



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
ECOLOGIA

**MORTALIDAD PARCIAL Y SELECTIVA DE RAMAS DE CUATRO  
ESPECIES DE *PARKINSONIA* EN EL DESIERTO SONORENSE:  
EFECTOS DEL AMBIENTE BIÓTICO Y ABIÓTICO**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

**VÍCTOR MANUEL ANGUIANO MILLÁN**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRIZÁR  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

**MÉXICO, D.F. AGOSTO 2013**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
ECOLOGIA

**MORTALIDAD PARCIAL Y SELECTIVA DE RAMAS DE CUATRO  
ESPECIES DE *PARKINSONIA* EN EL DESIERTO SONORENSE:  
EFECTOS DEL AMBIENTE BIÓTICO Y ABIÓTICO**

## **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

**VÍCTOR MANUEL ANGUIANO MILLÁN**

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRIZÁR  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOSÉ ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

**MÉXICO, D.F. AGOSTO 2013**

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

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 06 de mayo de 2013, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **ANGUIANO MILLÁN VICTOR MANUEL** con número de cuenta **95043252** con la tesis titulada **"MORTALIDAD PARCIAL Y SELECTIVA DE RAMAS DE CUATRO ESPECIES DE *PARKINSONIA* EN EL DESIERTO SONORENSE: EFECTO DEL AMBIENTE BIÓTICO Y ABIÓTICO "**, bajo la dirección de la **DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR:**

Presidente: DRA. ANA ELENA MENDOZA OCHOA  
Vocal: DR. HÉCTOR GODÍNEZ ÁLVAREZ  
Secretario: DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ  
Suplente: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ  
Suplente: DR. JUAN NÚÑEZ FARFÁN

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

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 06 de agosto de 2013.

*María del Coro Arizmendi*

**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del interesado.

## Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM, por darme la oportunidad de la superación personal en el campo de la investigación, en el que siempre me he inclinado, y proporcionarme nuevas herramientas para mi desarrollo personal y profesional, que me permitirán cumplir nuevas metas. Así como por permitir titularme aún dentro de éste periodo extraordinario.

Al CONACYT porque a través de sus recursos me fue posible involucrarme totalmente en el aprendizaje y en el desarrollo del proyecto de investigación, y así cumplir con esta meta.

A la M en C. Josefina Barajas del Instituto de Biología de la UNAM, por el apoyo en la parte de la determinación de la anatomía del xilema, así como brindarnos el material y el uso de laboratorio de la anatomía de la madera para realizar una parte del proyecto.

A la Dra. Angelina Martínez Yrizar por haberme presentado una nueva oportunidad de conocimiento y desarrollo, dentro del área de la ecofisiología en zonas áridas, en la cual aprendimos juntos. Así como por haberme acojado durante mi estancia en Hermosillo, durante la cual me sentí contento y hasta protegido, pues me brindo todas las herramientas para realizar el proyecto, desde lo material, hasta el apoyo emocional. También por su comprensión, apoyo y empuje que me proporciono durante la recuperación de mi estado de salud.

Al Dr. José Alberto Búrquez Montijo por apoyarnos en la realización del proyecto, por sus comentarios y aportaciones a todo lo largo de esté. Por apoyarme sobre todo en la parte técnica y estadística. También por su comprensión en la extensión del periodo para concluir el escrito, y su eficiente respuesta cuando la requerí para concluir con esté proceso. Así como por haberme recibido en su casa y haberme permitido aprender de él.

Al Dr. Horacio Paz Hernández también por apoyarnos durante el proyecto, sus comentarios y aportaciones fueron clave y muy enriquecedores, para que esté se llevara por el camino más indicado. También por haberme esperado durante el tiempo en el que se realizó el escrito.

A mis padres, porque ellos me dieron el apoyo para escoger y construir mi propio camino, y gracias a ellos me he desarrollado en lo que me apasiona, que es conocimiento de los seres vivos y la interacción del hombre con ellos. A mi papá Juan Manuel Anguiano Estrada por haber sacrificado algunos de sus sueños para darnos lo que hoy somos a mis hermanos y a mí. A mi mamá Margarita Millán Albarrán porque desde siempre y hasta hoy sigue apoyándome en mis sueños.

A mi esposa, María Guadalupe Villanueva Santiago, por su apoyo en todos los aspectos, por haberme acompañado en el desarrollo de una gran parte del proyecto. Por haber sido mi respaldo en aquellos momentos difíciles que se querían interponer entre la culminación de esta tesis y yo. Pero sobre todo porque me permitió a la par de este proyecto conformar un hogar a lado de mis dos hermosos niños Edahí Balam-Ha y Quetzalli Yexalen. Al final gracias a ti me consolide como un Maestro en Ciencias y un Padre de familia.

A mis hijos, por ser un motivo y una inspiración para superarme más día con día y mostrarles que si uno lucha por lo que quiere de corazón, la felicidad siempre nos acompañara.

A la Lic. Patricia Ramírez y a la Dra. Karina Boedge por haberme apoyado durante mi proceso de titulación, por mantenerme al tanto y abogar por mí en este periodo extraordinario. Así como a todos los profesores de los que recibí grandes aportaciones a mi conocimiento en ecología y otras ramas.

Al jurado, compuesto por la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa, la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez, el Dr. Héctor Godínez Álvarez, y el Dr. Juan Núñez Farfán por sus valiosas y enriquecedoras observaciones sobre éste trabajo de tesis; así como por su comprensión en los tiempos requeridos para la titulación

A la vida misma, porque soy afortunado de tener y de haber tenido los mejores padres; unos hermanos que aunque no son los más cariñosos, han estado cuando más los he necesitado; una esposa que se enfrenta contra todo obstáculo y juntos hemos librado grandes batallas, a numerosos amigos, de esta y otras especies que me permitieron comprender el valor de la vida misma; por tener hoy dos astros girando a mi alrededor y llenando de luz y alegría mis nuevas aventuras y por mi más reciente logro, éste proyecto que me permitió comprender un poco más a aquellos seres que nos rodean, con quienes compartimos este planeta y de quienes tanto dependemos, muchas veces sin darnos o querer darnos cuenta.

## **Dedicatoria**

Esta tesis se la dedico a mis padres. Mi papá, que aunque ya no estés presente, sé que desde otro plano podrás ver concluido este gran logro. A mi mamá como un regalo de lo que me he convertido, un profesionalista con grandes expectativas y muy contento de ser lo que soy. A mi esposa, quien sé que se siente tan orgullosa de mí como yo de ella. A mis hijos que les sirva como un ejemplo para luchar por sus ideales y sus sueños.

# Índice

<b>Resumen.....</b>	<b>9</b>
<b>Abstrac.....</b>	<b>11</b>
<b>I. Introducción. Efectos de la sequía en plantas y mecanismos de resistencia y tolerancia.....</b>	<b>12</b>
1.1. Sequía y estrategias de tolerancia en las plantas.....	12
1.2. Efecto del estrés hídrico en las plantas.....	15
1.3. Respuesta morfo-anatómica de las plantas en presencia de estrés hídrico.....	15
1.4. Efecto de la sequía sobre el xilema.....	17
1.5. Relaciones hídricas en las plantas ante el estrés hídrico.....	18
1.6. Efecto de las propiedades del suelo sobre el potencial hídrico de la planta.....	20
1.7. “Dieback” y mortalidad de plantas.....	20
1.8. Mortalidad: el caso de <i>Parkinsonia. microphylla</i> .....	21
1.9. Justificación.....	21
1.10. Enfoques del estudio.....	22
1.11. Objetivos.....	22
<b>II. Materiales y métodos generales.....</b>	<b>23</b>
2.1. Región de estudio: el Desierto Sonorense.....	23
2.2. Las especies de estudio.....	24
2.3. Sitios de estudio.....	28
2.4. Métodos generales.....	32
<b>III. Morfología, anatomía, fisiología y biología en plantas de cuatro especies de <i>Parkinsonia</i> y su relación con la mortalidad de ramas .....</b>	<b>33</b>
3.1. Objetivos específicos.....	35
3.2. Hipótesis.....	35
3.3. Métodos.....	36
3.3.1. Factores físicos.....	36
3.3.2. Caracterización morfológica, anatómica y funcional de las plantas.....	37
3.3.3. Factores biológicos: Parasitismo por <i>Phoradendron californicum</i> .....	39
3.3.4. Mortalidad de ramas.....	40
3.3.5. Análisis estadísticos.....	41
3.4. Resultados.....	41
3.4.1. Características ambientales de los sitios de estudio.....	41

3.4.2. Atributos morfológicos, anatómicos y fisiológicos.....	45
3.4.3. Factores biológicos parasitismo por <i>Phoradendron californicum</i> .....	54
3.4.4. Mortalidad de ramas.....	55
3.4.5. Interacción de variables edáficas y morfo-fisiológicas y el “dieback”.....	57
3.5. Discusión.....	64
<b>IV. Mortalidad de ramas de <i>Parkinsonia microphylla</i> en dos localidades del Desierto Sonorense.....</b>	<b>69</b>
4.1. Objetivos específicos.....	70
4.2. Hipótesis.....	70
4.3. Métodos.....	70
4.3.1. Caracterización morfológica y fisiológica de las plantas.....	70
4.3.2. Análisis estadísticos.....	71
4.4. Resultados.....	71
4.4.1. Características ambientales de los sitios de estudio.....	71
4.4.2. Atributos morfológicos y fisiológicos de las plantas.....	74
4.4.3. Mortalidad de ramas.....	80
4.4.4. Relación de la arquitectura, área foliar y relaciones hídricas con la mortalidad de ramas.....	82
4.5. Discusión.....	85
<b>V. Consideraciones finales.....</b>	<b>87</b>
<b>VI. Literatura citada.....</b>	<b>90</b>
<b>VII. Anexos.....</b>	<b>96</b>

## Resumen

Los cambios de temperatura y en los regímenes de precipitación están afectando varias regiones del planeta. Las plantas enfrentan los cambios climáticos a través de diversas estrategias, entre ellas la de mortalidad parcial de ramas (dieback), causada por el estrés hídrico sobre todo en las regiones semiáridas y áridas. Esto genera el interés de los ecofisiólogos por entender cómo los factores bióticos y abióticos están relacionados con la mortalidad de ramas e individuos; y así poder predecir cambios en la cobertura de la vegetación. Por esto, en este trabajo se investigó cómo algunos factores se relacionan con la mortalidad de ramas de cuatro especies de árboles comunes del Desierto Sonorense, Sonora, México. El estudio presenta dos vertientes. **1)** Se comparó el potencial hídrico, la conductancia estomática, la morfología de los árboles, la anatomía del xilema y la presencia de la planta parásita *Phoradendron californicum* y su relación con la mortalidad de ramas, entre cuatro especies de *Parkinsonia* (i.e. *P. aculeata*, *P. florida*, *P. microphylla* y *P. praecox*) que se desarrollan simpátricamente pero localmente segregadas; y **2)** se comparó el potencial hídrico, la conductancia estomática y la morfología de árboles y su relación con la mortalidad de ramas, entre dos poblaciones de *P. microphylla* habitando localidades con diferente régimen de precipitación, una situada en la subdivisión Planicies de Sonora (Hermosillo) y la otra en la subdivisión Costa Central del Golfo (Bahía de Kino). En la comparación interespecífica se encontraron diferencias en el porcentaje de ramas muertas y en los factores bióticos y abióticos entre las cuatro especies, aunque con una cierta similitud entre *P. microphylla* y *P. Praecox* y entre *P. aculeata* y *P. florida*. *P. florida* presentó el máximo porcentaje de ramas muertas, sus árboles son los más altos, con troncos gruesos, copas amplias, un gran número de vasos del xilema y amplia área de conducción; así como valores altos de conductancia estomática pero con un control estomático mayor; y durante la época de lluvias mostró el valor más bajo de potencial hídrico. *P. praecox* presentó el menor porcentaje de ramas muertas. Los árboles de esta especie son característicamente de porte bajo, copas pequeñas y poco frondosas, con una abscisión foliar temprana; sus vasos del xilema son los más angostos, lo que le permite una fuerte resistencia a la sequía y su conductancia estomática fue la menor; con los potenciales hídricos más bajos registrados durante la época de lluvias. *P. microphylla* presentó una mortalidad mayor a lo esperado, ésta se desarrolla en el sitio más árido; son árboles altamente ramificados, cuyas ramas son relativamente delgadas; en algunos casos presentan varios troncos basales lo que le permite tener un mayor número de ramas muertas sin comprometer la supervivencia del individuo. *P. aculeata* también presentó un porcentaje menor de ramas muertas a lo esperado. El sitio donde se desarrolla esta especie permite una humedad del suelo relativamente alta y prolongada, disminuyendo el estrés hídrico de manera considerable por lo que la conductancia estomática fue alta y con un pobre control. Asociado con estas características se encontraron grandes árboles de troncos gruesos, copas amplias y muy frondosas, así como hojas relativamente grandes. En la comparación intraespecífica se encontró que en la población de Bahía de Kino, con menor precipitación los árboles son pequeños de apenas dos metros de altura, de morfología arbustiva con ramas retorcidas y un solo tronco basal; contrario a los árboles de Hermosillo que son de mayor altura, ramas lineales y con uno o varios troncos basales. El mayor porcentaje de mortalidad se esperaba encontrar en la localidad con menor precipitación; sin embargo, en este caso la mayor mortalidad se registró en la población de Hermosillo. Este patrón se debe, probablemente a la influencia de la humedad proveniente del mar sobre la población de Bahía de Kino, reflejado en los altos potenciales hídricos antes del amanecer, lo que disminuye el estrés hídrico de estos árboles. Los árboles de Bahía de Kino además desarrollan hojas más pequeñas, así como una abscisión foliar total

en época de sequía. Cada especie responde de manera diferente ante la sequía estacional, va desde mostrar características únicas en los sitios en los que se desarrolla preferentemente cada especie, hasta presentar variaciones morfofisiológicas y anatómicas, que con un componente de plasticidad y genético pueden generar mecanismos de adaptación a la sequía y de esta forma ampliar su ámbito de distribución.

