en sus hojas, como en el tallo y raíces. En conclusión, la disyuntiva tolerancia al estrés – explotación de recursos opera en el bosque tropical seco, no obstante, las especies tempranas y tardías no difieren en su posición a lo largo de ésta.

Introducción

La capacidad de explotar recursos cambia entre las plantas, se considera que esto les permite distribuirse de forma diferencial a lo largo de gradientes de disponibilidad de recursos. (Grime 2001). Esta capacidad está fuertemente determinada por el tipo de atributos morfológicos y fisiológicos que tienen las plantas (Lambers et al. 2006). La tasa relativa de crecimiento es un atributo que ha sido recurrentemente utilizado, ya que es la expresión de un conjunto de características fisiológicas que finalmente determinan la adquisición de recursos, además tiene una alta importancia en la ecología de las especies (Grime & Hunt 1975). En general, especies con alta capacidad de explotar recursos tienen altas tasas de crecimiento y de captura de carbono, y despliegan una mayor superficie foliar, lo que les permite ganar espacio en el dosel en un menor tiempo, y ser competitivamente superiores que otras especies (Grime & Hunt 1975; Aerts 1999; Grime 2001). Por otro lado, especies con baja demanda energética, conservan los recursos ganados ya que no los incorporan al desarrollo de nuevas estructuras, y generalmente tienen bajas tasas de crecimiento y de captura de carbono, y tejidos densos (Grime & Hunt 1975; Aerts 1999; Grime 2001; Freschet et al. 2010). Además se considera que éstas toleran y sobreviven bajo escenarios de limitación de recursos (Grime 2001), lo cual ha sido probado entre las especies tolerantes a la sombra que viven en ambientes con poca luz (Grime 1977; Valladares & Niinemets 2008) y entre las tolerantes a bajos niveles de nutrientes en el suelo (Aerts 1999). Sin embargo, aún existe poca evidencia de si las especies que resisten la sequía del suelo, son poco demandantes de recursos, en especial el agua.

Por otro lado, debido a que las plantas tienen un presupuesto energético finito, es poco probable encontrar en una misma especie una gran capacidad de explotar recursos y a su vez que ésta pueda tolerar y sobrevivir bajo escenarios de limitación de recursos (Aerts 1999; Freschet et al. 2010). Por lo tanto, es esperable que la disyuntiva funcional entre la capacidad de adquirir recursos y tolerar la limitación de recursos guíe la diferenciación funcional de las especies, además de su distribución en el paisaje. En particular, a lo largo

de la sucesión secundaria en los bosques húmedos, donde el recurso que más fuertemente cambia es la luz (Bazzaz & Pickett 1980; Guariguata & Ostertag 2001), se ha detectado evidencia a favor de esta disyuntiva (Bazzaz & Pickett 1980). En esta comunidad las primeras etapas de la sucesión secundaria se caracterizan por una mayor disponibilidad de luz y en ellas abundan las especies que tienen una alta capacidad para ganar carbono y crecer (Grime 1977; 2001; Bazzaz & Pickett 1980;). En cambio, en el bosque maduro, debido a un dosel bien desarrollado, la luz es muy escasa y en estos sitios son más frecuentes las especies con poca demanda de recursos y que toleran la limitación de luz (Grime 1977; 2001; Bazzaz & Pickett 1980; Valladares & Niinemets 2008). Para el caso del bosque tropical seco, con una marcada estacionalidad en el régimen de precipitación (Lott et al. 1987; García-Oliva et al. 1991), el gradiente de disponibilidad de recursos en la sucesión es distinto, ya que el agua en el suelo es lo que más fuertemente varía. En particular, las etapas tempranas, a diferencia del bosque maduro, ofrecen un ambiente con una menor disponibilidad de agua en el suelo durante la época de lluvias (Hasselquist et al. 2010; Lebrija-Trejos et al. 2010; Pineda-García et al. 2012). Se ha predicho que sólo especies con una alta capacidad de tolerar la sequía podrían sobrevivir bajo estas condiciones (Vieira & Scariot 2006), esto sugiere fuertemente que la disyuntiva entre la capacidad de explotar el agua y tolerar estaría guiando la diferenciación de las especies dentro del gradiente sucesional en el bosque tropical seco. Sin embargo, se ha detectado que las especies de las primeras etapas en comparación con las de bosque maduro, tienen una mayor capacidad de fijación de carbono y de conducción de agua en el tallo, así como mecanismos en las hojas que contribuyen al mantenimiento del estatus hídrico de la planta y evitar el sobrecalentamiento (Lebrija-Trejos et al. 2010; Markesteijn et al. 2011; Alvarez-Añorve et al. 2012). En contraste Pineda-García et al. (2012) no detectaron diferencias en la resistencia a la sequía del suelo entre las especies de etapas tempranas y tardías.

En estudios previos se ha caracterizado la capacidad de las especies de adquirir agua y de tolerar la sequía con atributos medidos sólo en condiciones ideales, es decir, sin limitación de agua en el suelo, y son pocos los estudios donde se explora de forma

combinada la respuesta fisiológica en condiciones óptimas y durante la sequía (Engelbrecht & Kursar 2003; Tyree et al. 2003; Slot & Poorter 2007). Por lo tanto, aún se desconoce la capacidad para adquirir recursos en condiciones ideales que tienen las especies que son fisiológicamente tolerantes. Al mismo tiempo generalmente la tolerancia no se evalúa de manera integrada en toda la planta y tampoco durante escenarios de sequía del suelo. Por lo tanto, la caracterización se ha basado en un único atributo que además es cuantificado en un segmento de la planta p. ej. ramas. Una crítica a esta estrategia metodológica es que las distintas partes de la planta pueden diferir en su velocidad de respuesta o no responder de la misma forma (Meizner et al. 2010). Por ejemplo, en el bosque tropical seco, además de la tolerancia del xilema a la cavitación, se encontró que la capacidad de almacenar agua en el tallo permite a las plantas mantener el estatus hídrico a pesar de la desecación del suelo, y ambos mecanismos de resistencia a la sequía estuvieron relacionados con la velocidad de pérdida de las hojas (Pineda-García et al. 2012). Por lo tanto, definir la estrategia funcional con un solo atributo pudiera dar una perspectiva parcial de como las plantas usan los distintos niveles de recursos. Por otro lado, existe evidencia de que ciertos atributos anatómicos del xilema están relacionados con la vulnerabilidad a la cavitación y la capacidad de conducción de agua (Hacke et al. 2001; Jacobsen et al. 2007; Markestijn et al. 2010; Mendez-Alonzo et al. 2012), pero aun es poco conocido que atributos morfológicos están relacionados con otras respuestas fisiológicas durante la sequía del suelo, como lo es la fotosíntesis y la caducidad de las hojas. Finalmente, la adquisición y movilidad de los recursos en toda la planta depende en gran medida del grado de coordinación entre sus distintos órganos y tejidos, es decir, si la misma capacidad se comparte entre los distintos componentes (Reich et al. 1998; Eissenstat et al. 2000; Wright et al. 2006). No obstante, se desconoce cómo ocurre esta coordinación entre las especies del bosque tropical seco.

En el presente estudio mediante la comparación de la respuesta fisiológica durante sequía progresiva del suelo y sin limitación de agua, se probó si la disyuntiva funcional entre la capacidad de explotar recursos y la capacidad de tolerar estrés hídrico guía la

diferenciación de las especies de la sucesión secundaria del bosque tropical seco. Además se exploró que atributos morfológicos se correlacionan con su respuesta fisiológica. En particular se exploraron las siguientes preguntas: i) ¿La disyuntiva explotar-tolerar se expresa entre especies del bosque tropical seco? ii) ¿las especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria se diferencian en su estrategia a lo largo de la disyuntiva?, iii) ¿Cuáles son los atributos morfológicos que se relacionan con la respuesta fisiológica de las especies?

Materiales y métodos

Sistema de estudio

El estudio se realizó con plántulas de árboles comunes a la sucesión secundaria en el bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco, México, localizado a 19°30' N, 105°03' W de la Costa del Pacífico. En esta comunidad vegetal se registra un promedio de 748 mm de precipitación que se concentran de Julio a Octubre, en el resto del año se presenta un periodo de sequía. (Lott et al. 1987). En Chamela un gran porcentaje de las especies tiran sus hojas como respuesta a la sequía estacional y permanecen sin hojas durante los ocho meses que dura el periodo de sequía y vuelven a rebrotar con el comienzo de la siguiente temporada de lluvias (Bullock & Solís-Magallanes 1990). Además durante la época de lluvias frecuentemente ocurren periodos cortos de sequía y en respuesta se ha detectado que los árboles tiran sus hojas y además rebrotan cuando los niveles de agua en el suelo se restablecen (Páramo-Pérez 2009). Por otro lado, el paisaje de los alrededores de Chamela está constituido por parches de bosque maduro sin algún manejo y parches de vegetación con un tiempo distinto de recuperación de la vegetación. La vegetación a lo largo de cronosecuencias que van de los 0 a los 12 años de abandono y en el bosque maduro, han sido censadas durante más de seis años en parcelas permanentes (Maza-Villalobos et al. 2011; Ramos-López 2012).