## Abstract

Changes in temperature and precipitation patterns are affecting several regions of the planet. The plants facing climate change through various strategies, including partial mortality (dieback) caused by water stress especially in semi-arid and arid regions. This has increased the interest of ecophysiological studies to understand how biotic and abiotic factors are associated with the partial and total mortality of plants, and thus be able to predict changes in vegetation cover. For this reason in this study we investigated some factors related to the mortality of branches of four common tree species in the Sonoran Desert, Sonora, Mexico. The study is twofold. We compared the water potential, stomatal conductance, the morphology of the trees, xylem anatomy and the presence of a parasitic plant *Phoradendron californicum* and its relationship with the mortality of branches: 1) within four *Parkinsonia* species (i.e., *P. aculeata*, *P. florida*, *P. microphylla* and *P. praecox*) growing sympatrically but locally segregated, and 2) between two populations of *P. microphylla* inhabiting areas with a different precipitation regime, one located on the Plains of Sonora subdivision (Hermosillo) and the other in the Central Gulf Coast subdivision (Bahía de Kino). In the interspecific comparison, differences were found in the percentage of branch mortality and the biotic and abiotic factors among the four species, although with certain similarities between *P. microphylla* and *P. praecox* and between *P. aculeata* and *P. florida*. *P. florida* had the highest percentage of dead branches, trees are taller, with thick trunks, large canopies, a large number of xylem vessels and wide conducting area as well as high stomatal conductance with a strong stomatal control; and during the rainy season showed the lowest water potential. *P. praecox* had the lowest percentage of dead branches, trees of this species are typically low growing, small and little leafy tops, with early leaf abscission, their xylem vessels are narrower, which allows a strong drought resistance and stomatal conductance was lower, with lower water potentials during the rainy season. *P. microphylla* growing in the most arid site, had a higher mortality than expected. Trees are highly branched, branches are relatively thin and in some cases the trees have several basal stems, allowing a greater number of dead branches without affecting their survival. *P. aculeata* had a lower percentage of dead branches than expected, its habitat allows relatively high and prolonged soil moisture, decreasing water stress significantly. Therefore, stomatal conductance was high but with a poor stomatal control. Related to these characteristics, the trees are large with thick trunks, wide lush canopies, and relatively large leaves. As to the intraspecific comparison, we found that in Bahía de Kino where annual rainfall is lower than in Hermosillo, the trees are smaller, only two feet tall, a shrub morphology with twisted branches and a single trunk. In contrast, in Hermosillo, the trees of *P. microphylla* are much higher, with linear branches with one or several basal trunks. The highest mortality was expected in the site with the lower rainfall, but the highest mortality was recorded in Hermosillo. This pattern is probably due to the influence of moisture from the sea on the population of Bahía de Kino, reflected in high water potentials before dawn, reducing the water stress of the trees. The Bahía de Kino trees also develop smaller leaves and the trees lose completely their leaves during the dry season. Each species responds differently to drought, showing not only traits related to the sites where they develop preferably, but also morphophysiological and anatomical variations, that with a component of plasticity and genetic present mechanisms of adaptation to drought expanding in this way their spatial distribution.

# I. Introducción

## Efectos de la sequía en plantas y mecanismos de resistencia y tolerancia

En esta tesis se analizan aspectos morfológicos, anatómicos, fisiológicos, biológicos y su relación con la mortalidad de ramas de árboles de *Parkinsonia*, en el Desierto Sonorense; un género de leguminosas muy común en esta región del país. Se trabajó con cuatro especies nativas de *Parkinsonia*: *P. aculeata*, *P. florida*, *P. microphylla* y *P. praecox*. La tesis está dividida en cinco apartados principales. El primero contiene los aspectos teórico-conceptuales relacionados con los mecanismos y respuestas de las plantas a la sequía, así como la justificación y los objetivos generales del estudio. El segundo apartado presenta los materiales y métodos descritos de manera general incluyendo una descripción de la región del Desierto Sonorense y de las especies estudiadas; así como, las características generales y ubicación geográfica de las zonas de estudio. El tercer apartado analiza la relación de la morfología, anatomía y fisiología con la mortalidad de ramas y establece una comparación interespecífica en un sitio donde las cuatro especies son simpátricas. El cuarto apartado establece una comparación entre dos poblaciones de una de las especies (*Parkinsonia microphylla*) ubicadas en distintas localidades del Desierto Sonorense; una perteneciente a la subdivisión de la Costa Central del Golfo y la otra a la de Planicies de Sonora. El quinto apartado presenta un breve análisis de las respuestas adaptativas de las especies ante la sequía, las conclusiones generales y por último se contiene una breve reseña, del curso que llevarán futuras investigaciones en este campo de estudio.

### 1.1. Sequía y estrategias de tolerancia en plantas

El estudio de los efectos de la sequía y los mecanismos que permiten a las plantas evitarla, y/o enfrentarla es de importancia capital para entender los procesos relacionados con el transporte de agua, especialmente de la dinámica del xilema (transporte), de los mecanismos fisiológicos relacionados con la economía de agua (presión osmótica, dinámica estomática), y de las características morfo-anatómicas, tanto del xilema (resistencia a la cavitación), como de las hojas (número de estomas y su localización, presencia de tricomas, etc) y la superficie de absorción radicular (extensión y localización espacial en los perfiles del suelo). Estos rasgos reflejan las adaptaciones de las plantas a regímenes climáticos y edáficos que imponen una severa limitante en la disponibilidad de agua durante una parte del año, o durante eventos recurrentes a escalas temporales mayores. Las formas de sortear estos eventos son variadas y se reflejan en diferentes adaptaciones, algunas complementarias como la morfología de los árboles, la anatomía del xilema y comportamiento de los estomas y otras excluyentes como la mortalidad de ramas.

En las zonas áridas, el agua es el principal factor limitante que afecta la fisiología de las plantas (Donovan et al., 2003; Segura et al., 2003). La distribución espacial y temporal del agua es determinante para explicar la distribución de las especies (Torres et al., 2002). Existen periodos donde la precipitación no es suficiente para mantener la demanda evaporativa, provocando un desequilibrio hidrológico considerable; a este fenómeno se le denomina sequía (Azcon y Talon,

1993). La sequía afecta los procesos relacionados con la turgencia celular y particularmente, el crecimiento de los meristemos (Kolb y Davis, 1994; Sun et al., 1995). Dependiendo de la persistencia, y/o la magnitud de la sequía, también se ven afectados procesos fisiológicos como la fotosíntesis y la fijación de carbono (McDowell et al., 2011). El fenómeno de sequía es más acentuado y extensivo en ambientes desérticos, donde la precipitación es extremadamente variable en tiempo y espacio (particularmente en la cantidad total y distribución estacional; Hasse et al., 1999; Flores y Briones, 2001). Estas condiciones afectan tanto la composición, como la estructura y distribución de caracteres funcionales de las comunidades (Bowers y Turner, 2001, 2002).

La sequía produce un déficit hídrico en las plantas. Los efectos varían en función de la especie y su grado de tolerancia a la falta de agua. Algunos trabajos han demostrado que las plantas leñosas varían marcadamente en su respuesta al estrés hídrico (Azcon y Talon, 1993; Sun et al., 1995). Las plantas responden a la variabilidad ambiental a través de diversas adaptaciones fisiológicas.

La resistencia o tolerancia a la sequía es la capacidad que tienen las plantas para soportar los periodos de déficit hídrico y ésta resulta de la integración de una variedad de características adaptativas. La eficiencia de la combinación de características para conferir esa resistencia depende del ambiente específico (Ranney et al., 1991). Esta capacidad se relaciona con tres mecanismos o estrategias que permiten a la planta enfrentar los periodos de sequía: 1) escapar o evitar, 2) resistir y 3) tolerar. En ecosistemas sometidos a sequía, estos mecanismos en las plantas son manejados por ajustes estructurales o fisiológicos, o bien por la combinación de ambos (Landis, 1989; Breda et al., 2006).

1) El **escape** (escapar) es el mecanismo que permite que las plantas completen su ciclo vital antes de la llegada del estrés hídrico (Azcon y Talon, 1993; Herralde, 2000). Esta estrategia es típica de plantas anuales.

2) Los mecanismos para **resistir** son aquéllos que retrasan lo más posible la deshidratación de la planta, e impiden que ésta alcance un déficit hídrico. La estrategia consiste en incrementar al máximo la captación de agua y reducir al mínimo sus pérdidas. Según Levitt (1980), existen dos extremos en esta estrategia: **a)** las llamadas “plantas ahorradoras”, que reducen las pérdidas de agua mediante uno o varios de las siguientes respuestas: la reducción de la transpiración cuticular (i.e. **control estomático**, que permite el cierre de estomas durante periodos de sequía, reduciendo la pérdida de agua de la planta. Los momentos de cierre estomático, el grado y las tasas de cierre y apertura son muy variables, dependen de la especie, el ambiente y la historia de cada hoja. El estrés hídrico induce el cierre estomático a través de señales hidráulicas y hormonales. Existen dos tipos de cierre estomático: hidropasivo, cuando las células guarda se activan por la transpiración misma y el cierre hidroactivo que depende del metabolismo e involucra una reversión de los flujos de iones que permiten la apertura. Este último se acciona por una disminución en el potencial hídrico. Aunque el cierre estomático representa una gran ventaja para evitar pérdidas de agua, conlleva a una reducción en la captación de CO<sub>2</sub> y al calentamiento de la hoja, que pueden conducir respectivamente, a un déficit de carbono en la planta y a daños en la estructura celular), por la reducción de la superficie de transpiración (i.e.. el enrollamiento o pliegue de la hoja, **la abscisión foliar** (Xu et al., 2012), la reorientación de las hojas y retoños para reducir la captación de energía, y la morfología de la cubierta vegetal (un follaje compacto y denso permite una mayor retención de agua por efecto de la ventilación y el balance térmico), por un aumento de la resistencia hidráulica de las **raíces** o por acumulación de agua (Las **adaptaciones de las raíces** en plantas ahorradoras, son la reducción de la superficie radicular y una disminución de la permeabilidad para evitar pérdidas en suelos muy secos. En los árboles también se incrementa la resistencia hidráulica para

disminuir el flujo hídrico hasta la copa); y **b**) las “plantas gastadoras”, que incrementan la absorción de agua para resistir la sequía, al mantener tasas elevadas de fotosíntesis y crecimiento, así como contenidos relativamente elevados de agua en los tejidos; mediante un incremento de superficie radicular pero no así el área foliar, por lo que cada unidad de superficie foliar está abastecida por más unidades de superficie radicular (Levitt, 1980; Azcon y Talon, 1993; Herralde, 2000), así como una reducción en la resistencia hidráulica. Para mantener estas tasas, es necesario mantener la turgencia y un contenido relativo elevado de agua y para esto es necesario absorber tanta agua como la que se pierde por transpiración. La absorción se mantiene incrementando la superficie radicular. Sin embargo, este tipo de plantas sólo pueden mantener su estrategia por cortos periodos de sequía; cuando el agua disponible disminuye, muchas de estas especies se convierten en ahorradoras (Levitt, 1980).

3) Los mecanismos de **tolerancia** son aquellos que permiten a la planta mantener su metabolismo aún en condiciones de déficit hídrico. Turner (1986; citado en Herralde, 2000) separa los mecanismos en dos tipos: 1) los destinados al mantenimiento de la turgencia celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y 2) los que permiten la tolerancia a la deshidratación (tolerancia protoplasmática). El ajuste osmótico es una acumulación activa de solutos que lleva a una disminución del potencial osmótico a plena turgencia y en el punto de marchitez, y que permite mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos. El ajuste elástico es el desarrollo adicional de tejidos estructurales, que en el caso de muchas plantas xeromórficas (con adaptaciones estructurales que les permiten tolerar la falta de agua), origina células inextensibles con una elasticidad baja. Esta característica permite a las células tolerar altas concentraciones osmóticas, con la consiguiente capacidad de mantener la turgencia hasta valores muy bajos de potencial hídrico (Azcon y Talon, 1993). La tolerancia protoplasmática, la capacidad del protoplasma para soportar una gran pérdida de agua, es una característica adaptativa y típica de cada especie (op cit).

Los mecanismos disponibles para cada especie son variables y dependen de la duración e intensidad de los eventos de sequía. En muchas especies, durante estos periodos de estrés hídrico, se presenta una mortalidad de ramillas, misma que progresa gradualmente hacia la base de la planta, con la consecuente disminución de la biomasa. Esto permite reducir la transpiración y aumentar la eficiencia en el uso de agua (Bowers y Turner, 2001). De esta forma se ponen a salvo sistemas y partes vitales de la planta y se evita la mortalidad total de la misma.

La forma en que cada planta responde ante el estrés hídrico durante su historia de vida depende de su plasticidad fisiológica, morfológica y anatómica, definiendo así la arquitectura y distribución distintiva de cada especie. Lo anterior, además, tiene una base directa en el clima (macro- y microclima) y condiciones edáficas de cada sitio. Por ejemplo, las plantas desérticas generalmente son compactas y de porte bajo, mientras que las de climas tropicales son amplias y de una mayor altura (Martínez y López-Portillo, 2003). Las características morfo-anatómicas y fisiológicas a su vez determinan la relación intrínseca entre el tamaño y la función, el cual cambia con las condiciones ambientales. Por ejemplo, la tasa de pérdida de agua de las hojas es controlada por la conductancia estomática y por características estructurales, como la densidad, el tamaño de los estomas y la forma de las hojas. La eficiencia del transporte por unidad de área de tallo (conductividad específica) disminuye generalmente en relación con las propiedades del xilema, tal como el incremento del grosor de las paredes de los vasos relativo al diámetro del lumen, lo cual está asociado con la resistencia al embolismo bajo estrés por sequía (Preston y Ackerly, 2003).

## 1.2. Efecto del estrés hídrico en las plantas

La sequía conduce a un déficit hídrico en los tejidos de las hojas, el cual afecta numerosos procesos fisiológicos y finalmente al crecimiento y supervivencia de la planta (Sperry y Tyree, 1990; Rice et al., 2004). Este daño se relaciona con el efecto de desecación del protoplasma (Azcon y Talon, 1993). El déficit hídrico conlleva a la pérdida de la conductividad hidráulica en el xilema, lo que es determinante en la resistencia a la sequía. La evidencia indica que conforme se incrementa la tensión en la columna de agua, se produce cavitación en los conductos del xilema a través del reemplazo de la conducción funcional de agua con aire -embolismo- (Sperry y Tyree, 1988, 1990; Kolb et al., 1996; Linton y Nobel, 1999; Aranda et al., 2000; Rice et al., 2004; Jacobsen et al., 2005) perdiéndose la capacidad de la planta para transportar agua (Pockman y Sperry, 2000). Así, la cavitación reduce la conductividad hidráulica en el xilema (Vilagrosa et al., 2003). La tensión que se genera provoca un decremento en el potencial hídrico que tiene como consecuencia una disminución en el crecimiento (Boyer, 1968; Teskey et al., 1987) y en última instancia conduce a la mortalidad parcial o total de la planta (Bowers y Turner 2001).

Las plantas difieren en su susceptibilidad a la cavitación y una alta resistencia a está resulta en una alta tolerancia al déficit hídrico (Pockman y Sperry, 2000). Por consiguiente, la supervivencia de las especies en ambientes con limitaciones hídricas podría estar relacionada con la resistencia a que su xilema cavite (Pockman y Sperry, 2000; Sperry y Hacke, 2002). Las especies pueden presentar una amplia variación del potencial hídrico (anisohídricas), tendiendo a ser resistentes a la sequía, mientras que otras especies mantienen una presión constante del xilema (isohídricas), al regular su potencial hídrico durante el día o en una escala estacional, a través de diferentes estrategias para evitar o tolerar la sequía (Vogt, 2001; McDowell et al., 2008; Meinzer et al., 2008).

La fotosíntesis es particularmente sensible al estrés hídrico, y puede ser afectada por dos vías: 1) por el cierre estomático que, como ya se mencionó, corta el suministro de CO<sub>2</sub> atmosférico hacia los cloroplastos y 2) por un efecto directo del bajo potencial hídrico celular sobre la integridad estructural de la maquinaria fotosintética (Azcon y Talon, 1993; Hopkins, 1999).

El crecimiento de las plantas está regulado por la presión de turgencia de las células en crecimiento que proporcionan la fuerza motriz para la expansión celular, pero la tasa real de extensión es controlada por la variación en el potencial hídrico. Una inhibición del crecimiento por estrés hídrico modifica el desarrollo y morfología vegetal. El crecimiento de los retoños y las hojas es generalmente más sensible que el crecimiento de las raíces. En muchas plantas maduras un estrés hídrico prolongado produce un efecto acelerado de senescencia y abscisión de las hojas viejas. En algunos casos algunas hojas jóvenes permanecen aún bajo condiciones de un estrés severo; a esto se le denomina ajuste del área foliar. Este mecanismo reduce el área foliar y la transpiración durante periodos de limitada disponibilidad de agua. Las raíces por ser menos sensibles al estrés hídrico favorecen el aumento del cociente retoños/raíz en bajos potenciales hídricos; así cada retoño que demanda agua es cubierto por un mayor número de raíces (Azcon y Talon, 1993; Hopkins, 1999).

## 1.3. Respuesta morfo-anatómica de las plantas al estrés hídrico

El ajuste morfo-funcional implica una serie de modificaciones adaptativas que surgen como resultado de la plasticidad fenotípica de las plantas que se expresa en respuesta a las condiciones

bióticas y abióticas del hábitat (Silvertown y Charlesworth, 2001) que permite la supervivencia de las especies de plantas que se desarrollan en condiciones diversas.

La correlación entre los rasgos morfológicos y funcionales es una herramienta analítica común en biología para explicar el desempeño y los patrones de asignación de recursos en plantas (Preston y Ackerly, 2003). La dasometría (i.e., medición de las dimensiones de los árboles) y la alometría (i.e., variación en las correlaciones de tamaño en formas y procesos orgánicos, Breceda et al., 2005) son aproximaciones al estudio de las plantas que pueden servir para conocer la forma y vigor de los individuos y la relación de su estructura con la fisiología (Gayon, 2000; Mencuccini, 2002; Preston y Ackerly, 2003).

La arquitectura de las plantas depende del compromiso o disyuntiva (trade-off) entre la obtención de recursos y la eficiencia estructural (Alves y Santos, 2001; Preston y Ackerly, 2003). De este modo la plasticidad en la forma de crecimiento responde a la presión ambiental al tener un valor adaptativo y potencialmente una base genética (Martínez y López-Portillo, 2003; Wang et al., 2006). Esto deriva en diferentes formas de crecimiento y arquitectura entre especies, individuos y entre poblaciones de la misma especie que se desarrollan en regiones con diferencias en la disponibilidad de agua y de otros recursos (Martínez y López-Portillo, 2003; Villagra et al., 2005). Una de las principales modificaciones que se observan en las plantas tras una deficiencia hídrica constante, es la disminución en su crecimiento, cambiando sus características de tamaño y forma (Hopkins, 1999; Azcon y Talon, 1993).

West et al. (1999) hacen mención de un modelo ecológico metabólico (MEM) el cual provee explicaciones mecanicistas a algunas tendencias ecológicas. Éste propone que todas las especies de plantas comparten una designación óptima del sistema vascular, el cual afecta toda la fisiología de la planta, la repartición de biomasa y los procesos de las poblaciones y comunidades. El modelo indica que las especies pueden variar en sus coeficientes alométricos. El valor teórico del escalamiento exponencial crecimiento-diámetro surge de al menos cuatro suposiciones acerca de la estructura de la red vascular de la planta: 1) el volumen total, 2) la resistencia hidrodinámica minimizada, 3) el diámetro del pecíolo no varía con el tamaño de la planta y 4) la planta es construida para resistir el doblamiento (pandeo) elástico del tallo debido a la gravedad. La aplicación de estas suposiciones puede variar entre las especies, las formas de crecimiento y los ambientes donde se desarrollan (Russo et al., 2007).

Algunos autores se han referido también a la estimación de la altura del árbol a partir de su diámetro medido a la altura de pecho (DAP) a una altura estándar de 1.3 m. El DAP explica mucho de las variaciones en altura. Esta relación ha sido empleada para demostrar que el diámetro se incrementa a una tasa más rápida que la altura durante el crecimiento, como lo predicen los modelos biomecánicos. Las ecuaciones alométricas que relacionan al DAP con otros atributos, tales como biomasa, la cantidad de carbono y área foliar, son una poderosa herramienta usada en ecología (Delgado et al., 2005) para investigar cómo diferentes trayectorias alométricas pueden reflejar diferentes estrategias de crecimiento. La relación entre el DAP y la altura de los árboles está estrechamente relacionada con cambios en la calidad del sitio; algunos análisis también sugieren que cambia con la temperatura ambiental y la disponibilidad de agua (Martínez y López-Portillo, 2003; Wang et al., 2006). La asignación de recursos al tallo representa una disyuntiva entre el crecimiento en diámetro y la altura (Wang et al., 2006).

El diámetro del tallo también está correlacionado con el tamaño de las hojas y con la masa foliar soportada por el tallo. Estas relaciones son evidentes dentro de las comunidades, clados y especies (Preston y Ackerly., 2003). El diámetro del tallo correlacionado con el área foliar, refleja un requerimiento funcional de ambos, un soporte bioquímico e hidráulico de las hojas (Preston y

Ackerly, 2003; Delgado et al., 2005). En climas cálido-secos, la hidráulica debe jugar un papel importante en la evolución de la morfología de los renuevos. Mayores temperaturas y una humedad relativa baja, incrementa el déficit de presión de vapor (DPV) y su valor de potencial de transpiración de los retoños. Además, la menor humedad del suelo incrementa el riesgo de cavitación. Las plantas pueden disminuir el riesgo por medio de la regulación de la pérdida de agua de sus hojas, en relación con la capacidad de toda la planta para adquirir agua y transportarla. En climas con una limitada humedad y un alto DPV, la función hidráulica de la planta debería mejorar en los renuevos, a través de una reducción del área foliar total en relación con el área del tallo. Varios estudios han demostrado que la cantidad de área foliar soportada por el tallo disminuye cuando incrementa la demanda de evaporación o el estrés hídrico (Preston y Ackerly, 2003).

La estructura de las hojas también se ve afectada en relación con una mayor eficiencia de transpiración (Narayan y Aruna, 2008), disminuyendo el tamaño de las hojas conforme disminuye la precipitación: también aumenta el grosor foliar y por tanto, disminuye el área foliar específica (AFE). Una teoría acerca de esta relación entre el tamaño de la hoja y la disponibilidad de agua, indica que hojas más pequeñas son mejores en el control de la temperatura, que las grandes (Warren et al., 2005). Por su parte, el grosor de las hojas está relacionado con la cantidad hídrica relativa (Búrquez, 1987) y además provee un reforzamiento estructural que permite a la hoja vivir más tiempo (Preston y Ackerly, 2003; Warren et al., 2005).

#### **1.4. Efecto de la sequía sobre el xilema**

Diversos estudios también se han enfocado a examinar la relación entre el tamaño de las plantas con la estructura y funcionalidad de los sistemas vasculares, así como la relación entre las fuerzas biomecánicas y los requerimientos de las plantas en ambientes donde varía la disponibilidad de recursos (Delgado et al., 2005). Liese y Dadswell (1959, citado en Barij et al., 2007) sugieren que las variaciones en la luz solar y la temperatura actúan directamente en el tallo de los árboles, afectando su estructura interna. Así mismo, la variación en la disponibilidad del agua produce cambios en la estructura del xilema (i.e. diámetro del lumen, densidad de vasos y grosor de las paredes de los vasos; Castillo et al., 2005; Barij et al., 2007). En hábitats secos los vasos de xilema tienden a ser estrechos y con paredes gruesas, como una adaptación que previene la cavitación. Por el contrario, los vasos anchos permiten mayor flujo de agua, pero son más vulnerables (Barajas-Morales, 1985; Ewers, 1985; Pimienta-Barrios et al., 2003; Kondoh et al., 2006; Pire et al., 2007). Breda et al (2006) encontraron que el área de conductividad en angiospermas deciduas aumenta al incrementarse las lluvias, esto es una adaptación de las especies ante la limitación hídrica. Este grado de plasticidad fenotípica puede ayudar a mitigar los efectos de la sequía. La sequía frecuentemente resulta en un decremento de las dimensiones de conducción del xilema a corto plazo. La menor disponibilidad de agua en el suelo tiende a incrementar la conductividad hidráulica, a través del incremento en la proporción raíz/retoños o a través de la reducción en el área foliar. Barij et al. (2007) mencionan que las variaciones en la estructura del xilema (i.e. dimensión del lumen de los vasos y densidad de la madera) son buenos indicadores de la capacidad de almacenaje de agua de los tallos, de la eficiencia del transporte hídrico, de la conductividad hidráulica y de la resistencia al embolismo. La resistencia del sistema hidráulico del tallo y de las raíces, el número de elementos de conducción, la densidad de estomas, las características anatómicas y morfológicas de las hojas juegan un papel importante en las relaciones hídricas diurnas del tejido de la planta (González et al., 2004).

## 1.5. Relaciones hídricas en las plantas ante el estrés hídrico

El potencial de evapotranspiración controla directamente los flujos de agua a lo largo del continuo suelo-árbol-atmósfera. La transpiración produce y mantiene directamente un gradiente de potencial hídrico a través de la planta. La elevada demanda evaporativa y el bajo contenido hídrico del suelo inducen a una disminución en el potencial hídrico. Esto resulta en un aumento en la resistencia hidráulica; que en muchas especies conlleva al cierre estomático, lo cual limita el flujo hídrico, con un costo en la reducción de la fijación de CO<sub>2</sub> (Landis, 1989; Breda et al., 2006). Cuando la intensidad de la sequía se incrementa, puede llevar a una ruptura irreversible de la columna de agua en el xilema debido al rompimiento-caída de la cohesión del agua, causando un embolismo de los vasos. Esto puede resultar en la mortalidad prematura de raíces o ramas y en última instancia, la muerte del árbol (Landis, 1989; Breda et al., 2006).

La cantidad de agua presente en un sistema es una medida útil del estado hídrico de la planta o del suelo, pero no permite determinar la dirección de los intercambios hídricos. El potencial hídrico utilizado por los fisiólogos constituye la resultante de las fuerzas de orígenes diversos, que liga al agua, al suelo, o a los diferentes tejidos de la planta. El potencial hídrico desde este punto de vista energético se refiere al trabajo suministrado por unidad de masa de agua ligada al suelo o a los tejidos de la planta (Azcon y Talon, 1993).