Tomando en cuenta la información generada por los censos de vegetación se seleccionaron 12 especies de árboles que difieren en su distribución a lo largo de la sucesión secundaria para estudiar cómo se relaciona la tolerancia de las especies a la sequía experimental del suelo con la estrategia de uso de recursos y si la diferenciación de las especies está dada por la disyuntiva funcional explotación de recursos vs tolerancia al estrés. Debido a que un interés central de la investigación fue explorar cómo cambia la estrategia funcional de las especies a lo largo del gradiente de sucesión secundaria se seleccionaron dos grupos constituidos cada uno por seis especies: i) "especies tempranas" en la sucesión, comprende a las especies especialistas o pioneras que su distribución se limita a las primeras etapas de la sucesión secundaria, además este grupo incluye a las

especies que son abundantes a lo largo de las distintas etapas de la sucesión, y ii) “especies tardías” en la sucesión, comprende a las especies que se establecen exitosamente en las últimas etapas de la sucesión secundaria y en el bosque maduro, pero no se ubican en las etapas tempranas (Tabla 1).

Tabla 1. Especies pertenecientes a las etapas tempranas y a las etapas tardías de la sucesión secundaria del bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco, México.

Especies tempranas	Especies tardías
<i>Mimosa arenosa</i>	<i>Caesalpinia coriaria</i>
<i>Senna atomaria</i>	<i>Lonchocarpus constrictus</i>
<i>Piptadenia constricta</i>	<i>Ipomea wolcottiana</i>
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	<i>Apoplanesia paniculata</i>
<i>Cordia eleagnoides</i>	<i>Ceiba grandiflora</i>
<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Ceiba aesculifolia</i>

Nota: Las especies tempranas son aquellas que colonizan las primeras etapas de la sucesión además de las especies que se establecen exitosamente tanto en las primeras etapas como en las etapas tardías. Las especies tardías son las que están mayormente restringidas a las etapas tardías y al bosque maduro.

Diseño experimental

Se colectaron semillas de cada una de las 12 especies de por lo menos 10 individuos, éstas fueron colectadas durante los picos de producción de frutos de las especies. Las semillas de las especies tempranas se colectaron exclusivamente en individuos que crecían en las parcelas tempranas y las especies tardías fueron colectadas en las últimas etapas y en el bosque maduro. Para evaluar la respuesta a la sequía experimental y la estrategia de uso de recursos en plántulas de un año de edad se estableció un experimento en un invernadero de condiciones controladas. Para su germinación las semillas se colocaron en camas húmedas de arena sílica. A quince días de que la raíz emergió y con el primer par de hojas verdaderas completamente expandidas, se seleccionaron aleatoriamente 56 plántulas por especie y fueron trasplantadas a macetas de ca. 6.0 L llenas de arena sílica

(14 cm de diámetro x 40 cm de largo) y con drenaje en la base (una plántula por maceta). Al mismo tiempo se cosecharon 10 plántulas por especie para obtener la biomasa inicial, la cual posteriormente se usó en la determinación de la tasa relativa de crecimiento (ver más adelante). Al inicio cada maceta recibió una dosis única de fertilizante de liberación prolongada (14.61 g of Multicote 8: 18N – 6P – 12K + 2MgO + ME; Haifa Chemicals). La posición de las macetas en el invernadero fue asignada siguiendo un diseño de bloques aleatorios para controlar estadísticamente la variación en las condiciones ambientales que imperan dentro del invernadero. Las plantas fueron cultivadas durante 12 meses sin déficit hídrico (potencial hídrico del suelo entre -0.05 y -0.22 MPa). Las condiciones ambientales registradas al interior del invernadero fueron las siguientes: temperatura promedio del aire 21.5 °C (de 48.0 a 7.6 °C), humedad relativa promedio de 60% (85% -41%) y un promedio diario de flujo de fotones fotosintéticos de 745 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (max. 917 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A los 12 meses, seis bloques que contenían ~10 plántulas por especie fueron sujetos al experimento de desecación progresiva del suelo mediante el corte del suministro de riego. La caída de potencial hídrico del suelo en las macetas fue de -0.05 MPa a -5MPa en 27 días, lo cual simula el decaimiento en el potencial hídrico que se ha detectado en campo en la región de Chamela (Páramo-Pérez 2009).

Atributos fisiológicos y morfológicos medidos antes de la desecación.

Antes de comenzar con el tratamiento de desecación progresiva del suelo se midieron varios atributos fisiológicos y morfológicos a nivel de la hoja, tallo y raíz. La tasa máxima fotosintética se midió en cuatro plántulas por especie (Tabla 2). Las medidas se hicieron entre las 0800 y las 1100 horas en dos hojas jóvenes completamente expandidas y sanas por plántula, usando un sistema portátil de intercambio de gases (Li-Cor 6400, Lincon Nebraska USA). La concentración de CO₂ y la luz fotosintéticamente activa se mantuvieron a ~400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. La conductividad hidráulica del tallo se midió en cinco plántulas por especie. El tallo de cada plántula se cortó, estando sumergido bajo el agua, en la base y se transportó inmediatamente al laboratorio donde se realizó un segundo corte con una navaja de rasurar para remover posibles obstrucciones en

los vasos. Las secciones de tallos utilizadas en las medidas tuvieron una longitud de 10 a 14 cm y si tenían hojas se removían en su totalidad y las cicatrices foliares en el tallo fueron selladas con parafilm. Cada sección de tallo fue conectada a un reservorio que contenía una solución de 10 mM KCl degasificada y filtrada (0.2 μm) y el cual estaba a una altura suficiente para generar una presión de ~ 3 kPa. Con la sección del tallo conectada al reservorio y después de esperar un periodo de estabilización de 15 minutos, se cuantificó el flujo de agua (masa por 10 segundos; g s^{-1}) que pasaba por la sección. Se tomaron tres medidas consecutivas para asegurarse que el flujo había alcanzado un estado constante. Por lo tanto, la conductividad hidráulica (K_h) se calculó como el cociente entre el flujo de agua (F) que pasó por la sección del tallo y el gradiente de presión (dP/dx) (Tyree & Ewers 1991). A cada sección del tallo se le midió la longitud total y su diámetro con 0.01 mm de precisión. La conductividad hidráulica específica del tallo (K_s) sensu Tyree & Ewers (1991) se calculó como $K_s = (K_h/\text{área seccional del xilema}) \times \text{longitud del tallo}$ (Tabla 2). La recolecta de las secciones y la subsecuente medición de la conductividad se hicieron antes del amanecer para obtener la máxima conductividad nativa.

Atributos de la anatomía del xilema se obtuvieron en las mismas muestras de tallo usadas para las determinaciones hidráulicas. Los tallos fueron fijados y embebidos en una resina sintética. Para obtener muestras del tallo se hicieron cortes con un micrótopo de deslizamiento y los cortes se tiñeron con safranina. Cada muestra se fotografió con una cámara digital conectada a un microscopio electrónico (Fisher Scientific Micromaster). Una fotografía que comprendía toda la sección transversal de la muestra del tallo se obtuvo bajo el objetivo 10X para calcular la densidad de vasos (VD; número de vasos/ mm^2) (Tabla 2). Además se fotografió la sección del tallo bajo el objetivo 40X hasta tener un total de 40 vasos, a cada vaso se le midió el diámetro mayor y menor. El diámetro hidráulico se calculó como:

$$D_h: [(1/n) \sum d^4]^{1/4}$$

donde d representa el diámetro de cada vaso y se calculó como el promedio del diámetro máximo y mínimo de cada vaso (Poorter et al. 2010).

Adicionalmente, a las muestras de tallos se les cuantificó la densidad de madera (DM; g cm^{-3}) y el contenido de agua en el tallo (CAT; %), siguiendo a Pineda-García et al. (2011). Por otro lado, se calculó el área foliar específica (AFE; $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) a partir de tres hojas maduras libres de daños para cada individuo. Asimismo, se obtuvo el contenido de materia seca en hojas (CMSH; g g^{-1}) como la división del peso seco de la hoja entre el peso fresco. Por otro lado, se extrajo en su totalidad el sistema radical de cada plántula que fue usada en las mediciones de la hidráulica. La raíz se lavó con agua corriente para remover cualquier excedente de suelo. El sistema radical se separó en dos categorías diamétricas: raíces finas o de absorción (≤ 2 mm) y raíces gruesas o de almacenaje (> 2 mm). La longitud total de las raíces finas se midió a partir de imágenes digitales de 400 dpi, que se tomaron con un escáner de doble lámpara (Epson 10000XL, Epson America Inc., Long Beach, CA, USA) y se analizaron con el programa WinRhizo (Regent Instruments, Inc, Neplean, ON, Canada). Además se obtuvo el peso fresco de las raíces gruesas. Las raíces de las dos categorías se secaron en un horno durante 72 horas a 70°C y se pesaron. La longitud radical específica (LRE; cm g^{-1}) de las raíces finas se derivó a partir del cociente de la longitud total de las raíces finas entre la masa seca. El contenido de materia seca en raíces gruesas (CMSR; g g^{-1}) representa la masa seca de la raíz gruesa dividida entre su masa fresca. Finalmente, la tasa relativa de crecimiento (TRC; $\text{g g}^{-1} \text{day}^{-1}$) se estimó como $\text{TRC} = \ln(\text{biomasa inicial}) - \ln(\text{biomasa final}) / (\text{días})$ (Tabla 2).

Tabla 2. Lista de atributos morfológicos y fisiológicos así como su abreviatura y sus unidades correspondientes.

Atributo		Formula	Unidades
TRC	Tasa relativa de crecimiento	$\ln(\text{biom inicial}) - \ln(\text{biom final})/(\text{días})$	$\text{g g}^{-1} \text{ día}^{-1}$
CMSH	Contenido de materia seca en hojas	Peso seco de la hoja/peso fresco	g g^{-1}
AFE	Área foliar específica	Área foliar/peso seco de la hoja	$\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$
A_{max}	Tasa máxima de asimilación de CO_2		$\mu\text{mol g}^{-1} \text{ s}^{-1}$
DM	Densidad de madera	Peso seco del xilema/volumen de xilema	g cm^{-3}
CAT	Contenido de agua en el tallo	$(\text{Peso fresco} - \text{peso seco del tallo})/\text{peso seco del tallo}$	%
K_s	Conductividad hidráulica específica del tallo	$(K_h/\text{área seccional del xilema}) \times \text{longitud del tallo}$	$\text{mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$
D_h	Diámetro hidráulico	$D_h: [(1/n) \sum d^4]^{1/4}$	mm
Dv	Densidad de vasos	Numero de vasos/ área	mm^2
LRE	Longitud radical específica de raíces finas (<2mm)	Longitud de raíces finas/ peso de raíces finas	cm g^{-1}
CMSR	Contenido de materia seca en raíz gruesa (>2mm)	$(\text{Peso fresco} - \text{peso seco de raíces gruesas})/\text{peso fresco de raíces gruesas}$	g g^{-1}

Pérdida de la capacidad fotosintética, área foliar, conductividad hidráulica y estatus hídrico de la planta.

La tasa fotosintética de asimilación de CO_2 se monitoreó en 26 plántulas, seleccionadas al azar, durante el experimento de sequía en las macetas. Una mayor descripción de los protocolos de medición pueden ser vista en Pineda-García et al. (2012). La tasa fotosintética se transformó a porcentaje de pérdida (PLA) relativa a su valor máximo registrado antes del experimento de sequía (A_{ini}), con la fórmula: $PLA = 100 * ((A_{ini} - A)/A_{ini})$. Este mismo conjunto de plántulas se usó para monitorear el porcentaje de pérdida de hojas (PLLA) mediante la siguiente ecuación $PLLA = 100 * ((LA_{ini} - LA)/LA_{ini})$. El porcentaje de pérdida de hojas fue determinado mediante la comparación visual de las plántulas durante la sequía con una fotografía de las plántulas sacada antes del comienzo del experimento de sequía. El potencial hídrico y la conductividad hidráulica de la plántula se determinaron durante la sequía experimental mediante la cosecha de plántulas con distinto grado de

marchitamiento. Cada plántula se colectó en el pre-amanecer para obtener el contenido de agua en hojas, potencial hídrico de las hojas (Ψ_L), y la conductividad hidráulica del tallo (K_s). Antes de medir la conductividad hidráulica del tallo y para cuantificar el contenido de agua en el tallo, se cortó una hoja a la cual se le extrajo un disco de 1 cm^2 que fue inmediatamente pesado y luego se secó en el horno durante 42 horas a $70 \text{ }^\circ\text{C}$. Se cortó una segunda hoja o la parte distal de la plántula (dependiendo de la especie) fue cortada y se usó para medir Ψ_L con la cámara de presión. Finalmente, la plántula se cortó desde la base del tallo bajo el agua y se mantuvo sumergida dentro de una bolsa negra de plástico hasta que se realizaron las mediciones de K_s en el laboratorio. Nuevamente, el tallo principal se cortó bajo el agua y la sección fue usada para medir K_s siguiendo el mismo protocolo descrito con anterioridad. La conductividad hidráulica del tallo máxima ($K_{s\text{max}}$) se midió después de hacer pasar agua a presión (100 kPa) durante 10 min por el tallo para remover los embolismos y posteriormente se midió de nuevo el flujo. A cada tallo, se le cuantificó el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica (PLC) como: $\text{PLC} = 100 * ((k_{s\text{max}} - k_s)/k_{s\text{max}})$. A las plántulas donde se monitoreo la pérdida de tasa fotosintética y la pérdida de hojas se les fue midiendo el estatus hídrico infiriendo el potencial hídrico de la planta mediante el contenido de agua en hojas. En cada censo se recolectó un disco de hoja de 1 cm^2 entre las 0800 y las 1100 horas, inmediatamente se guardó en papel aluminio y en bolsas para posteriormente procesarlo y obtener el contenido de agua en las hojas siguiendo los protocolos descritos anteriormente. Los discos de hojas siempre fueron recolectados de las hojas menos marchitas en cada plántula. El potencial hídrico de la planta obtenido antes de las mediciones de la conductividad hidráulica fue usado para derivar la relación entre potencial hídrico y contenido de agua en las hojas para cada especie.

Análisis estadístico

Para determinar la tolerancia de cada especie a la sequía, se graficó la pérdida porcentual de las funciones fisiológicas, fotosíntesis (PPA), área foliar (PPH) y conductividad hidráulica (PPC), durante la sequía contra el potencial hídrico de la planta como variable

independiente y se le ajustó un modelo Weibull no lineal de cuatro parámetros. La tolerancia a la sequía de las especies se caracterizó mediante la derivación de umbrales de potencial hídrico de la planta (Ψ_{planta}) al cual ocurrió la pérdida del 50 % de cada una de las funciones fisiológicas (50 PPA, 50 PPH y 50 PPC); ver más detalles de la derivación en Pineda-García et al (2012). El análisis de la disyuntiva funcional explotación de recursos-tolerancia al estrés hídrico se hizo con un análisis de componentes principales (ACP). A través de este análisis se probó qué atributos covarían de forma positiva y con qué conjunto de atributos covarían negativamente. Este análisis incluyó la conductividad hidráulica específica del tallo (K_s), la tasa fotosintética máxima (A_{max}) y la tasa relativa de crecimiento (TRC) como atributos fisiológicos medidos con alta disponibilidad de agua en el suelo, y por otro lado el potencial hídrico de la planta al cual ocurrió el 50% de pérdida de la fotosíntesis (50 PPA), del área foliar (50 PPH) y de la conductividad hidráulica (50 PPC), atributos que representan la respuesta fisiológica durante la sequía experimental. La hipótesis de que las especies de etapas tempranas y las especies tardías difieren en su posición a lo largo de la disyuntiva funcional se probó mediante una prueba de T tomando como datos los puntajes (loadings) de las especies a lo largo de los dos ejes principales del análisis multivariado. La determinación de que atributos morfológicos fueron los mejores descriptores de la disyuntiva fisiológica se hizo mediante correlaciones de Pearson entre los dos ejes del ACP que describieron la mayor variación y los ocho atributos morfológicos.

Resultados

La respuesta fisiológica a la sequía y su relación con la capacidad de explotación de recursos entre las especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria.

El análisis multivariado de componentes principales detectó una fuerte asociación negativa entre la eficiencia en la conducción de agua en el tallo y la tasa de crecimiento, con los parámetros que determinan la resistencia a la sequía (Fig. 1). Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales explicaron un 77.3% de la variación y en general en los dos ejes se evidencia la disyuntiva funcional (Fig. 1). El primer eje del análisis explicó la mayor variación (53.30%), y refleja la diferenciación de las especies entre la capacidad de mantener sus funciones a potenciales hídricos de la planta más negativos (50 PPC, 50 PPA y 50 PPH) o la conductividad hidráulica específica del tallo (Ks) y de crecimiento en condiciones óptimas (TRC). En particular, se ubicaron en la parte derecha del eje a las especies con poca capacidad de conducir agua y de crecimiento, pero tolerantes al estrés hídrico, ya que perdieron el 50% de sus funciones a potenciales hídricos de la planta más negativos. Las especies con una mayor conductividad hidráulica del tallo y tasa de crecimiento están a la izquierda del eje. El segundo eje del análisis fue definido por la tasa fotosintética máxima (A_{max}) y la tasa de crecimiento (TRC); las especies con mayor tasa fotosintética y de crecimiento están ubicadas en la parte superior del eje y las especies con menor capacidad en la parte inferior del eje (Fig. 1), resultando interesante que la capacidad de las hojas para fijar carbono parece no estar estrechamente correlacionada con otros componentes del uso de agua, como la conductividad hidráulica del xilema. Al explorar si las especies tempranas y tardías difieren en su posición a lo largo de la disyuntiva fisiológica, sólo se encontraron diferencias significativas en el segundo eje del análisis de componentes principales; las especies tempranas presentaron valores más altos de la tasa fotosintética y de crecimiento que las especies tardías ($t=-3.81$ $p = 0.003$).