El potencial hídrico sirve para describir el estado hídrico de una planta, el cual es dinámico y varía conforme cambia la humedad del suelo y la demanda atmosférica. Una planta comienza a transpirar en cuanto el sol aparece y su potencial hídrico disminuye (se vuelve más negativo) hasta que los estomas se cierran y la tensión se estabiliza (Landis, 1989). El potencial hídrico puede ser medido a través de varias técnicas, pero una de las más prácticas, es a través de una cámara de presión (cámara de Scholander; Landis, 1989). El potencial hídrico del xilema ( $\Psi_x$ ), medido a través de una cámara de presión, es generalmente aceptado como una medida con significado biológico del estado hídrico de la planta, de la disponibilidad de agua en el suelo y de los componentes involucrados en el transporte del agua a través de suelo-planta-atmósfera (Donovan et al., 2003).

El potencial hídrico incluye tres componentes: 1) el potencial osmótico, que está determinado por la concentración de sustancias osmóticamente activas en la vacuola y es idéntico a la presión vacuolar. En una célula vegetal los valores son siempre negativos, siendo más próximo a cero en células totalmente hidratadas; 2) el potencial de presión, cuando el agua entra en la célula, aumenta el volumen vacuolar y se ejerce una presión, denominada presión de turgencia, sobre las paredes celulares. Al mismo tiempo se desarrolla en dirección opuesta una presión igual a la presión de turgencia, es decir, desde las paredes hacia el interior celular, llamada presión de pared; 3) el potencial mátrico surge como consecuencia de fuerzas que retienen moléculas de agua por capilaridad, absorción e hidratación, fundamentalmente en la pared y en el citoplasma. Éste se hace más pronunciado a medida que disminuye el contenido hídrico (Azcon y Talon, 1993).

El potencial hídrico del xilema antes del amanecer ( $\Psi_{aa}$ ) es ampliamente usado para estimar el potencial hídrico del suelo, y así la humedad disponible en éste, basado en la premisa de que durante la noche las plantas se encuentran en equilibrio con la humedad máxima disponible de la capa del suelo alrededor de las raíces (Donovan et al, 1999, 2001, 2003; Rice et al., 2004; Ferreyra et al, 2007). Con esta suposición de que antes del amanecer existe un equilibrio planta-suelo, se pueden realizar interpretaciones ecológicas entre especies o tratamientos, como diferencias en la profundidad de las raíces, la repartición de hábitats, la fuente de obtención del agua, el estrés hídrico o la habilidad competitiva (Donovan et al., 2003). Por comparación entre las presiones del xilema antes del amanecer y al medio día ( $\Psi_{md}$ ) Landsberg y Wylie (1983 citado en Rice et al.,

2004) encontraron que los árboles que experimentan “dieback” (mortalidad que inicia en la punta de las ramas y se extiende progresivamente hacia el tallo principal) tienen diferentes patrones diarios de desarrollo de déficit hídrico del suelo. [González et al. \(2000\)](#) señalan que el dieback es una clara indicación de la limitación hídrica extrema y de la exposición significativa de las plantas al estrés hídrico. El valor de cambio en el potencial hídrico de la planta dependerá de sus propiedades, tal como la producción de elementos morfológicos (fibras, hojas), la resistencia del xilema y la conductancia estomática ([Raghavendra, 1991](#)).

En las plantas se produce una diferencia de potencial, gracias a que éste varía a lo largo de la misma planta. De esta manera, el agua en las células vivas se mueve de las regiones de mayor a las de menor potencial. Un elevado déficit de vapor de agua o un medio hipertónico (i.e. agua de mar o agua en suelos salinos), puede causar que el agua salga de la célula y así disminuya el potencial hídrico. En consecuencia, el agua fluye de los alrededores hacia el interior de la célula donde hay un potencial hídrico más negativo. Un potencial hídrico negativo indica que las células están bajo una tensión ([Larcher, 2003](#)). Este gradiente en el potencial hídrico a lo largo de la planta provoca una variación en la vulnerabilidad de cavitación del xilema, que va de un gradiente de menor en el tallo principal, a mayor en las ramas distales y en los retoños más nuevos ([Froux et al., 2005](#); [Huckin et al., 2005](#)). También entre las diferentes especies de plantas hay diferencias en su susceptibilidad a la cavitación y por tanto, también en su tolerancia al déficit hídrico ([Pockman y Sperry, 2000](#)).

Se ha documentado que, ante la presión sobre el xilema, muchas plantas limitan el intercambio de gases ([Vilagrosa, et al, 2003](#)). Bajo potenciales hídricos críticos y/o déficit de presión de vapor se presenta el control estomático regulando el ascenso del agua extraída del suelo por la planta ([Salleo et al., 2000](#); [Vilagrosa et al., 2003](#); [Rosati et al., 2006](#)). Así se evita la retroalimentación positiva del estrés hídrico que incrementaría la pérdida de la conductividad, acelerando el camino al embolismo ([Vilagrosa et al., 2003](#)).

El control estomático es la estrategia más eficiente para regular la pérdida de agua ante las variaciones de disponibilidad durante el día; como consecuencia se reduce/evita la cavitación del xilema ([Aranda et al., 2000](#); [Salleo et al., 2000](#); [Stiller et al., 2003](#); [Vilagosa et al., 2003](#); [Froux et al., 2005](#)). La regulación de la apertura estomática es una respuesta de aclimatación y adaptación al estrés hídrico y a la temperatura ([Pearce et al., 2005](#)). La velocidad de respuesta varía entre las especies; aquéllas que son menos tolerantes a la sequía, muestran una mayor sensibilidad estomática ante la demanda evaporativa ([Aranda et al., 2000](#)). En las especies de ambientes xéricos, el tamaño de los estomas tiende a ser más pequeño y su densidad mayor que en ambientes con una elevada disponibilidad de humedad ([Galmés et al., 2007](#)). [Meinzer et al. \(2008\)](#) proponen que las plantas pueden agruparse en dos categorías dependiendo de su comportamiento estomático: 1) plantas que regulan su apertura estomática para evitar la pérdida de conductividad hidráulica y 2) plantas que maximizan la conductancia estomática aún si su comportamiento estomático implica alguna pérdida en la conductancia hidráulica. El escape a la cavitación ha sido interpretado como la consecuencia de un eficiente control sobre la transpiración ([Vilagrosa et al., 2003](#)). El control estomático establece un fino balance entre conservar el agua para evitar la cavitación y mantener abiertos los estomas para seguir capturando CO<sub>2</sub> y mantener el crecimiento de la planta ([Soyza et al., 2004](#); [Froux et al., 2005](#); [Rosati et al., 2006](#); [Meinzer et al., 2008](#)). La resistencia a la cavitación confiere una ventaja a las especies que enfrentan la sequía, pero esto requiere de una fuerte inversión de energía en la construcción de paredes gruesas y duras en los vasos. También, la disminución en el diámetro del lumen de los vasos reduce la conductancia y por tanto, el crecimiento ([Pockman y Sperry, 2000](#)).

El conocimiento sobre cuáles son las especies más vulnerables ante el aumento en la cantidad y duración de las sequías, permite entender y explicar los patrones actuales de distribución de las especies y proyectar los posibles patrones de distribución ante futuros escenarios de cambio climático (Pockman y Sperry, 2000; Vilagrosa et al., 2003).

## **1.6. Efecto de las propiedades del suelo sobre el potencial hídrico de la planta**

Las propiedades hidráulicas del suelo afectan la disponibilidad espacial y temporal de agua en las plantas (Pockman y Sperry, 2000; Sperry y Hacke, 2002; Fravolini et al., 2005; Hultine et al., 2006; McDowell et al., 2008), influyendo fuertemente en el potencial hídrico a lo largo del día (González et al., 2000). Un déficit hídrico también puede desarrollarse de una disminución en el contenido de humedad del suelo (de largo plazo) por efecto de la profundidad, textura y de una disminución de la humedad cercana a las raíces (de corto plazo, Raghavendra, 1991).

La textura del suelo afecta la disponibilidad del agua y por tanto el potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ). Aquellas plantas que se desarrollan en suelos de textura migajón arenoso (“sandy loam”), presentan potenciales hídricos del suelo y del xilema más negativos. Por el contrario, plantas que se desarrollan en suelos de textura migajón arcilloso (“loamy clay”) presentan potenciales más altos. Estas diferencias se deben a que la saturación de la conductividad hidráulica del suelo está en función del tamaño del poro. Los suelos de texturas gruesas como las arenas tienen grandes poros y alta saturación de la conductividad, más que en suelos de textura fina (Fravolini et al., 2003; Hultine et al., 2006). Los suelos de texturas gruesas, sin embargo, drenan más rápido el agua y tienen más baja conductividad a potenciales hídricos del suelo elevados que en suelos de texturas finas (Fravolini et al., 2005). Las plantas pueden sobrellevar los efectos de la disminución de la conductividad hidráulica a bajos potenciales hídricos del suelo por el desarrollo de mayores cocientes área raíz:área foliar o por disminución de la transpiración. Ambos mecanismos muestran reducciones en la proporción de la toma de agua por área de superficie de raíz, por ello minimiza la pérdida de contacto hidráulico entre el sistema de raíces y el suelo (Pockman y Sperry 2000; Sperry y Hacke, 2002).

Las rocas son elementos que alteran las propiedades físicas del suelo, que pueden incrementar la disponibilidad del agua. Las rocas fragmentadas de la superficie y subsuperficiales pueden actuar como un acolchado (“mulch”), reduciendo la evaporación del suelo. Así, el potencial hídrico del suelo debajo y cerca de las rocas puede ser más alto que en sitios adyacentes libres de rocas, debido a la condensación y a la reducción en la evapotranspiración. El suelo rocoso también puede afectar la arquitectura de las raíces y reducir significativamente la adquisición de recursos y por lo tanto, el crecimiento de la planta (Martre et al., 2002).

## **1.7. Dieback y mortalidad de plantas**

Los eventos de clima extremo, principalmente la sequía, producen rápidos cambios y a gran escala en la estructura y función de los ecosistemas, a través de la mortalidad de plantas leñosas individuales (Hamerlynck y McAuliffe, 2008). Estos eventos de mortalidad pueden tener impactos a largo plazo sobre la dinámica de la comunidad y las interacciones entre las especies y de la relación atmósfera-suelo, afectando el CO<sub>2</sub> atmosférico y el clima, así como los servicios ecosistémicos. La mortalidad relacionada con el clima se ha observado en todos los continentes, biomas y tipos

funcionales de plantas. Las especies adaptadas a ambientes secos tienden a resistir y crecer mejor durante la sequía que especies adaptadas a ambientes húmedos (McDowell et al., 2008).

En numerosas especies leñosas sobre todo de larga vida, se ha observado que los individuos juveniles y adultos, enfrentan los eventos extremos de sequía con diversas estrategias, entre ellas se encuentra la muerte parcial o “dieback” (Bowers y Turner, 2001). El dieback es un fenómeno recurrente que ha sido reportado en una variedad de especies en diferentes comunidades (Rice et al., 2004). Se caracteriza por una mortalidad progresiva que inicia en las puntas de las ramas terminales y progresa hacia la base de las mismas sin comprometer la supervivencia de la planta (Mueller-Dombois, 1990). En numerosas especies de zonas áridas se ha observado en los árboles y arbustos la presencia de ramas y ramillas muertas (Bowers y Turner, 2001). Varios autores también definen el dieback a una mayor escala, a nivel de un grupo de árboles que presentan mortalidad significativa del dosel, o bien que presenta una muerte total, y cuya causa no es aparentemente visible (i.e. fuego, daño físico e inundaciones; Martin et al., 2001; Mueller-Dombois, 1987).

### **1.8. Mortalidad: el caso de *P. microphylla***

En el suroeste árido de Estados Unidos, se han registrado eventos de mortalidad en individuos adultos de plantas leñosas, especialmente en especies con ciclos de vida largos. De acuerdo con Bowers y Turner (2001), estos pulsos de mortalidad de adultos en la región pueden atribuirse a variaciones naturales o a eventos extremos de sequía, incluyendo heladas catastróficas, sequías, patógenos, vientos fuertes, parásitos y senescencia de árboles de edad media. Fotografías tomadas hace 50 años muestran una disminución en las poblaciones de *P. microphylla* en varios sitios del Desierto Sonorense, pero no se indica si los árboles murieron paulatinamente o en un corto periodo (Hastings and Turner, 1965 citado en, Bowers y Turner 2001).

Además de la intensidad y duración de la sequía, estudios comparativos y observaciones de campo han identificado o sugerido varias causas naturales que acentúan la mortalidad de adultos de *P. microphylla*. Se ha encontrado que la competencia interespecífica juega un papel en la mortalidad de *P. microphylla* ya que un árbol tiene mayor probabilidad de morir si una o más plantas adultas de *Carnegiea* crecen en estrecha proximidad. Se cree que la poca profundidad del sistema radicular de *Carnegiea* intercepta la disponibilidad de humedad del suelo antes de que ésta alcance las raíces más profundas de *Parkinsonia*. Así mismo, aunque es conocido que *Phoradendron* debilita coníferas, haciéndolas más susceptibles al ataque de insectos y a la sequía, el parasitismo por *Phoradendron californicum*, un parásito común de los árboles de palo verde, no ha sido reportado como causa de mortalidad para leguminosas arbóreas en el suroeste árido. Sin embargo, Bowers y Turner (2001) sugieren que puede ser otra posible causa de mortalidad al exacerbar el déficit hídrico durante la sequía.