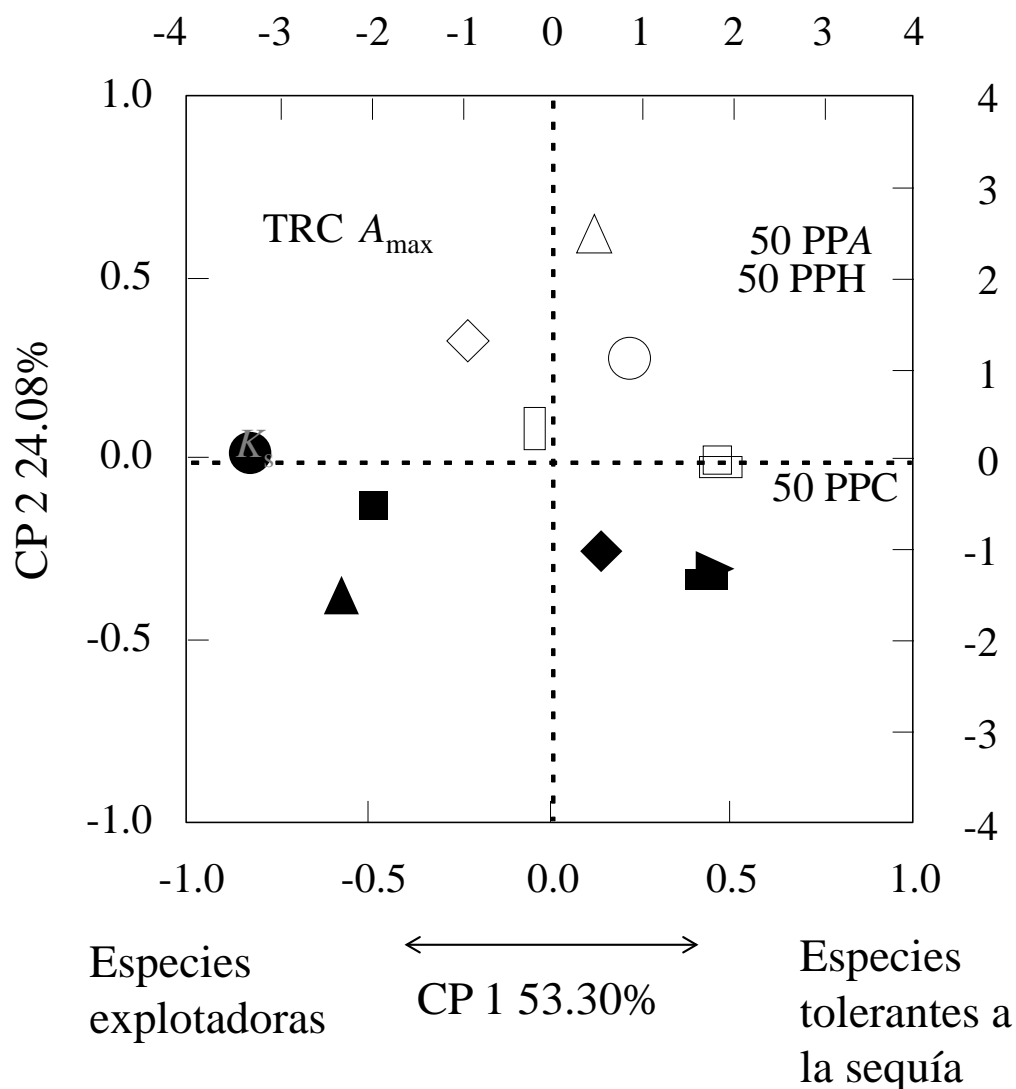


Figura 1. Análisis de componentes principales que muestra la disyuntiva fisiológica entre la capacidad de explotar el agua y la tolerancia a la sequía. Este análisis incluyó la conductividad hidráulica específica del tallo (K_s), la tasa fotosintética máxima (A_{max}) y la tasa relativa de crecimiento (TRC) como atributos fisiológicos medidos en alta disponibilidad de agua en el suelo, y por otro lado, el potencial hídrico de la planta al cual ocurrió el 50% de pérdida de la fotosíntesis (50 PPA), del área foliar (50 PPH) y de la conductividad hidráulica (50 PPC), atributos que representan la respuesta fisiológica durante la sequía experimental. En la gráfica se muestran los dos componentes principales que explican el mayor porcentaje de variación. Símbolos cerrados indican a las especies tardías de la sucesión y símbolos abiertos indican a las especies tempranas de la sucesión. *Caesalpinia eriostachys* □, *Cordia eleagnoides* ◇, *Gliricidia sepium* △, *Senna atomaria* ◻, *Piptadenia constricta* ◻, *Mimosa arenosa* ○, *Apoplanesia paniculata* ◆, *Caesalpinia coriaria* —, *Ceiba aesculifolia* ●, *Ceiba grandiflora* ▲, *Ipomea wolcottiana* ■, *Lonchocarpus constrictus* ►.

La capacidad de explotación de recursos y la tolerancia a la sequía se correlacionan con atributos morfológicos de las plantas

Al analizar qué atributos morfológicos están asociados con la disyuntiva funcional entre explotar el agua y tolerar la sequía, se detectó asociación entre el primer componente del ACP de la disyuntiva y siete atributos morfológicos (Tabla 3). En general, la tolerancia de las especies a la sequía estuvo relacionada con la densidad de los tejidos, ya que se encontró correlación positiva entre el primer eje del análisis de componentes y el contenido de materia seca en hojas y raíces (CMSH y CMSR; respectivamente), la densidad de madera (DM) y la densidad de vasos (Dv; Fig. 2 a, b). Por otro lado, la eficiencia hidráulica y la tasa de crecimiento estuvieron asociadas fuertemente con el diámetro hidráulico de los vasos (Dh), y el contenido de agua en el tallo (CAT; Fig. 2 c, d) y en menor grado con el área foliar específica (AFE).

Tabla 3. Matrices de correlaciones pareadas de Pearson entre atributos morfológicos y los dos primeros ejes del análisis de componentes principales de la exploración de la disyuntiva funcional entre capacidad de explotación – tolerancia a la sequía. Las correlaciones pareadas se exploraron con el valor promedio de cada uno de los 8 atributos de cada una de las 12 especies.

	CMSH		AFE		DM		CAT		Dh		Dv		LRE		CMSR	
	r	p	r	P	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
CP 1	0.70	0.01	-0.60	0.04	0.85	0.0005	-0.84	0.0005	-0.96	<0.00001	0.74	0.006	-0.17	0.61	0.84	0.0007
CP 2	-0.37	0.24	0.36	0.25	-0.14	0.67	0.17	0.59	0.19	0.55	-0.36	0.25	-0.50	0.10	-0.06	0.85

Abreviaturas: CP 1 y CP 2: componente principal 1 y 2, respectivamente; CMSH: Contenido de materia seca en hojas; AFE: Área foliar específica; DM: Densidad de madera; CAT: Contenido de agua en el tallo; Dh: Diámetro hidráulico; Dv: Densidad de vasos; LRE: Longitud radical específica y CMSR: Contenido de materia seca en raíz.

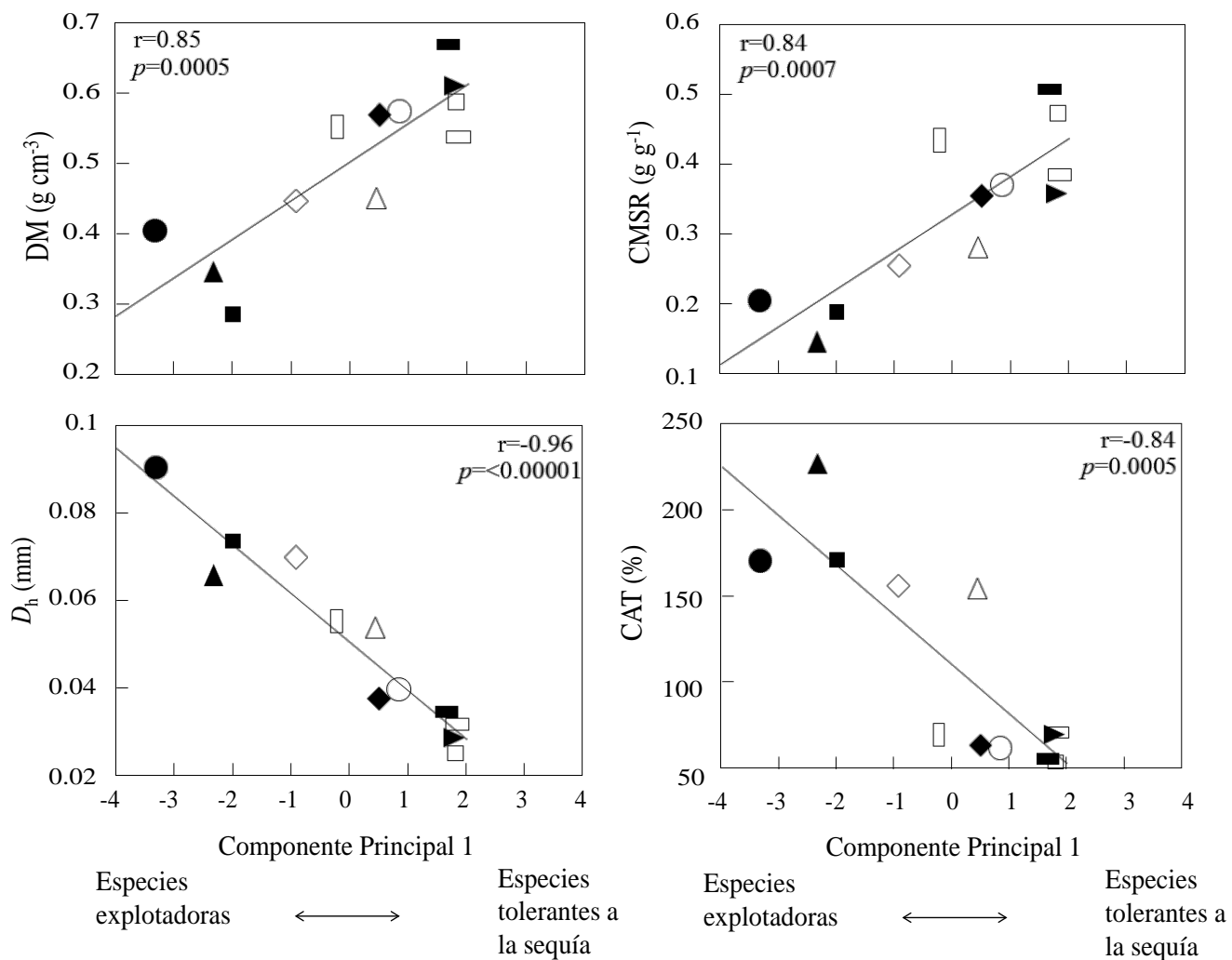


Figura 2. Relación entre atributos morfológicos y los puntajes de las especies (loadings) del primer eje del análisis de componentes principales y que refleja la disyuntiva explotación de recursos – tolerancia a la sequía. Abreviaciones DM: densidad de madera; CMSR: Contenido de materia seca en raíces; D_h : Diámetro hidráulico y CAT: contenido de agua en el tallo. Símbolos como en la Figura 1.