### **1.9. Justificación**

Los individuos de las especies del género *Parkinsonia* (Familia Leguminosae) del Desierto Sonorense como los de otras especies que se desarrollan en ambientes áridos, están expuestos a episodios de sequía recurrentes con periodicidad anual y superanual. Dependiendo de la duración e intensidad de la sequía, las plantas responden de diferentes maneras. La arquitectura y anatomía de la planta y algunos patrones fisiológicos pueden modificarse como respuesta para enfrentar la

sequía. La mortalidad parcial de la planta se presenta como una estrategia final de supervivencia, cuando la plasticidad fenotípica ha alcanzado sus límites. De esta forma la resistencia a la sequía se considera como moldeadora de paisajes de las regiones áridas del mundo.

En la actualidad en diversas partes del mundo se han observado cambios en los patrones climáticos por la mayor incidencia de eventos extremos; en algunos sitios se predice que podría aumentar la duración e intensidad de los periodos de sequía (Magaña y Conde, 2000; Hanson et al., 2001; Cable et al., 2008), afectando la estructura, función y distribución de las especies (Easterling et al., 2000; Martínez-Vilalta et al., 2002; Ignance et al., 2007). Este efecto se magnifica en aquellas especies clave en la dinámica de las comunidades que afectan el establecimiento y crecimiento de otras especies bajo sus copas, que crean islas de diversidad, o bien, funcionan como una unidad de control biológico del ecosistema afectando la humedad del suelo, el almacén de nutrientes y la transformación de nitrógeno y fósforo bajo sus copas (Perroni, 2007; Butterfield y Briggs, 2009). Este podría ser el caso de algunas de las especies del género *Parkinsonia* que, como plantas nodriza en el Desierto Sonorense crean un microclima adecuado para el desarrollo, bajo sus copas, de nuevos individuos de diversas especies (Bowers y Turner, 2001).

Por su tamaño, amplia distribución y abundancia, las especies del género *Parkinsonia* son componentes importantes de la estructura y funcionamiento de las comunidades del Desierto Sonorense (Turner et al., 1995; Bowers y Turner, 2001; Butterfield y Briggs, 2009). Con estos antecedentes, estudiar variables de respuesta a la sequía en relación con la morfología de las plantas y la mortalidad de ramas en especies del género *Parkinsonia* es importante para evaluar la diversidad de estrategias de uso de agua en especies leñosas comunes y que co-ocurren en el desierto, además de relacionar el significado de estos rasgos funcionales (hidráulica de las plantas) con las preferencias de hábitat y la vulnerabilidad a la pérdida parcial o total de ramas.

## 1.10. Enfoques de estudio

El presente estudio se abordó desde dos vertientes:

1) Un análisis interespecífico comparativo. Esta parte del trabajo se realizó en una localidad donde las cuatro especies del género *Parkinsonia* son simpátricas. La vegetación en esta localidad pertenece a la subdivisión Planicies de Sonora, ubicada al poniente de Hermosillo, Sonora. Aquí, cada especie se distribuye en un claro patrón espacial relacionado con las variaciones en topografía, disponibilidad de agua en el suelo y grado de disturbio natural y antrópico. Se estudió la alometría de los árboles, algunas variables ecofisiológicas clave relacionadas con los mecanismos de resistencia a la sequía y la presencia de ramas muertas. También se examinó la influencia relativa del clima del sitio, de la especie y de la presencia de plantas parásitas para explicar la respuesta a la sequía y los patrones de mortalidad de ramas.

2) Un análisis intraespecífico comparativo. Este análisis se diseñó para estudiar la variación fenotípica de una de las especies de *Parkinsonia* creciendo en condiciones ambientales contrastantes. Para esto se estableció una comparación de las características indicadas en el inciso anterior entre la población de *P. microphylla* en la localidad a 5 km al poniente de Hermosillo y una población ubicada en la subdivisión Costa Central del Golfo, en el poblado de Bahía de Kino, a 120 km al poniente de Hermosillo.

## 1.11. Objetivos

### General

Evaluar la cantidad de ramas muertas en cuatro especies de *Parkinsonia* (*P. aculeata*, *P. florida*, *P. microphylla* y *P. praecox*) y la relación que guarda la magnitud de ramas muertas con otras variables morfo-fisiológicas de respuesta a la sequía.

### Particulares

- Analizar los posibles factores bióticos y abióticos que contribuyen a la mortalidad parcial de los individuos de cada especie.
- Analizar la morfología y anatomía del xilema de las cuatro especies de *Parkinsonia*.
- Examinar la respuesta fisiológica de las cuatro especies de *Parkinsonia* ante el estrés hídrico.
- Analizar las disyuntivas (“trade-off”) entre las relaciones hídricas, la morfología y la anatomía del xilema de cada especie, como un indicador de la habilidad para capturar y utilizar recursos.
- Analizar la variación en los rasgos morfológicos y fisiológicos de *P. microphylla* en dos sitios de desierto con precipitación contrastante.
- Examinar cómo la variación en la disponibilidad de agua afecta la mortalidad de ramas.

## II. Materiales y métodos generales

### 2.1. Región de estudio: el desierto sonorense

El Desierto Sonorense es una provincia biogeográfica distintiva de Norte América que cubre más de 300,000 km<sup>2</sup>. Se localiza en gran parte de Sonora, la península de Baja California, parte de Arizona y sur de California en Estados Unidos. Su clima es extremoso y de lluvias escasas e impredecibles, aunque abarca desde áreas extremadamente secas hasta ambientes más húmedos en la región sur (Búrquez et al., 1999; Felger et al., 2002). Este desierto es muy diverso, con una compleja estructura vertical y horizontal (Shreve, 1951, citado en Robichaux, 1999). Su clima se caracteriza por su distribución bimodal de lluvias y temperaturas de congelación poco frecuentes principalmente hacia el sur. Sus veranos son muy calientes y con una gran variación en la precipitación anual, la cual presenta un gradiente de noroeste a sureste, encontrando, por ejemplo, 37 mm de precipitación promedio anual en San Luis Río Colorado, entre 200 y 300 mm de precipitación en sitios típicos del desierto en Tucson, Arizona y Hermosillo, Sonora, respectivamente y más de 900 mm, fuera de la región desértica en la Sierra Madre Occidental (Búrquez et al., 1999). Cuenta con una flora subtropical arborescente con 97 especies de árboles descritas, siendo las más comunes las leguminosas, entre las que destacan los géneros *Olneya*, *Parkinsonia* y *Prosopis* (Felger et al., 2002). Las cactáceas columnares de los géneros *Carnegiea*, *Lophocereus*, *Pachycereus* y *Stenocereus*, los torotes del género *Bursera* y diferentes especies de *Mimosa*, *Acacia* y *Croton* son también elementos estructurales importantes. Parte de su gran diversidad puede ser atribuida a dos distintas floras anuales de invierno y de verano, asociadas de manera predecible al régimen bimodal de precipitación (Robichaux, 1999). La mayoría de las plantas perennes, particularmente los árboles, son muy sensibles a las temperaturas de congelación, por lo que su límite norte de distribución está determinado por la severidad y duración de las

heladas. De manera similar actúan las sequías, que son más severas hacia las regiones norte y occidentales del desierto (Felger et al., 2002).

Gran parte del norte y oeste del Desierto Sonorense con pequeñas elevaciones, bajadas y planicies están dominadas por un desierto arbustivo de *Larrea-Ambrosia* similar al Desierto de Mojave en Estados Unidos. Más hacia el sur, en México, las laderas y bajadas están cubiertas por la formación de un desierto arbustivo dominado por *Encelia farinosa*. Los límites norte y este del Desierto Sonorense pueden ser definidos por la distribución límite de varios taxa importantes, incluyendo *Carnegiea gigantea*, *Ambrosia deltoidea*, *Simmondsia chinensis* y *Parkinsonia spp*; el límite de distribución de esos taxa está determinado por la duración y la intensidad de las temperaturas de congelación, particularmente heladas catastróficas que ocurren sólo una vez cada varias décadas. Se reconocen seis subdivisiones del Desierto Sonorense que se distinguen por las diferencias en la vegetación, aunque pueden compartir especies. Las principales diferencias incluyen la preponderancia de un desierto arbustivo de *Larrea-Ambrosia* en las subdivisiones norteñas (Altiplano de Arizona y el Bajo Valle del río Colorado), y una zona de bosque de suculentas arbustivas en las subdivisiones sureñas (**Costa Central del Golfo, Planicies de Sonora, Planicies de Magdalena y el Vizcaíno**). Las comunidades incluidas en todas las zonas son *Larrea*, y otros importantes taxa perennes, tales como *Parkinsonia*, *Encelia*, *Fouquieria* y *Opuntia*. Dos distintos tipos de vegetación dentro del Desierto Sonorense merecen mención, incluyendo un pastizal desértico al noreste, vegetación típica del Desierto Chihuahuense, y líquenes y epífitas del “desierto con neblina” a lo largo de la costa del Pacífico en la península de Baja California (Smith et al., 1997). La diversidad de plantas en el Desierto Sonorense y los patrones y procesos ecológicos que lo sustentan, han sido el foco de atención de numerosos trabajos de investigación ecológica básica y aplicada con un fuerte énfasis en aspectos de manejo, conservación y cambio climático (Robichaux, 1999; Munson et al. 2012).

En el Desierto Sonorense el género *Parkinsonia* está representado por cuatro especies: *P. praecox*, *P. microphylla*, *P. florida* y *P. aculeata* (Turner et al., 1995; Felger et al., 2002). Éstas se distribuyen ampliamente, llegando a coexistir en varias zonas (Turner et al., 1995), pero con una clara separación del hábitat. Así, es posible observar poblaciones de las cuatro especies presentes en un mismo sitio, pero segregadas según las condiciones edáficas, topográficas y/o de disturbio natural y antrópico. También es posible encontrar poblaciones de la misma especie desarrollándose en diferentes condiciones ambientales o macroclimáticas. Este patrón de distribución de las especies y sus poblaciones determinó el criterio de elección de los sitios de estudio como se describe más adelante.

## 2.2. Las especies de estudio

El género *Parkinsonia* (Familia Leguminosae) se localiza en regiones semiáridas, desérticas, tropicales y calientes. En el Desierto Sonorense se encuentran cuatro especies de *Parkinsonia*: *P. praecox*, *P. microphylla*, *P. florida* y *P. aculeata*, aunque se han identificado eventos de hibridación como el caso de *P. microphylla* que puede formar híbridos con *P. florida* en la parte norte de su rango de distribución y con *P. praecox* en el sur (Turner et al., 1995; Felger et al., 2002).

1) *Parkinsonia microphylla* (Palo verde). Árboles pequeños de hasta 6 m de altura, presentan una corteza lisa y verde sobre todas en las ramas y ramillas, excepto en la base del tronco, donde es de color gris; las puntas de los tallos son en forma de espina; las hojas presentan un par de raquis divergentes, cada uno con una pinna con 3 a 5 folíolos de 1 mm de ancho. Las flores son

bicolor con 4 pétalos amarillos y uno blanco; las vainas son de color paja o castaño y van de 4 a 8 cm de largo; presentan espinas en los nodos y en los tallos. Esta especie es **endémica** del Desierto Sonorense, abunda sobre bajadas, planicies y pendientes de las colinas a través de Sonora, la península de Baja California y Arizona. Ésta requiere de la humedad del verano para crecer; las plantas son deciduas en sequía y las nuevas hojas las produce en respuesta a la lluvia de verano e invierno. La floración se da de finales de abril a finales de mayo; las semillas maduran y caen aproximadamente 6 semanas después del periodo de floración generando un nuevo banco de semillas justo antes de las lluvias de verano, cuando éstas germinan por el calor y humedad del suelo. La lluvia mínima que desencadena la aparición de las plántulas es de 17 mm (Turner, et al, 1995). La temperatura del aire durante el periodo de germinación puede ser o exceder los 20°C. La corteza verde de los tallos representa cerca del 74% de la actividad fotosintética y las hojas cerca del 24%; la fotosíntesis no se presenta cuando los potenciales hídricos de la planta caen cerca de -3 MPa. Durante los periodos de sequía excesiva las ramas pueden llegar a morir y reducir el tamaño de las plantas (Turner, et al, 1995). *P. microphylla* controla muchos aspectos de la estructura y función de la comunidad en el Desierto Sonorense. Por ejemplo, sus árboles sirven como un sitio de establecimiento seguro para los cactus columnares como *Carnegiea gigantea* y se ha documentado que una disminución de sus poblaciones podría resultar en una disminución de las poblaciones de *Carnegiea*. El néctar, polen, plántulas y semillas de *Parkinsonia* y *Carnegiea* son el mayor recurso alimenticio para abejas nativas, hormigas, aves, murciélagos, roedores, conejos, liebres, y otros animales y ambas especies son también un importante componente de hábitat de aves nativas, proveyendo sitios de anidación, percha y forrajeo para muchas especies (Bowers y Turner, 2001).



**Fig. 2.1.** Fotografía de *P. microphylla* en la localidad de Hermosillo, Sonora.

2) *Parkinsonia florida* (Palo verde). Es un árbol de hasta 12 m de altura, con pequeñas espinas rectas salientes de los nodos; la corteza de las ramillas y las ramas jóvenes es verde azulosa y el tronco viejo frecuentemente es gris; las hojas son bipinnadas, cada pina tiene 2 a 4 folíolos de 4 a 8 mm de largo. Las flores amarillas se presentan en racimos terminales, los pétalos van de 9 a 12

mm de largo. Tiene vainas oblongas color paja que van de 4 a 10 cm de largo. Se distribuye preferentemente a lo largo de los arroyos de curso temporal del desierto. La copa de estos árboles es una masa de flores amarillas en época de floración (marzo o abril); las hojas aparecen después de las lluvias de verano; las semillas son depredadas por escarabajos y roedores. Por su extensa copa estos árboles son frecuentemente plantados para dar sombra, pero las semillas son especialmente susceptibles a la infestación de ácaros en conjuntos urbanos. Resisten temperaturas de hasta de  $-12^{\circ}\text{C}$  (Turner et al., 1995).



**Fig. 2.2.** Fotografía de *P. florida* en la localidad de Hermosillo, Sonora.

**3) *Parkinsonia praecox* (Palo brea).** Son árboles de 8 m de altura. La corteza de esta especie es verde la cual también se cree que fotosíntetiza y el tronco no ramifica sino hasta una altura de 1 a 2 m. Las ramas principales crecen prácticamente horizontales, ampliamente extendidas en la parte superior. Las ramas son pequeñas, con espinas aguzadas en los nodos. Las hojas tienen 1 o 2 pares de pinas, cada una con 4 a 8 pares de folíolos oblongos de 2 a 8 mm de largo. Los pétalos son amarillo-dorado de 8 a 15 mm de largo; las vainas son oblongas y estrechas en la punta. El verde brillante de la corteza y los patrones característicos de las ramas son distintivos. Esta especie se distribuye en los valles y planicies desde Sonora central hasta Centro América. El periodo de floración es en primavera (marzo-mayo). Los frutos se desarrollan antes de aparecer las hojas. Su nombre común de palo brea se debe a una sustancia cerosa que cubre la corteza (Turner et al., 1995).



**Fig. 2.3.** Fotografía de *P. praecox* en la localidad de Hermosillo, Sonora.

**4) *Parkinsonia aculeata*** (Bagote). Este es un árbol de hasta 12 m de altura, su corteza es lisa y verde amarillenta sobre las ramas superiores y café, áspera sobre el tronco y ramas principales. Las ramas jóvenes tienen pares de espinas nodales; las hojas están escondidas en pinas dobles, con un raquis primario extremadamente reducido, presenta 1 a 3 pinas planas de hasta 30 cm de largo, con 10 a 40 pares de folíolos caducos de 2 a 8 mm de largo. Las flores amarillas miden cerca de 2 cm de ancho, el pétalo superior cambia de color a naranja o rojo con la edad. Las vainas color marrón, se encuentran constreñidas entre las semillas, son de 5 a 10 cm de largo y 9 a 12 mm de ancho. En las porciones más áridas la distribución de *P. aculeata* se encuentra restringida a los arroyos, otros lugares donde crece es en planicies arenosas y en los bordes, incluyendo áreas donde el agua se acumula después de las tormentas. Las plantas florecen de marzo a mayo y ocasionalmente otra vez en verano u otoño (Turner et al., 1995).



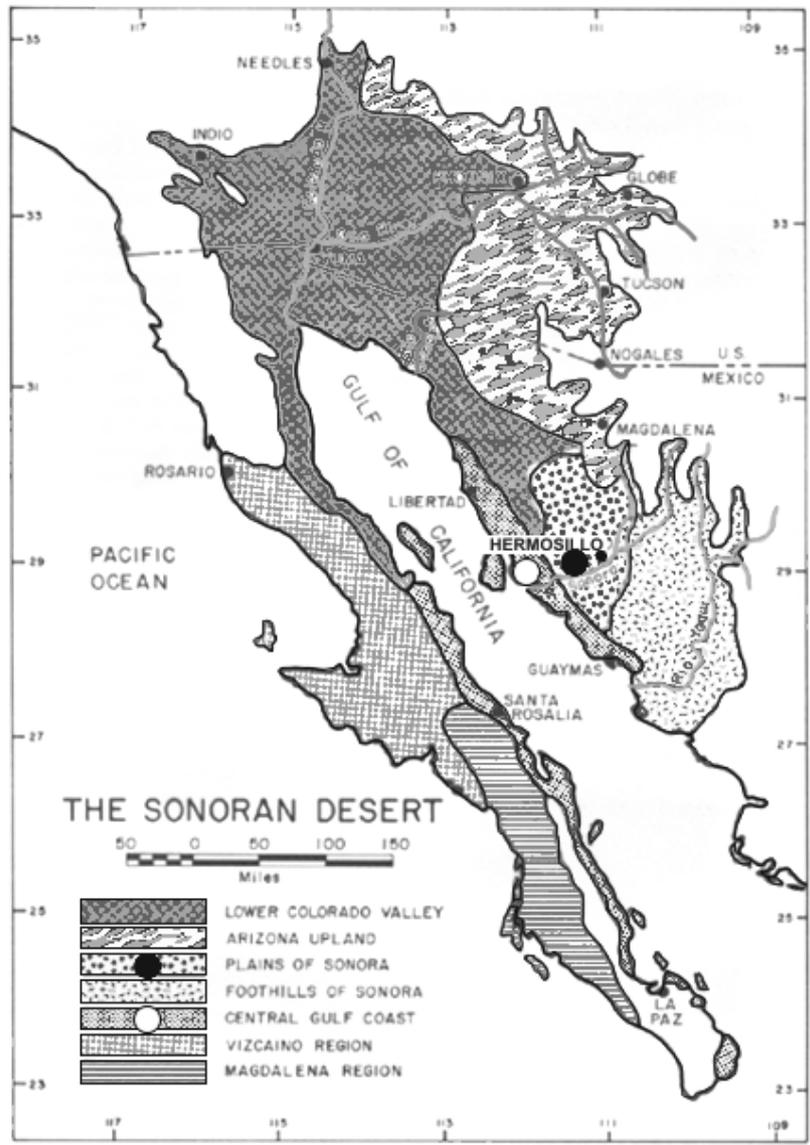
**Fig. 2.4.** Fotografía de *P. aculeata* en la localidad de Hermosillo, Sonora.

### 2.3. Sitios de estudio

El estudio se realizó en dos áreas representativas de la distribución de las especies de *Parkinsonia* en la región sur del Desierto Sonorense:

1) Rancho “El Chanate” ubicado al oeste de la ciudad de Hermosillo, Sonora (29° 04' 19" longitud N, 111° 02' 09" latitud O). Esta zona pertenece a la subdivisión “Planicies de Sonora” del Desierto Sonorense (Fig. 2.5). La precipitación promedio anual es de aproximadamente 300 mm (Búrquez et al., 1999) y la temperatura promedio de 17.2°C. En este sitio existe un claro patrón en la distribución y abundancia de cada una de las cuatro especies de *Parkinsonia*, relacionado con las condiciones edáficas, topográficas y grado de disturbio antrópico. Se eligieron cuatro zonas dentro del rancho con dominancia de cada una de las especies: la zona con dominancia de *P. aculeata* (1.6 ha) es un sitio que presenta alto disturbio antropogénico con abundancia de especies invasoras, entre las que destacan *Baccharis sarothroides*, *Pennisetum ciliare* y *Prosopis velutina*, y se inunda estacionalmente en la época de lluvias. Este es el hábitat típico de *P. aculeata* en todo su rango de distribución, ya que comúnmente ocurre como planta ruderal. *P. florida* (1.8 ha) domina en los sitios planos en los márgenes de los ambientes xeroriparios del desierto y presentan un menor disturbio que en el caso de los sitios con dominancia de *P. aculeata*, por ser de carácter natural por acción de la escorrentía superficial. En esta zona de suelos predominantemente arcillosos son comunes *Prosopis velutina*, *Oneya tesota* y *Mimosa distachya*. En la zona con dominancia de *P. praecox* (2.25 ha), los sitios son también planos con suelos finos, con bajo disturbio natural y antrópico. En esta zona son comunes algunas cactáceas como *Opuntia arbuscula* y *Stenocereus thurberi* y árboles de *Prosopis velutina*. La zona con dominancia de *P. microphylla* (1 ha) son sitios con laderas de poco a muy pronunciadas, suelos pedregosos con muy buen drenaje superficial y muy poco disturbio. En esta comunidad *P. microphylla* está acompañada de *Croton sonora*, *Acacia willardiana*, *Jatropha cardiophylla* y *Oneya tesota*. (Figs. 2.6 y 2.7).

2) Bahía de Kino ubicada a 120 km al este de la ciudad de Hermosillo (28° 51' latitud N y 111° 59' O). La vegetación en esta región pertenece a la subdivisión “Costa Central del Golfo” del Desierto Sonorense (Fig. 2.5) que se describe como un desierto sarcocauléscente, dominado por especies de tallos suculentos, con abundancia de *Bursera* spp. y *Jatropha* spp. Esta zona presenta 150 mm de precipitación anual y una temperatura promedio de 22.5°C. En esta área se eligió un sitio con dominancia de *P. microphylla* distribuida en la ladera con orientación sur de un pequeño cerro con una máxima elevación de 300 msnm ubicado directamente en la línea de costa (Figs. 2.8 y 2.9).

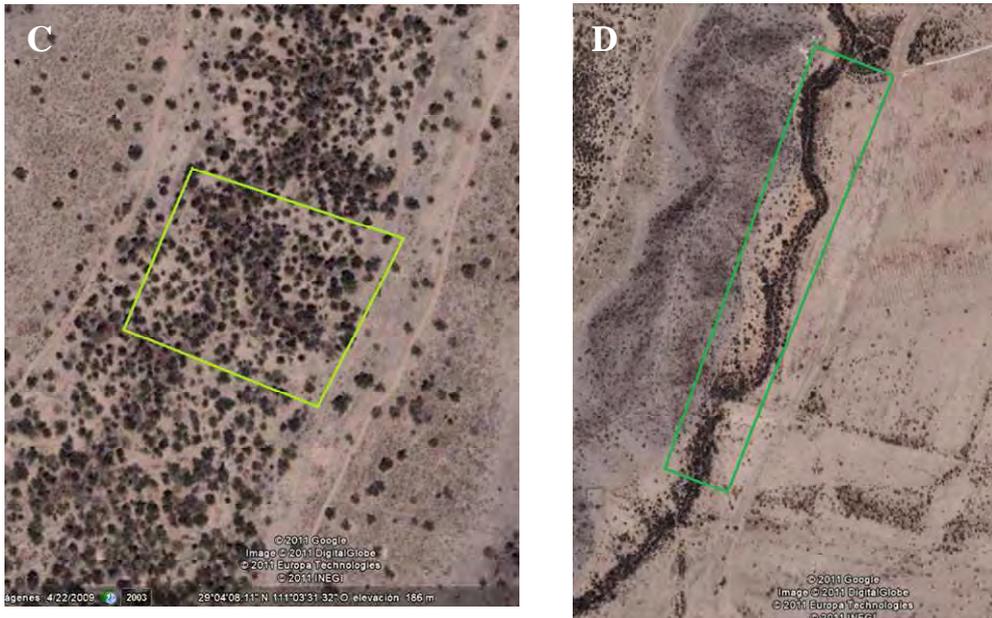


**Fig. 2.5.** Sitios de estudio. El círculo negro indica la ubicación de la ciudad de Hermosillo y el círculo blanco, de Bahía de Kino, Sonora, México (Shreve y Wiggins, 1964).



**Fig. 2.6.** Imagen satelital del sitio de estudio en Hermosillo, Sonora (tomado de [Google Earth, 2010](#)). Los polígonos indican las parcelas y su forma aproximada que se utilizaron para trabajar con cada especie. 1. *P. praecox*, 2. *P. microphylla*, 3. *P. florida* y 4. *P. aculeata*.





**Fig. 2.7.** Acercamiento de los sitios de estudio en Hermosillo, Sonora (tomado de [Google Earth, 2010](#)). Los polígonos indican las parcelas. **A.** *P. praecox* (186 msnm / 29°04'05.85''N; 111°03'32.15''O), **B.** *P. microphylla* (191 msnm / 29°04'33.02''N; 111°03'16.10''O), **C.** *P. florida* (181 msnm / 29°04'05.99''N; 111°03'15.64''O) y **D.** *P. aculeata* (179 msnm / 29°04'57.07''N; 111°03'09.82''O).



**Fig. 2.8.** Imagen satelital del sitio de estudio en Bahía de Kino, Sonora (tomado de [Google Earth, 2010](#)). El polígono indica el sitio donde se realizó el trabajo con la población de *P. microphylla*.



**Fig. 2.9.** Detalle del sitio de estudio en Bahía Kino, Sonora (tomado de [Google Earth, 2010](#)). El polígono indica la parcela (46 msnm / 28°51'35.63''N; 112°00'54.60''O).

## 2.4. Métodos generales

En cada sitio se realizaron las siguientes mediciones en los árboles de *Parkinsonia*.

- a) Mortalidad de ramas
  - Proporción de ramas muertas por orden de ramificación y por individuo.
  - Porcentaje de ramas muertas mayores que 2 cm de diámetro.
  - Porcentaje de ramillas de crecimiento nuevo muertas en un año.
  
- b) Rasgos morfológicos de los árboles
  - Altura del árbol.
  - Dimensiones de la copa (profundidad, diámetro mayor y menor) y tronco(s) (diámetro y altura a la primera ramificación).
  
- c) Rasgos anatómicos de la madera
  - Dimensiones de los vasos del xilema (diámetro y área del lumen, área de conducción, densidad y grosor de las paredes).
  
- d) Rasgos fisiológicos de los árboles
  - Conductancia estomática.
  - Potencial hídrico.

Además en cada sitio se analizaron las siguientes variables ambientales

- Temperatura y precipitación histórica y mensual para los años del estudio.
- Características del suelo (pedregosidad y humedad del suelo).

La forma en que se recolectaron los datos y se abordó el análisis en cada grupo de variables, se describe con detalle en los apartados III y IV.