Discusión

La respuesta fisiológica de las especies es guiada por la disyuntiva explotación de recursos-tolerancia a la sequía.

En el presente estudio, mediante la comparación de las tasas fisiológicas obtenidas durante la sequía progresiva y sin limitación de agua, fue posible detectar evidencia en favor de la disyuntiva entre la capacidad de explotar recursos y la de tolerar estrés hídrico. En un extremo de la disyuntiva se encontró a las especies con una estrategia de explotación de recursos, las cuales fueron demandantes de recursos debido a que presentaron altas tasas de crecimiento (Grime & Hunt 1995) y que a su vez tuvieron una alta eficiencia en la conducción de agua en su sistema hidráulico. En el otro extremo, se encontró a las especies con una estrategia de conservación de recursos, ya que presentaron bajas tasas de crecimiento y de transporte de agua en el tallo. Asimismo, las especies con una estrategia de conservación de recursos presentaron una mayor tolerancia a la sequía, ya que mantuvieron sus funciones fotosintéticas y de conducción de agua en el tallo además de conservar sus hojas en pie a niveles altos de déficit hídrico de la planta. En conjunto esta evidencia sugiere que entre las especies del bosque tropical seco una estrategia de conservación de recursos también se asocia a una mayor tolerancia a la sequía. Nuestro resultado de la asociación entre la eficiencia de conducción y la tasa de crecimiento, concuerda con un estudio previo, que si bien carece de medidas directas de la conductividad hidráulica, detecta una asociación entre los atributos anatómicos del xilema que confieren mayor capacidad de conducción y la tasa de crecimiento (Castro-Diez et al. 1998). Por otro lado, un aspecto interesante fue que la tasa fotosintética no cambió de manera coordinada con el eje de la eficiencia en la conducción del tallo, representando un eje distinto de diferenciación funcional entre las especies. Esto último contrasta con estudios previos, donde la capacidad de intercambio de gases está fuertemente asociada a la capacidad de conducción de agua en el tallo (Santiago et al. 2004; McCulloh et al. 2011; Shi-Dan et al. 2012).

Especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria difieren en su tasa de captura de carbono.

En el presente estudio, no se detectó que las especies tempranas y tardías se diferenciaron claramente a lo largo de la disyuntiva entre capacidad de explotar recursos y tolerancia a la sequía. Si bien las especies tempranas presentaron niveles intermedios de tolerancia a la sequía si tuvieron una mayor capacidad de captura de carbono que las especies tardías. Estos resultados están parcialmente acorde con los patrones detectados a lo largo de la sucesión secundaria en los bosques tropicales y subtropicales húmedos. En estas comunidades húmedas las especies pioneras, en comparación con las tardías, presentan una mayor capacidad de adquirir recursos, altas tasas fotosintéticas y de crecimiento además de una mayor eficiencia hidráulica (Bazzaz & Pickett 1980; Markesteijn et al. 2011; McCulloh et al. 2011; Shi-Dan et al. 2012). En estas comunidades húmedas, las etapas tempranas de la sucesión tienen baja probabilidad de presentar sequía en el suelo además tienen alta disponibilidad de luz, lo que favorece a las especies con una estrategia de alta capacidad de adquisición de recursos (Bazzaz & Pickett 1980; Guariguata & Ostertag 2001).

Por otro lado, en los bosques secos las primeras etapas de la sucesión imponen un mayor riesgo de sequía (Lebrija-Trejos et al. 2010; Pineda-García et al. 2012), sin embargo esto contrasta con la estrategia de las especies tempranas ya que presentaron niveles intermedios de tolerancia y alta tasa fotosintética. En estudios previos hechos en el bosque seco han detectado que las especies tempranas tienen una mayor capacidad de captura de carbono, además tienen hojas que morfológicamente contribuyen a mantener el estatus hídrico de la planta y a evitar el sobrecalentamiento (Lebrija-Trejos et al. 2010; Alvarez-Añorve et al. 2012). Asimismo, Pineda-García et al. (2012) detectaron que entre las especies tempranas se encuentran las que más rápido escapan de la sequía tirando sus hojas. En conjunto estos resultados sugieren que las especies tempranas tienen una mayor capacidad de adquisición de carbono y que los mecanismos que contribuyen al mantenimiento del estatus hídrico de la planta pudieran ser más importantes a nivel de la hoja. De la misma forma, éstas tienen una respuesta más fina de escape a la sequía para

evitar falla hidráulica y que en consecuencia esto reduce la presión por desarrollar un xilema altamente resistente a la formación de embolismos, con el alto costo energético implicado en su construcción (i.e. paredes de los vasos engrosadas). En general, esta evidencia sugiere que las especies de las primeras etapas de la sucesión presentan una estrategia oportunista de captura de recursos y de escape rápido ante la sequía.

Por último, en el presente estudio la falta de diferenciación entre las especies tempranas y tardías a lo largo de la disyuntiva también puede ser atribuida a que estas últimas se encontraron en los dos extremos de la disyuntiva. Es decir, dentro de las especies tardías están tanto las que tienen una mayor capacidad de explotar recursos como las más tolerantes a la sequía. De manera interesante, las especies tardías con mayor capacidad de adquisición de recursos también pueden resistir altos niveles de desecación del suelo, ya que cuentan con grandes almacenes de agua en el tallo, lo que les permite mantener el estatus hídrico de la planta a pesar de la elevada sequía en el suelo (Pineda-García et al. 2012). En conjunto resulta intrigante que las especies tardías sean las más resistentes a la sequía, a través de dos mecanismos independientes (tolerancia y escape vía almacenes de agua), ya que en el bosque seco el ambiente de las etapas tempranas de la sucesión imponen un mayor riesgo de sequía (Lebrija-Trejo et al. 2010; Pineda-García et al. 2012). Qué otro factor ambiental o ecológico favorece la tolerancia en el bosque maduro (i.e. mayor competencia por agua asociada a una mayor densidad de árboles) es una pregunta que permanece abierta. Asimismo, la generalidad de nuestros resultados necesita ser probada al incluir un mayor número de especies representativas de las distintas etapas de la sucesión secundaria.

La disyuntiva explotación de recursos-tolerancia al estrés hídrico estuvo fuertemente asociada a la densidad de los tejidos, al diámetro de vasos y al contenido de agua en el tallo.

En el presente estudio, se detectó que la diferenciación de las especies a lo largo de la disyuntiva estuvo fuertemente asociada con ciertos atributos morfológicos, ya que en

principio la forma de construcción de estos atributos tiene una influencia más directa en la respuesta fisiológica de las especies. La estrategia de explotación de recursos con alta eficiencia para conducir agua y alta tasa de crecimiento estuvo asociada con el diámetro hidráulico, la capacidad de almacenar agua en el tallo y el área foliar específica. En principio la eficiencia hidráulica se relaciona directamente con el diámetro hidráulico e indirectamente con la capacidad de almacenamiento de agua en el tallo. Según la ley de la Hagen-Poiseuille la conducción de agua escala con el diámetro de los vasos, es decir, vasos de mayor diámetro permitirán tener un mayor flujo de agua en el tallo (Tyree & Zimmermann 2002). Si bien se detectó una asociación entre el almacenamiento de agua en el tallo y vasos de mayor diámetro, en estudios previos se ha sugerido que el mayor potencial de almacenamiento ocurre en el parénquima del xilema (Choat et al. 2005; Jacobsen et al. 2007; Pratt et al. 2007). Por último, la estrategia de explotación de recursos también estuvo asociada con el área foliar específica. Esta asociación ocurre por la tasa relativa de crecimiento, ya que ésta es determinada por el área foliar específica. Valores altos de área foliar específica representan una mayor superficie de captura de carbono desplegada por unidad de biomasa invertida en su construcción, que en consecuencia maximiza la tasa de crecimiento (Poorter & Remkes 1990).

Por otro lado, la capacidad para tolerar niveles altos de déficit hídrico estuvo asociada con tejidos densos, en especial alta densidad del tallo, alto contenido de materia seca en hojas y raíces. El contenido de materia seca en las hojas, es un análogo de la densidad de las hojas, y se ha asociado con una mayor resistencia a la sequía (Niinemets 2001, Markesteijn et al. 2011, Mendez-Alonso et al. 2012). La mayor densidad en las hojas se da por la presencia de células del mesofilo de menor tamaño además de que sus paredes celulares son más gruesas, esto produce una mayor resistencia al colapso de sus células durante la sequía e incrementa el módulo de elasticidad. Un mayor módulo de elasticidad permite mayores cambios en el potencial hídrico con un menor cambio en el contenido de agua en las hojas, lo cual reduce la pérdida de agua y mantiene el estatus hídrico de la planta (Niinemets 2001). En el presente, esto indica que es a través de este

mecanismo que las especies tolerantes del bosque seco son capaces de mantener la captura de carbono y por lo tanto las hojas en pie a niveles elevados de déficit hídrico de la planta. Por otro lado, la densidad de madera también estuvo asociada con la estrategia de tolerancia. Estudios previos han propuesto que un xilema denso puede favorecer la resistencia a la cavitación ya que frecuentemente las maderas densas contienen vasos delgados, con paredes engrosadas y mayor proporción de fibras que en su conjunto ofrecen soporte a los vasos de conducción en contra del colapso ante elevadas tensiones (Hacke et al. 2001; Jacobsen et al. 2007, McCulloh et al. 2011). A su vez, se detectó que las especies tolerantes de madera densa tenían vasos de menor diámetro y con paredes engrosada (datos no mostrados), por lo tanto esto les confiere una mayor resistencia a la formación de embolismos y les permite mantener la funcionalidad del sistema hidráulico a niveles altos de déficit hídrico de la planta. Si bien el contenido de materia seca en raíces cambio con la estrategia de tolerancia, no existe una conexión directa con la capacidad de mantener la conductividad hidráulica, la fotosíntesis y el mantener hojas a niveles altos de déficit hídrico de la planta. Sin embargo, este resultado sugiere que el nivel de tolerancia se cambia de manera coordinada entre los atributos aéreos y los subterráneos. Por lo tanto, en las especies tolerantes la presencia de tejidos densos, con paredes celulares engrosadas, tuvieron impactos sobre la tasa de crecimiento ya que son altamente costosos en su construcción (Ryser 1996), esto sumado a una baja eficiencia hidráulica y menores superficies de captura de carbono, reducen la capacidad de adquirir recursos de las especies.