### **III. Morfología, anatomía, fisiología y biología en plantas de cuatro especies de *Parkinsonia* y su relación con la mortalidad de ramas**

El “dieback” es un proceso de muerte progresiva de las plantas y que inicia en las puntas de las ramas. En un principio se atribuyó sólo a enfermedades, pero con el tiempo esta idea ha ido cambiando. Actualmente se ha demostrado que en la mayoría de los casos, la principal causa del “dieback” son factores abióticos, con una menor influencia de factores bióticos. Así mismo, se han señalado elementos antrópicos como causantes del “dieback”, como el incremento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera, aumento de la temperatura ambiental y aumento del estrés hídrico relacionados con el cambio climático global (Mueller-Dombois, 1983; Ciesla y Donaubauer, 1994; Martin et al., 2001; Davis et al., 2002).

El “dieback” es interpretado como una respuesta adaptativa a la sequía extrema que en algunas especies permite la supervivencia de los individuos ya que reduce la transpiración, incrementa el almacén de agua y así se evita la muerte de los conductos vasculares principales por cavitación del xilema (gracias a su naturaleza fragmentaria, como lo describe Davis et al., 2002), permitiendo a la planta permanecer funcional, conservar el agua y evitar la muerte total (Horton et al., 2001; Davis et al., 2002). Por lo anterior, es ampliamente aceptado que el estrés por sequía causa directamente “dieback” por la inducción de la cavitación del xilema, lo cual a su vez hace más susceptible a los árboles al ataque por insectos y patógenos (Rice et al., 2004).

La mortalidad parcial y total de las plantas varía con las condiciones particulares de cada sitio (i.e. geología, características edáficas, pendiente, que se presume afectan la disponibilidad de agua en el suelo), de la especie (con una base genética y/o fenotípica Maherali et al., 2002; i.e. diferencias interespecíficas de resistencia a la cavitación), de la edad, tamaño (Vilagrosa et al., 2003; McDowell et al., 2008) y vigor de los individuos (i.e. diferencias entre plántulas y adultos) y de la asociación con otras especies (i.e. presencia de plantas parásitas; Bowers y Turner, 2001; Rice et al., 2004). Los factores relacionados con el “dieback” se han agrupado en tres grandes categorías (Ciesla y Donaubauer, 1994):

1) Factores de predisposición. Son factores de acción a largo plazo, que cambian lentamente, como el suelo, el sitio y el clima. Estos factores alteran la habilidad del árbol para resistir los daños producto de otros agentes.

2) Factores de incitación. Son de corta duración y muchos pueden ser físicos, fisiológicos o biológicos. Estos generalmente producen “dieback” de ramas pequeñas (i.e. insectos defoliadores, heladas tardías en primavera, sequía y niebla salina).

3) Factores de contribución. Factores que debilitan y finalmente matan al árbol (i.e. escarabajos descortezadores, úlceras por hongos y pudrición de raíces por hongos). Estos factores

son persistentes y visibles y por lo tanto, considerados por error como los directamente responsables de la muerte del árbol.

La presencia de “dieback” se relaciona estrecha y positivamente con la anatomía del xilema; lo cual ha sido el foco de atención de muchos estudios. Las propiedades del xilema son un elemento clave para entender el uso de agua en las plantas y su respuesta al estrés ambiental (principalmente a heladas y sequías) y en consecuencia, para explicar la distribución de las plantas y el funcionamiento de los ecosistemas a escala global (Martínez-Vilalta et al. 2012). Dos factores afectan el tamaño de los vasos del xilema: la eficiencia en el transporte de agua y la vulnerabilidad a la cavitación. Por un lado, la resistencia al flujo de agua en tejidos vasculares decrece con el incremento en el tamaño del vaso. El tamaño de los vasos está correlacionado positivamente con la frecuencia de “dieback”; árboles con vasos más pequeños son menos vulnerables a la cavitación y al embolismo y son más tolerantes a la sequía. La relación inversa del efecto de los vasos sobre la conductividad, el crecimiento y la frecuencia de “dieback” sugieren una disyuntiva (“trade-off”) entre la efectividad del transporte de agua y la resistencia a la sequía (Kolb y Davis, 1994; Kondoh et al., 2006). El tamaño de los vasos también está correlacionado positivamente con la conductividad hidráulica y el crecimiento en diámetro, estimado por el aumento en el diámetro a la altura del pecho (DAP) del tallo que causa un transporte de agua eficiente que afecta el crecimiento vertical más que el horizontal. Esto sugiere que árboles con grandes vasos son capaces de transportar más agua, facilitando el rápido crecimiento. La pared de los vasos también juega un papel importante en la resistencia a la cavitación. Especies con gran resistencia a la cavitación también tienden a incrementar la densidad del xilema; presentan vasos con un diámetro del lumen estrecho y menos vasos por sección que las que son menos resistentes (Jacobsen et al., 2009). Un estudio reciente con 97 especies de plantas leñosas demostró que el arreglo espacial de los conductos en la red del xilema puede afectar aspectos fundamentales de su funcionamiento (Martínez-Vilalta et al., 2012). Dicho estudio encontró una distribución agregada de los conductos del xilema y por lo tanto, con una alta conectividad entre los mismos, permite a las especies alcanzar una mayor conductividad hidráulica, pero a un costo mayor al aumentar la vulnerabilidad al embolismo.

Los factores abióticos como el clima y el suelo también juegan un papel importante en el desarrollo del “dieback”. En la mayoría de los desiertos, la textura del suelo impide la percolación y la infiltración, limitando la disponibilidad de agua (Hamerlynck y McAuliffe, 2008) y contribuyendo al estrés hídrico de las plantas. También el rocío influye en la resistencia a la sequía en las plantas. Aparentemente, este tipo de aporte de humedad permite una mayor supervivencia y tasa relativa de crecimiento que en las plantas que crecen sin este aporte de agua (Martínez et al., 1994). Recientemente se ha mostrado que la formación de rocío tiene una contribución significativa en la economía de agua en las plantas, siendo una parte integral en la estrategia general en la economía de agua de la vegetación de zonas áridas y semiáridas (Ben-Asher et al., 2010).

En la región suroeste de los Estados Unidos y noroeste de México y en particular en la región del Desierto Sonorense, se han presentado eventos episódicos de mortalidad, lo que parece ser una regla para algunas especies, sobre todo leñosas (Bowers y Turner, 2001; Bowers, 2005). La mortalidad podría ser producto de varios agentes naturales. Bowers y Turner (2001) mostraron que la mortalidad de individuos en poblaciones de *P. microphylla* (palo verde) en Tucson, Arizona, estuvo relacionada positivamente con la pendiente del suelo, la circunferencia basal del tronco, la senescencia de las plantas y la competencia interespecífica. Además mencionan que las actividades humanas afectan a las poblaciones de *Parkinsonia* a nivel regional, al disminuir el establecimiento de las plántulas y contribuir al “dieback” de la población. También incluyeron el parasitismo por

*Phoradendron californicum* (muérdago) como agente de mortalidad; sin embargo, encontraron que la infección fue poco frecuente y sin un efecto significativo sobre el vigor de los individuos. Los mismos autores mencionan que parece probable que las sequías severas interactúen con la senescencia natural de la población debilitando a los árboles más grandes y viejos, y favoreciendo su mortalidad. Al respecto, en la última década se ha prestado un mayor interés en los eventos de mortalidad que se están presentando en los bosques todo el mundo, atribuidos al cambio climático global, relacionado en parte con el aumento del CO<sub>2</sub> y temperatura globales (Fensham y Holman, 1999; Bowers, 2005; Rosati et al., 2006; McDowell et al., 2008; Adams et al., 2010).

### 3.1. Objetivos específicos

Esta parte del estudio tiene como objetivo evaluar y comparar el “dieback” o grado de mortalidad parcial de los individuos en cuatro especies del género *Parkinsonia* (*P. aculeata*, *P. florida*, *P. microphylla* y *P. praecox*) que coexisten en una localidad en la región sur del Desierto Sonorense, pero que se encuentran segregadas espacialmente dentro del sitio de estudio, cada una ocupando condiciones muy específicas del hábitat. Dichas comparaciones se establecerán tomando en cuenta variables que se relacionan con la presencia y nivel de “dieback”, como la forma o arquitectura de las plantas, las características foliares, la anatomía del xilema y las relaciones hídricas de las especies, y con esto tratar de explicar los mecanismos de resistencia a la sequía y las posibles causas de la distribución espacial de estas especies dentro de la comunidad.

### 3.2. Hipótesis

Las cuatro especies de *Parkinsonia* comparten distribución en algunas porciones del Desierto Sonorense; sin embargo, aun cuando están presentes a muy corta distancia entre sí, localmente se encuentran segregadas. Cada una ocupa hábitats particulares que difieren en condiciones topográficas y edáficas dentro de un mismo sitio. Cada especie difiere en arquitectura o en las características morfológicas de los individuos a su vez relacionadas con las características anatómicas del xilema y fisiológicas de las plantas. El conjunto de todos estos elementos determina la respuesta de las plantas a la sequía y por lo tanto, es de esperar que difieran en el grado de mortalidad parcial de ramas o “dieback”. Con base en esta premisa y considerando las condiciones de hábitat en las que cada especie se desarrolla, se espera que *P. florida* y *P. aculeata*, que crecen en sitios inundados estacionalmente y en los arroyos temporales del desierto presenten características de plantas “gastadoras de agua” y por lo tanto, serán las especies con el mayor grado de mortalidad de ramas. En cambio, se prevé que *P. praecox* y *P. microphylla* presenten características de plantas “ahorradoras de agua”, con una mortalidad de ramas relativamente baja y constante. Ya que *P. microphylla* se desarrolla en sitios de pendientes inclinadas, con suelos someros y rocosos y con menor retención de humedad, será la especie más tolerante a la sequía presentando la menor mortalidad de ramas. Para *P. praecox* se espera un comportamiento intermedio entre *P. microphylla* y *P. florida-P. aculeata*, ya que se desarrolla en las planicies donde la humedad podría prevalecer por más tiempo que en los sitios donde persiste *P. microphylla*.

### 3.3. Métodos

El presente estudio se realizó en el rancho El Chanate ubicado al poniente de la ciudad de Hermosillo (ver Fig. 2.5 del apartado 2). En este sitio se llevó a cabo un análisis comparativo de la arquitectura y las relaciones alométricas entre caracteres morfométricos de las cuatro especies de *Parkinsonia*. Se establecieron cuadrantes de muestreo cuya forma y tamaño se definieron en función de la distribución espacial y las condiciones donde se establece cada especie y que presentara la mayor densidad de individuos. También se tomó en cuenta el menor grado de perturbación antropogénica del sitio excepto en el caso de *P. aculeata* que, por definición, es un sitio con alto nivel de disturbio. En el sitio dominado por *P. praecox*, se delimitó un cuadro de 150 x 150 m (22,500 m<sup>2</sup>). En el sitio dominado por *P. microphylla* se delimitó un cuadro de 100 x 100 m (10,000 m<sup>2</sup>) en la ladera este de un lomerío. Para *P. florida* se estableció un transecto en banda de 900 m a lo largo y 20 m ancho de un pequeño arroyo del desierto (18,000 m<sup>2</sup>). En el caso de *P. aculeata* se eligió una población ubicada en la periferia de un estanque artificial con almacenamiento temporal del agua de lluvia (68,882 m<sup>2</sup>). El estudio se llevó a cabo de marzo del 2007 a agosto del 2008 y comprendió la selección de las poblaciones, la medición de atributos morfo-funcionales y la obtención de muestras de ramas, hojas y suelo.

La descripción de los sitios donde se distribuye cada especie y las características generales de las especies analizadas se presenta en detalle en el apartado 2.

#### 3.3.1. Factores físicos

##### Precipitación y temperatura

Se construyeron diagramas ombrotérmicos con base en los valores de precipitación y temperatura históricos para el periodo 1971 a 2010, y en particular para los años del estudio 2007 y 2008. Los datos se obtuvieron de la estación meteorológica 00026139 Hermosillo, del Servicio Meteorológico Nacional.

##### Características del suelo

###### Índice de pedregosidad

Se delimitaron 10 cuadros de 25 cm<sup>2</sup> distribuidos homogéneamente dentro de cada parcela donde habita cada especie. En cada cuadro se determinó el porcentaje del suelo cubierto de piedras superficiales según los siguientes rangos de diámetro en cm: >0.1 < 0.5, .0.5 < 1, 1 < 5, 5 < 20, >20. Se calculó el promedio porcentual de pedregosidad de los 10 cuadros en cada parcela (modificado de [Siebe et al, 2006](#)).