Por último, la adquisición y uso de recursos implica la coordinación de órganos y tejidos aéreos y subterráneos, por lo que se esperaba que atributos clave potencialmente relacionados con la capacidad de capturar agua en el suelo pudieran estar relacionados con atributos relacionados con la capacidad de conducir y usar agua en tallos y hojas, respectivamente. En contra de lo esperado, la longitud radical específica de las raíces finas no tuvo relación con ningún atributo, representando un eje ortogonal de diferenciación funcional. La evidencia previa acerca de la dirección de relación entre el LRE y el resto de la

estrategia no es concluyente. En algunas comunidades vegetales se ha detectado que el área foliar específica además de la tasa de crecimiento se relacionan con la longitud radical específica, pero en otras los atributos no hay tal (Poorter & Remkes 1990; Reich et al. 1998; Wright & Westoby 1999; Eissenstat et al. 2000). No obstante, tener mayores superficies de raíz por unidad de biomasa no parece ser el único mecanismo para maximizar la captura de agua y de recursos. Estudios previos en comunidades estacionales han detectado una exploración diferencial del subsuelo entre las especies. En particular, se han detectado especies que usan el agua de zonas más profundas y otras especies que usan el agua de los primeros centímetros del suelo (Hasselquist et al. 2010). Particularmente, en el bosque seco de Chamela se ha detectado un gradiente de disponibilidad de agua con la profundidad del suelo, además recurrentemente se presentan lluvias poco abundantes que potencialmente solo pueden humedecer los primeros centímetros del suelo (H. Paz observaciones personales; Maass & Burgos 2011). Esto apunta a que a nivel de plántula el patrón de enraizamiento también pudiera ser un atributo clave en la estrategia de uso de recursos entre las especies del bosque seco. Desplegar raíces a mayor profundidad del suelo pudiera ser un atributo que garantice una constante suficiencia de agua. Por otro lado, desplegar una mayor superficie radical en los primeros centímetros del suelo, permitiría el aprovechamiento de lluvias poco abundantes, pero con el riesgo inherente de sufrir sequía más frecuentemente, ya que estos primeros centímetros del suelo se desecan a mayor velocidad por evaporación debido al exceso de energía de la radiación solar. En el bosque tropical seco falta aún explorar cuál es la variación en la profundidad de raíz entre las especies y su relación con el resto de la estrategia de uso de recursos.

Conclusiones.

En el presente estudio se encontró que la capacidad para explotar recursos en las especies está fuertemente determinada por el tipo de atributos morfológicos y fisiológicos que éstas despliegan. Se detectó que las especies se diferenciaron en la forma que adquieren y usan sus recursos a lo largo de un continuo. Este continuo representa la disyuntiva funcional, detectada a nivel de la fisiología, entre explotación de recursos y la

tolerancia al estrés hídrico. La tolerancia a la sequía estuvo fuertemente relacionada a la densidad de sus tejidos, y por otro lado, la estrategia de adquisición de recursos fue definida por una mayor tasa de crecimiento y eficiencia hidráulica, la cual se asoció al diámetro de los vasos, almacenamiento de agua en tallo y el área foliar específica. Aun cuando no se detectó una clara diferenciación a lo largo del gradiente de respuestas a esta disyuntiva entre las especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria del bosque seco, las primeras tuvieron una mayor capacidad de captura de carbono.

Referencias

- Aerts R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* **50**: 29-37.
- Alvarez-Añorve M.Y., Quesada M., Sánchez-Azofeifa G.A., Avila-Cabadilla L.D. & Gamon J.A. (2012) Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* **99**: 816-826.
- Bazzaz F.A. & Pickett S.T.A. (1980) Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **11**: 287-310.
- Bullock S. & Solis-Magallanes A. (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**: 22–35.
- Choat B., Ball M., Luy J. & Holtum J. (2005) Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees -Structure and Function* **19**: 305– 311.
- Eissenstat D., Wells C., Yanai R. & Whitbeck J. (2000) Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* **147**: 33-42.
- Engelbrecht B. & Kursar T. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**: 383–392.
- Freschet G., Cornelissen J., van Logtestijn & Aerts R. (2010) Evidence of the plant economics spectrum in a subarctic flora. *Journal of Ecology* **98**: 362-373.
- García-Oliva F., Ezcurra E. & Galicia L. (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73**: 179–186.
- Grime J. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* **111**: 1169-1194.

Grime J. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex, UK.

Grime J. & Hunt R. (1975) Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* **63**: 393-422.

Hacke U., Sperry J., Pockman W., Davis S., & McCulloh K. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457-461.

Hasselquist N.J., Allen M.F. & Santiago L.S. (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* **164**: 881-890.

Jacobsen A., Agenbag L., Esler K., Pratt B., Ewers F. & Davis S. (2007) Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* **95**: 171–183.

Lambers H., Chapin III F.S. & Pons L.T. (2006) *Plant physiological ecology*. Springer USA.

Lebrija-Trejos E., Pérez-García E.A., Meave J.A., Bongers F. & Poorter L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**: 386-398.

Lott E.J., Bullock S.H. & Solis-Magallanes J.A. (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* **19**: 228-235.

Maass J.M. & Burgos A. (2011) Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. In: Dirzo R, Young HS, Mooney HA, Ceballos G, Eds. *Seasonally dry tropical forests, ecology and conservation*. Island Press. Washington (DC). p 141–66.

Markesteyn L., Poorter L., Bongers F., Paz H. & Sack L. (2011) Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New*

Phytologist **191**: 480-495.

Maza-Villalobos S., Balvanera P. & Martínez-Ramos M. (2011) Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00755.x

McCulloh K.A., Meinzer F.C., Sperry J., Lachenbruch B., Voelker S., Woodruff D., Domec J.C. (2011) Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. *Oecologia* **167**: 27-37

Meizner C.F., McCulloh A.K., Lachenbruch B., Woodruff R.D. & Johnson M.D. (2010) The blind men and the elephant: the impact of context and scale in evaluating conflicts between plant hydraulic safety and efficiency. *Oecologia* **164**: 287-296.

Méndez-Alonzo R., Paz H., Cruz-Zuluaga R., Rosell J.A. & Olson E.M. (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*

<http://dx.doi.org/10.1890/11-1213.1>.

Niinemets Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82**: 453-469.

Páramo-Pérez M. (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 de Maestría, UNAM, México.

Pineda-García F., Paz H. & Tinoco-Ojanguren C. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell & Environment* **34**: 1536-1547.

Pineda-García F., Paz H. & Meizner C.F. (2012) Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment* doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x

Pratt B., Jacobsen A., Ewers F. & Davis S. (2007) Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* **174**: 787–798.

Poorter H. & Remkes C. (1990) Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* **83**: 553-559.

Poorter L., McDonald I., Alarcon A., Fichtler E., Licona J.C., Peña-Claros M., Sterck F., Villegas Z. & Sass-Klaassen U. (2010) The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist* **185**: 481-492.

Ramos-López N.A. (2012) Dinámica de la regeneración de una selva baja caducifolia posterior al uso agropecuario. Tesis de Licenciatura, UMSHN, México.

Reich P., Walters M., Tjoelker M., Vanderklein D. & Buschena C. (1998) Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology* **12**: 395-405.

Ryser P. (1996) The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology* **10**: 717-723.

Santiago L., Goldstein G., Meinzer F., Fisher J., Machado K., Woodruff D. & Jones T. (2004) Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia* **140**: 543-550.

Shi-Dan Z., Juan-Juan S., Rong-Hua L. & Qing Ye. (2012) Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests. *Plant, Cell & Environment* doi:10.1111/pce.12024

Slot M. & Poorter L. (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* **39**: 683–690.

Tyree M. & Ewers F. (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* **119**: 345–360.

Tyree M. & Zimmermann M. (2002) Xylem structure and the ascent of sap. Springer, Berlin, Germany.

Tyree M.T., Engelbrecht B.M.J., Vargas G. & Kursar T. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship of field assessment of drought performance. *Plant Physiology* **132**: 1439-1447.

Vieira L.M.D. & Scariot A. (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* **14**: 11-20.

Wright I. & Westoby M. (1999) Differences in seedling behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* **87**: 85-97.

Wright I., Falster D., Pickup M. & Westoby M. (2006) Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics. *Physiologia Plantarum* **127**: 445-456.

Valladares F. & Niinemets Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **39**: 237-257.

CAPITULO V

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

En comunidades tropicales húmedas, donde la luz es el único eje de mayor variación ambiental, se considera que existe una baja diversidad de estrategias funcionales entre las especies (Hubbell 2005). Sin embargo, en comunidades de matorral seco con un marcado patrón de precipitación (veranos calurosos y secos e inviernos fríos y lluviosos) se han detectado entre las especies una alta variación en la capacidad de explotación del agua, así como en los patrones fenológicos y de enraizamiento, y de igual forma en la sensibilidad de a la sequía, lo cual se piensa facilita la coexistencia de las especies y contribuye a la estructuración de las comunidades (Ackerly 2004). Esto sugiere que la alta variación en disponibilidad del agua, tanto espacial como temporal, ejerce tal presión de selección que favorece la diferenciación de las especies en sus estrategias funcionales de uso de agua.