##### Contenido hídrico del suelo

Se recolectaron muestras de suelo bajo la copa de cuatro individuos de cada especie (dos profundidades -0 cm y 15 cm- y cada muestra compuesta del suelo recolectado en los cuatro puntos

cardinales). Esto se realizó en tres ocasiones en el año; durante el máximo de la sequía (1 y 26 de mayo 2008) y al pasar el máximo de lluvias (11 de agosto 2008). Las muestras se recolectaron a una distancia media entre el tronco y la circunferencia distal de la copa de cada árbol. El suelo se colocó inmediatamente en cajas metálicas con tapa y a su vez dentro de bolsas de plástico selladas perfectamente y dentro de una hielera. Se trasladaron al laboratorio donde se registró el peso fresco (peso húmedo,  $S_{ph}$ ) en una balanza de precisión Ohaus. Posteriormente, se colocaron en un horno durante 24 h a una temperatura de 75 °C o hasta alcanzar peso seco constante y nuevamente se pesaron (peso seco  $S_{ps}$ ). Para obtener la humedad gravimétrica (Hg) se utilizó la siguiente fórmula (Nuñez, 1985):

$$\text{Humedad gravimétrica} = \left( \frac{\text{peso húmedo} - \text{peso seco}}{\text{peso\_seco}} \right) * 100$$

### 3.3.2. Caracterización morfológica, anatómica y fisiológica de las plantas

#### Morfometría de árboles

En cada parcela, todos los individuos de la especie dominante de *Parkinsonia* se marcaron, colocando una etiqueta de aluminio con un número progresivo y se registró su ubicación con ayuda de un GPS (marca Garmin, modelo GPSmap76). En cada individuo se realizaron las siguientes mediciones:

- Diámetro Basal (DB), con un vernier electrónico-digital (marca GAS-ARC) y un vernier (forcipula), con apertura de 80 cm (marca Haglöf); en caso de presentar la ramificación desde la base, se midieron todos los troncos a la base mayores a 2 cm de diámetro.
- Diámetro a la altura del pecho (DAP, a 1.30 m de altura) con un vernier electrónico-digital (marca GAS-ARC); en caso de presentarse ramificación por debajo de esta altura, se midieron todas las ramas secundarias mayores de 2 cm de diámetro.
- Altura a la primera ramificación (AR), con una cinta métrica (marca Truper).
- Altura al inicio de la copa (AC), con una cinta métrica (marca Truper).
- Altura Total (A), con una vara telescópica de 11 m (marca Crain Enterprises Inc).
- Dos diámetros de cobertura, uno de la mayor longitud de la copa y otro perpendicular al primero (C1 y C2), con una cinta métrica (marca Truper).

El área de la copa de cada árbol se calculó con la fórmula de una elipse ( $3.1416 * r1 * r2$ ;  $r =$  radio); la profundidad de la copa con la diferencia entre la altura total y la altura a la copa y el volumen con la fórmula de un elipsoide ( $4/3 * 3.1416 * r1 * r2 * r3$ ), siendo  $r1$  y  $r2$  los radios de los diámetros de cobertura (C1 y C2) y  $r3$  la profundidad de la copa.

Además para cada población se realizó la estructura de tamaños.

#### Características foliares

Se recolectaron cinco hojas maduras de cada uno de 10 árboles adultos de cada especie elegidos al azar durante la época de lluvias (cuando todos los árboles habían repuesto sus hojas). De cada individuo solo se recolectaron hojas expuestas al sol de la parte media y de la orientación sur de la

copa. Las hojas se cortaron con una navaja filosa del extremo distal del pecíolo y se colocaron en una toalla de papel húmeda dentro de bolsas de plástico perfectamente selladas para evitar su deshidratación. Todas las muestras se trasladaron al laboratorio en una hielera y se mantuvieron en refrigeración por 24 h para alcanzar la máxima turgencia. Antes de realizar las mediciones, se secó cuidadosamente cada hoja con una toalla de papel absorbente y se determinó el peso húmedo en una balanza analítica digital (marca Ohaus con una precisión de 0.0001 gr). Posteriormente, las hojas se colocaron en un escáner para obtener imágenes digitales de cada hoja con una resolución de 300 x 300 píxeles. Se obtuvo el área de cada hoja usando el Sistema de Información Geográfica Idrisi- (versión Kilimanjaro, Clark Labs). Por último, las hojas se colocaron en sobres de papel manila y se secaron en un horno-ventilador (marca Felisa) durante 24 h a 65°C, se pesaron nuevamente en la balanza analítica hasta obtener el peso seco. El área foliar específica (AFE) se calculó por medio del cociente área en fresco ( $\text{cm}^2$ )/peso seco de cada hoja (g) ( [Westoby y Wright, 2003](#)).

### **Características del xilema**

Se recolectaron en campo secciones de 30 cm de largo por 3 cm de diámetro de la primera ramificación cerca de la base del tronco de dos individuos por especie. Las secciones de la rama se cortaron con la ayuda de un serrucho. Los troncos se trasladaron al laboratorio, donde se extrajeron entre tres y cinco cubos de  $8 \text{ cm}^3$ . Para ablandar la madera, los cubos se colocaron en una solución de 10% de etilendiamina en ebullición durante 6 h. Posteriormente se realizaron 10 cortes en microtomo por especie con un grosor de  $10 \mu\text{m}$ , por cada plano de la madera (transversal, tangencial, y longitudinal). Todos los cortes se tiñeron con colorante (azul de metileno o rojo de genciana). Se prepararon laminillas permanentes con los tres planos cada una y se tomaron las siguientes medidas ([Barajas-Morales, 1985; 2008](#)):

- 1) En cinco laminillas por especie se midió el diámetro tangencial de todos los vasos mayores a  $10 \mu\text{m}$  que se encontraron en el campo visual de un microscopio óptico. Las secciones para realizar las mediciones se seleccionaron al azar dentro de las zonas con mayor número de vasos (zonas de crecimiento favorable). Los vasos menores que  $10 \mu\text{m}$  no se consideraron en ninguna de las mediciones, porque éstos se mezclan visualmente con otros elementos de conducción.
- 2) Para determinar el área de los vasos, se utilizaron las mismas secciones que para el diámetro, pero en este caso se marcó un cuadro de  $1 \text{ mm}^2$ , y se midieron todos los vasos en su interior.
- 3) La densidad de los vasos se obtuvo contando todos los vasos incluidos en los cuadros de  $1 \text{ mm}^2$  ya antes demarcados.
- 4) El grosor de las paredes se midió en 50 a 65 vasos de las cinco laminillas seleccionados al azar.
- 5) El área de conducción se calculó sumando todas las áreas de los vasos dentro de los cuadrantes de  $1 \text{ mm}^2$ .

### **Potencial hídrico**

El potencial hídrico de las plantas se registró en cuatro estaciones del año: 1) al finalizar la época de lluvias, el 5 de septiembre del 2007; 2) al terminar la estación invernal, el 27 de marzo del 2008; 3) en el pico de la época de sequía, justo antes de iniciar las lluvias, el 28 de mayo del 2008 y 4) durante la época de lluvias, el 7 de agosto del 2008.

Se seleccionaron tres individuos adultos por especie con un diámetro basal similar. En cada salida se registró el potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{aa}$  / 5:00 h) y al medio día ( $\Psi_{md}$  / 12:00 h). Para obtener los potenciales hídricos ( $\Psi_x$ ) se utilizó una Cámara de Scholander (Marca Sky, modelo 5800). De cada individuo se seleccionaron al azar tres ramas del tercio superior de la copa con orientación este. Las ramas fueron de aproximadamente 15 cm de longitud. El corte se realizó con una navaja muy filosa. Las ramas cortadas se colocaron inmediatamente en una bolsa de plástico con una tela húmeda, y dentro de una hielera para resguardarlas del calor y de la luz solar, evitando la pérdida de turgencia. Las mediciones de  $\Psi_x$  se realizaron dentro de los primeros 15 min después del corte. Posteriormente se obtuvieron las diferencias entre el  $\Psi_{aa}$  y el  $\Psi_{md}$  para encontrar el valor de presión generada en la columna de agua durante el día (Sperry y Hacke, 2002; Vilagrosa et al, 2003; Rice et al., 2004).

### Conductancia estomática

Se realizaron curvas de conductancia estomática (gs) durante la época de mayor sequía (1 de mayo) y durante el pico de las lluvias (8 de agosto), registrando la conductancia cada dos horas a partir de las 6:00 h y hasta las 20:00 h, con un porómetro (marca Decagon modelo SC-1). La gs se obtuvo usando tres folíolos de cada uno de cuatro individuos, ubicados en la misma porción que las ramas utilizadas para el potencial hídrico (modificado de Vilagrosa et al., 2003). Debido a que los folíolos eran más pequeños que el orificio sensor del porómetro, se realizó una corrección a las lecturas de conductancia del porómetro. Para ello, todos los folíolos utilizados de cada individuo para la medición de gs se recolectaron, se envolvieron en papel húmedo, se recolocaron en una bolsa de plástico bien sellada y se metieron en una hielera para evitar su deshidratación. Las muestras se trasladaron al laboratorio donde se pasaron por un escáner HP Scan Jet IICX, a una resolución 300 x 300 puntos por pulgada. Las imágenes resultantes se afinaron con el programa de dibujo Corel Draw X4. Por último, las áreas de cada folíolo se obtuvieron utilizando el programa Idrisi (versión Kilimanjaro, Clark Labs.). Para obtener la conductancia estomática calculada (gs), se utilizó la siguiente fórmula:

$$gs = \frac{gs \text{ de campo} \times 31.67 \text{ (área del orificio sensor del porómetro)}}{\text{área del folíolo}}$$

A partir de las gs calculadas, se obtuvo la conductancia estomática acumulada ( $gs_a$ ), para lo cual se sumaron los valores de gs obtenidos durante el día.

### 3.3.3. Factores biológicos: parasitismo por *Phoradendron californicum*

Se registró en cada parcela el número de individuos de *Parkinsonia* con presencia de muérdago. El grado de infestación se determinó contando directamente el número de individuos de la planta parásita creciendo sobre las ramas de cada árbol.

### 3.3.4. Mortalidad de ramas

El registro de la mortalidad de ramas se realizó de septiembre del 2007 a agosto del 2008. Para esta evaluación se consideraron por separado cinco componentes del “dieback”:

1) **Mortalidad según el Avance del Dieback (MAD, Bowers y Turner, 2001)**. Porcentaje de individuos de la especie de *Parkinsonia* en la parcela que presentaban los siguientes niveles de mortalidad aparente: (i) sólo ramillas secas; (ii) ramas y ramillas secas; (iii) ramas primarias secas; (iv) tronco principal parcial o totalmente seco.

2) **Mortalidad por Orden de Ramificación (MOR)**. Porcentaje de individuos que caen en alguna categoría de ramas secas por cada orden de ramificación (T, tronco principal; R1, ramas de primer; R2, segundo; R3, tercer; R4- Rn, cuarto orden en adelante y r, ramillas). Las categorías se definen según la siguiente escala: (0) sin evidencia de mortalidad, no se observan ramas secas a simple vista; (1) muy poco, sólo unas cuantas puntas de ramas o muy pocas ramas visibles secas; (2) poco, algunas ramas claramente visibles muertas; (3) varias ramas muertas claramente visibles, aún se perciben más ramas vivas que secas o en igual proporción; (4) mucho, numerosas ramas muertas claramente visibles, ya se perciben más ramas secas que vivas; (5) todas o prácticamente todas las ramas secas, sólo se observa alguna que otra rama viva.

3) **Mortalidad Total histórica (MT)**. La fracción de ramas secas totales por individuo ( $m_i$ ), se calculó promediando los valores numéricos otorgados a cada nivel de ramificación, por medio de la siguiente fórmula:

$$m_i = ((T+R1+R2+R3+R4-Rn+r) / 6)$$

Y para determinar la proporción de mortalidad total por especie ( $M_t$ ) se utilizó la siguiente fórmula:

$$MT = (\sum_{i=1} (m_i)) / N$$

Donde: N= número total de individuos

4) Cantidad de **Ramas Muertas mayores que 2 cm de diámetro ( $MR_{>2cm\phi}$ )** y diámetro promedio basal de las mismas.

5) **Mortalidad Dinámica (MD; mortalidad en un tiempo determinado)**. Este componente se determinó por medio del registro del porcentaje de ramillas muertas en un intervalo de tiempo. Para esto se seleccionaron 10 individuos al azar de cada especie del cuartil superior del diámetro. En cada individuo se marcaron 18 ramillas de crecimiento nuevo (brotes de ese año, reconocidos por un tono de color verde claro y diferente al de las ramillas de años anteriores) y sin evidencia de “dieback”. Esto se realizó en septiembre del 2007. Las ramillas se seleccionaron de 9 sitios dentro de la copa y en cada sitio se etiquetaron dos ramillas, como se muestra en la Fig. 3.1. En agosto del 2008 se revisaron todos los individuos marcados y se registraron aquellas ramas que presentaban algún grado de mortalidad aparente.



**Figura 3.1.** Diagrama que muestra los puntos en la copa de los árboles en los que se marcaron las ramillas para la cuantificación de la mortalidad dinámica de las ramas en las especies de *Parkinsonia*.

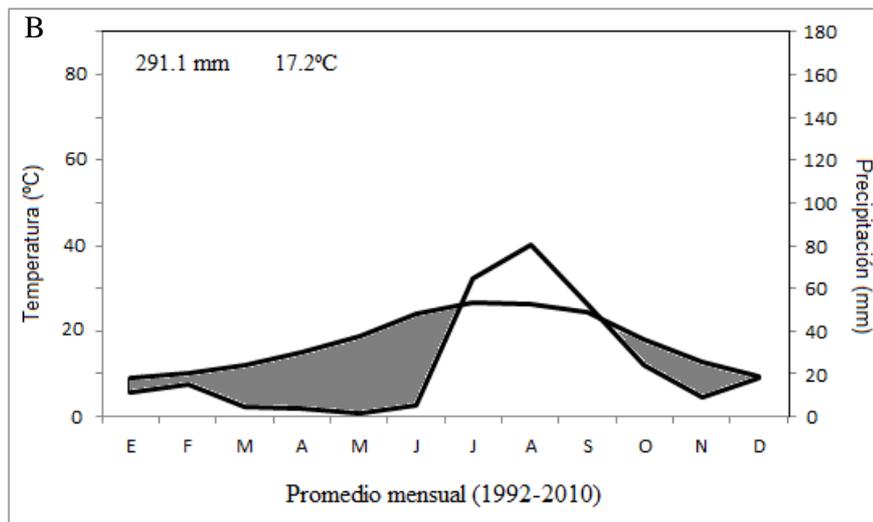