Particularmente, en las selvas secas se tiene un reducido periodo de tiempo para el crecimiento, definido por la temporada de lluvias, además de una alta frecuencia de periodos de sequía durante la misma temporada (Paramo-Pérez 2009). Asimismo, en la comunidad persiste una alta heterogeneidad espacial en la disponibilidad de agua en el suelo, generada por la topografía y por el disturbio antropogénico. Por lo tanto, se esperaría que en zonas con menor disponibilidad de agua en el suelo, como lo son las partes altas de las cuencas y las zonas desprovistas de vegetación, los efectos tanto de las sequías cortas como del inicio de la sequía estacional se intensificaran. En este contexto ambiental, las plantas tienen que lidiar entre maximizar funciones competitivamente excluyentes, como lo es la ganancia de recursos y crecer durante periodos con alta disponibilidad, o resistir y sobrevivir en los periodos de sequía (Grime 2001; Pineda-García et al. 2011, 2012). En este caso, la diversidad de estrategias puede resultar de disyuntivas entre pares de atributos que hayan marcado rutas alternativas de evolución de las especies favoreciendo un atributo cada vez que se selecciona en contra otro, ya sea por conflictos de inversión de recursos, de diseño o bien por la existencia de presiones selectivas opuestas (Stearns 1992). Así, no sería posible la evolución de especies optimizadas en todas sus capacidades (resistir la sequía o maximizar la explotación del agua) tal que le garantizara éxito de supervivencia por igual en los distintos escenarios de disponibilidad de

agua detectados para las selvas secas. Por lo tanto, uno de los objetivos centrales del presente estudio fue explorar como cambian las estrategias funcionales de uso de agua y que contribuyan a la explicación de la diferenciación en la distribución en los gradientes espaciales de disponibilidad de agua en el suelo. Así mismo, mediante un novedoso enfoque, se probaron los distintos mecanismos de respuesta fisiológica durante la variación temporal de la sequía en el suelo. Por último, otro aspecto crucial del presente estudio fue detectar las disyuntivas funcionales que operan entre las especies de la selva seca, como mecanismo que contribuya a la explicación en la diferenciación de estrategias de uso de recursos.

De esta forma, en el segundo capítulo de la tesis exploramos los patrones de diferenciación en la estrategia morfo-fisiológica a nivel de plántula entre 10 pares de especies que difieren en su distribución espacial a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en el suelo. Dentro de cada par de especies una se distribuye preferencialmente en hábitats secos, como lo son las partes altas de las cuencas, y la otra especie se ubica en los hábitats húmedos que son las partes bajas de las cuencas, cerca de los arroyos (hábitats húmedos) (Galicia et al. 1999). Basado en esta información se probó si las especies de hábitat seco, en comparación de las de hábitat húmedo, se diferenciarían más hacia una estrategia de tolerancia al estrés hídrico. En el único atributo donde se registró una diferenciación generalizada entre las especies de hábitat seco y húmedo fue en la tasa fotosintética. Además la dirección de la diferenciación fue en contra de la predicción planteada, las especies de hábitat seco presentaron hojas con una mayor capacidad de captura de carbono, lo cual puede requerir altas tasas de adquisición de agua y de pérdida vía transpiración. Asimismo al explorar cómo covarían en su conjunto los atributos morfológicos y fisiológicos, se detectaron dos patrones. Por un lado, en el espacio multivariado se detectó que las especies de cada par se parecen más entre sí, lo que demuestra una carga filogenética y que entre los pares hay una amplia variación en la estrategia funcional para vivir en cada hábitat. En el segundo patrón se registró dentro de cada par de especies una dirección generalizada en la diferenciación de las especies de

hábitat seco. En general, éstas se diferenciaron hacia tener una mayor eficiencia en la conducción de agua en el tallo, mayor tasa de asimilación de carbono y potencialmente una mayor capacidad de ganar carbono por biomasa invertida en la hoja, todo esto al costo de tener una menor eficiencia de uso de agua. Este patrón de diferenciación generalizada apunta a que las especies están maximizando la captura de carbono, tal y como se predice en la teoría de la economía de la hoja (Wright et al. 2005). Por último encontramos varias disyuntivas funcionales que guían la diferenciación entre maximizar la adquisición de recursos y la de mantener el estatus hídrico de la planta o retardar los efectos de la sequía. En conclusión los resultados sugieren que las especies de hábitat seco tienen más una estrategia oportunista de uso de recursos. Este resultado concuerda con otros estudios en comunidades caracterizadas por periodos cortos de crecimiento y poco predecibles, donde han encontrado especies oportunistas con altas tasas de asimilación de CO₂ en periodos de alta disponibilidad de agua (Mooney 1972; Eamus et al. 1999; Santiago et al. 2004). Los resultados sugieren que esta estrategia oportunista se favorece en los hábitat secos ya que tienen una mayor variación en la disponibilidad de agua que los valles. En las cimas secas el suelo experimenta una alta tasa de desecación después de una lluvia, debido a sus elevadas tasas de escorrentía y evaporación (Galicia et al. 1999), reduciendo la ventana de tiempo de crecimiento.

Por otro lado, en la actualidad las selvas secas están sujetas a altas tasas de transformación por actividades relacionadas con la industria agropecuaria. En el paisaje de Chamela, Jalisco es posible observar zonas que recientemente fueron abandonadas y que ya no están sujetas a ninguna práctica de manejo. Además es posible detectar otras zonas con distinta edad de abandono y recuperación de la vegetación. A lo largo de este mosaico de recuperación de la vegetación cambia la distribución de las especies (Lebrija-Trejo et al. 2010; Maza-Villalobos et al. 2011) y lo cual se ha detectado es guiado por la variación en el ambiente (Lebrija-Trejo et al. 2010). Debido a que en la región de Chamela es poco conocido cómo cambia el ambiente a lo largo de la recuperación de la vegetación, además de la diferenciación entre las especies de la sucesión secundaria en los mecanismos de

resistencia a la sequía, fueron aspectos que se exploraron en el tercer capítulo. Durante la caracterización de las variables ambientales a lo largo de la sucesión secundaria, se encontró que existe un mayor riesgo de sequía en las primeras etapas de la sucesión, ya que ofrecen una menor disponibilidad de agua en el suelo y son más calientes en comparación con las etapas tardías de la sucesión secundaria. Los resultados concuerdan con estudios previos hechos en otras selvas secas que reportan un aumento en el contenido de agua en el suelo, una disminución en el déficit de vapor y la temperatura durante el desarrollo de la sucesión secundaria (Hasselquist et al. 2010; Lebrija-Trejos et al. 2011). Al comparar a las especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria de la selva seca en su resistencia a la desecación durante la sequía experimental del suelo, no se detectaron diferencias en su nivel de tolerancia al estrés hídrico del suelo. Esta falta de diferenciación en su respuesta fue atribuida a distintos mecanismos fisiológicos que confieren un mismo nivel de resistencia a la sequía. Por un lado, se encontró que un grupo de especies tuvieron una alta resistencia a la sequía del suelo ya que su xilema tiene una alta resistencia a la formación de embolismos. Por otro lado, la relación entre la capacidad de almacenar agua en el tallo y el nivel de resistencia a la sequía, sugiere que este atributo contribuye a desacoplar el estatus hídrico de la planta del suelo, lo que permite a esas especies almacenadoras, con un xilema vulnerable a la formación de embolismos, mantener sus funciones a niveles altos de desecación del suelo. Estudios previos en comunidades tropicales con un régimen estacional en la precipitación han reconocido a los almacenes de agua como una fuente transitoria de agua, que permiten extender la ganancia diaria de carbono o reducir la tensión en el xilema que potencialmente podría producir embolismos (Stratton et al. 2000; Scholz et al. 2007, 2011; Meinzer et al. 2008), pero existe poca información del rol que juegan los almacenes de las plantas durante sequías que pueden durar semanas. El patrón detectado puede ser muy importante para las plántulas, ya que con una limitada capacidad de exploración del suelo tienen que depender de sus reservas de agua en sequías prolongadas. Por último, se detectó que las especies se diferencian a la largo de la disyuntiva funcional entre tolerar la sequía o escapar a la sequía, un aspecto antes tratado pero que experimentalmente no había sido probado.

La disyuntiva fue evidente por la relación negativa entre la resistencia del xilema a la formación de embolismos y la velocidad de caída de las hojas durante las sequías. Especies con un xilema sensible a la formación de embolismos escapan tirando sus hojas a niveles intermedio de sequía del suelo y las especies con un xilema resistente mantienen sus hojas a niveles altos de sequía del suelo.

Aunque se ha propuesto que las disyuntivas funcionales juegan un papel importante en la diferenciación de hábitat en las comunidades vegetales (Aerts 1999), en las selvas secas existe aún poco conocimiento de que disyuntivas operan entre las especies así como de la importancia que tienen en la distribución de las especies a lo largo de la sucesión secundaria. En el presente estudio se probó si existe evidencia a favor de la disyuntiva funcional entre capacidad de adquisición de recursos y tolerancia a la desecación y además se exploró si guía la diferenciación entre las especies tempranas y tardías de la sucesión secundaria. Mediante la comparación de las tasas fisiológicas tanto en condiciones óptimas, es decir, sin sequía, como de sequía progresiva, fue posible detectar evidencia en favor de la disyuntiva funcional entre la capacidad de adquirir recursos y la de tolerar estrés. En un extremo de la disyuntiva encontramos a las especies con una estrategia de explotación de recursos, las cuales fueron demandantes de recursos debido a que presentaron altas tasas de crecimiento (Grime & Hunt 1975) y que a su vez tuvieron una alta eficiencia en la conducción de agua en su sistema hidráulico. En el otro extremo, se encontró a las especies con una estrategia de conservación de recursos, ya que presentaron bajas tasas de crecimiento y de transporte de agua en el tallo. Asimismo las especies con una estrategia de conservación de recursos presentaron una mayor tolerancia a la sequía, ya que mantuvieron sus funciones fotosintéticas y de conducción de agua en el tallo además de sus hojas en pie a niveles altos déficit hídrico. Por otro lado, no se detectó que las especies tempranas y tardías se diferenciaron a lo largo de la disyuntiva. En contraste, a pesar de que en los bosques secos las primeras etapas de la sucesión imponen un mayor riesgo de sequía (Lebrija-Trejos et al. 2010; Pineda-García et al. 2012), en el presente estudio las especies tempranas no fueron las más tolerantes a la sequía, sino

presentaron niveles intermedios de tolerancia. Además las especies tempranas tuvieron una mayor capacidad de captura de carbono que las especies de bosque maduro. En conjunto estos resultados sugieren que entre las especies tempranas es más importante tener mecanismos a nivel de la hoja que contribuyan al mantenimiento del estatus hídrico de la planta, asimismo como una respuesta más fina de escape a la sequía del suelo para evitar falla hidráulica, y que en consecuencia reducen la presión por desarrollar un xilema altamente resistente a la formación de embolismos, con los altos costos energéticos implicados en su construcción. Por otro lado, la estrategia de adquisición de recursos con una alta eficiencia para conducir agua y alta tasa de crecimiento estuvo asociada con vasos de mayor diámetro que en teoría permiten un mayor flujo de agua (Tyree & Zimmerman 2002), además se asoció con la capacidad de almacenar agua en el tallo y el área foliar específica. Por otro lado, la capacidad para tolerar niveles altos de déficit hídrico estuvo asociada con tejidos densos, en especial alta densidad del tallo, alto contenido de materia seca en hojas y raíces, que en general ofrecen una mayor resistencia a resistir colapso y mantienen el estatus hídrico de la planta durante los periodos de sequía (Hacke et al. 2001; Niinemets 2001).

En conclusión en el bosque tropical seco existe una amplia diversidad de estrategias funcionales para sobrevivir en condiciones de limitación de agua, asimismo es posible encontrar estrategias que permiten maximizar la captura de recursos cuando el agua no es limitante, ambas estrategias cambian con en el nivel de caducidad de las hojas. Además, en los bosques secos existen disyuntivas fundamentales que guían la diferenciación de las especies. La futura ruta de investigación debe ser encaminada a resolver si las estrategias funcionales determinan la supervivencia de las especies en campo y bajo distintos escenarios erráticos de sequías cortas en la época lluviosa.

LITERATURA CITADA

- Ackerly D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**: 25-44.
- Aerts R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* **50**: 29-37.
- Balvanera P., Lott E., Segura G., Siebe C. & Islas A. (2002) Patterns of b-diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **13**: 145–158.
- Borchert R. (1994) Soil stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* **75**: 1437–1449.
- Bullock S.H. & Solis-Magallanes J.A. (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest. *Biotropica* **22**: 22-35.
- Calow P. (1987) Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* **1**:57-61.
- Cornelissen J., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D., Reich P., ter Steege H., Morgan H., van der Heijden M., Pausas J. & Poorter H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**:335-380.
- Eamus D., Myers B., Duff G. & Williams R. (1999) A cost-benefit analysis of leaves of eight Australian savanna tree species of differing leaf life-span. *Photosynthetica* **36**: 575–586.
- Engelbrecht B., Velez V. & Tyree M. (2000) Hydraulic conductance of two co-occurring neotropical understory shrubs with different habitat preferences. *Annals of Forestry Science* **57**: 201-208.
- Engelbrecht B. & Kursar T. (2003) Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia* **136**: 383-393.

- Engelbrecht B., Kursar T. & Tyree M. (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees* **19**: 312-321.
- Engelbrecht B., Comita L., Condit R., Kursar T., Tyree M., Turner B. & Hubbell S. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* **447**: 80-82.
- Freschet T.G., Cornelissen H.J., van Logtestijn R., & Aerts R. (2010) Evidence of the plant economics spectrum in a subarctic flora. *Journal of Ecology* **98**: 362-373.
- Galicia L., López-Blanco J., Zarco-Arista A.E., Filips V. & García-Oliva F. (1999) The relationship between solar radiation interception and soil content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* **36**: 153-164.
- García-Oliva F., Ezcurra E. & Galicia L. (1991) Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific Coast of Mexico. *Geografiska Annaler* **73**: 179-186.
- García-Oliva F., Camou A. & Maass M. (2002) El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. p. 3-10. *En*: Noguera, F.A., Vega Rivera, J. H., García Aldrete A. N., Quesada Avendaño M. (eds.). Historia Natural de Chamela. UNAM. Instituto de Biología. México.
- Grime J. (2001) Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex, UK.
- Grime J. & Hunt R. (1975) Relative growth rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology* **63**: 393-422.
- Griscom H.P. & Ashton M.S. (2011) Restoration of dry tropical forest in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* **26**: 1564-1579.
- Hacke U., Sperry J., Pockman W., Davis S., & McCulloh K. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457-461.

- Hasselquist N.J., Allen M.F. & Santiago L.S. (2010) Water relations of evergreen and drought-deciduous trees along a seasonally dry tropical forest chronosequence. *Oecologia* **164**: 881–890.
- Huante P., Rincón E. & Acosta I. (1995) Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* **9**: 849-858.
- Huante P. & Rincón E. (1998) Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* **113**: 53-66.
- Hubbell S. (2005) Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* **19**: 166-175.
- Jacobsen A., Agenbag L., Esler K., Pratt B., Ewers F. & Davis S. (2007) Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the Mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology* **95**: 171–183.
- Kavanagh K.L., Bond B.J., Aitken S.N., Gartner B.L. & Knowe S. (1999) Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree physiology* **19**: 31-37.
- Keddy P.A. (1992) A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology* **6**: 621-626.
- Kitajima K. & Fenner M. (2000) Ecology of seedling regeneration. *En: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Fenner M. (ed.). CABI Publishing. United Kingdom. pp. 331-359.
- Kramer P. J. (1983) Water relations of plants. Academic Press, Inc. Estados Unidos de Norte América.

Lebrija-Trejos E., Pérez-García E.A., Meave J.A., Bongers F. & Poorter L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* **91**: 386–398.

Liverman D.M. & O'Brien K.L. (1991) Global warming and climate change in México. *Global Environmental Change* **1**: 351-364.

Maza-Villalobos S., Balvanera P. & Martínez-Ramos M. (2011) Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* doi: 10.1111/j.1744-7429.2011.00755.x

Maherali H., Pockman W.T. & Jackson R.B. (2004) Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* **85**: 2184-2199.

Markestijn L. & Poorter L. (2009) Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* **97**: 311–325.

Markestijn L., Poorter L., Bongers F., Paz H. & Sack L. (2010) Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* **191**: 480–495.

Meinzer F.C., Woodruff R.D., Domec J.-C., Goldstein G., Campanello I.P., Gatti G.M. & Villalobos-Vega R. (2008) Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* **156**: 31–41.

Méndez-Alonzo R., Paz H., Cruz-Zuluaga R., Rosell J.A. & Olson E.M. (2012) Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*
<http://dx.doi.org/10.1890/11-1213.1>.

Mooney H. (1972) The carbon balance of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **3**: 315–346.

Miller P. & Kauffman J. (1998) Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* **30**: 538-546.

Nilsen E. T. & Orcutt D. M. (1996) Physiology of plants under stress: Abiotic factors. John Wiley & Sons, Inc. Estados Unidos de Norte América.

Niinemets Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82**: 453-469.

Páramo-Pérez M. (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, UNAM, México.

Paz H. (2003) Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* **35**: 318-332.

Pratt B., Jacobsen A., Ewers F. & Davis S. (2007) Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist* **174**: 787–798.

Pineda-García F., Paz H. & Tinoco-Ojanguren C. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell & Environment* **34**: 1536-1547.

Pineda-García F., Paz H. & Meizner C.F. (2012) Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment* doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02582.x

Santiago L., Kitajima K., Wright J. & Mulkey S. (2004) Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest. *Oecologia* **139**: 495–502.

Scholz F.G., Bucci S.J., Goldstein G., Meinzer F.C., Franco A.C. & Miralles-Wilhelm F. (2007) Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment* **30**: 236–248.

Scholz F.G., Phillips G.N., Bucci J.S., Meinzer F.C. & Goldstein G. (2011) Hydraulic capacitance: biophysics and functional significance of internal water sources in relation to tree size. In *Size and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* (eds F.C. Meinzer, B. Lachenbruch & T.E. Dawson), pp. 341–362. Springer, New York, NY, USA.

Slot M. & Poorter L. (2007) Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* **39**:683-690.

Soriano D., Orozco-Segovia A., Márquez-Guzmán J., Kitajima K., Gamboa-de Buen A. & Huante P. (2011) Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. *Annals of Botany* **107**: 939-951.

Stearns S. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University. Gran Bretaña.

Stratton L., Goldstein G. & Meinzer F.C. (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment* **23**: 99–106.

Tyree M. & Zimmermann M. (2002) *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Berlin, Germany.

Tyree M., Engelbrecht 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.

Wright I., Reich P., Cornelissen J., et al. (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationship. *New Phytologist* **166**: 485–496.

Valladares F. & Niinemets Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution*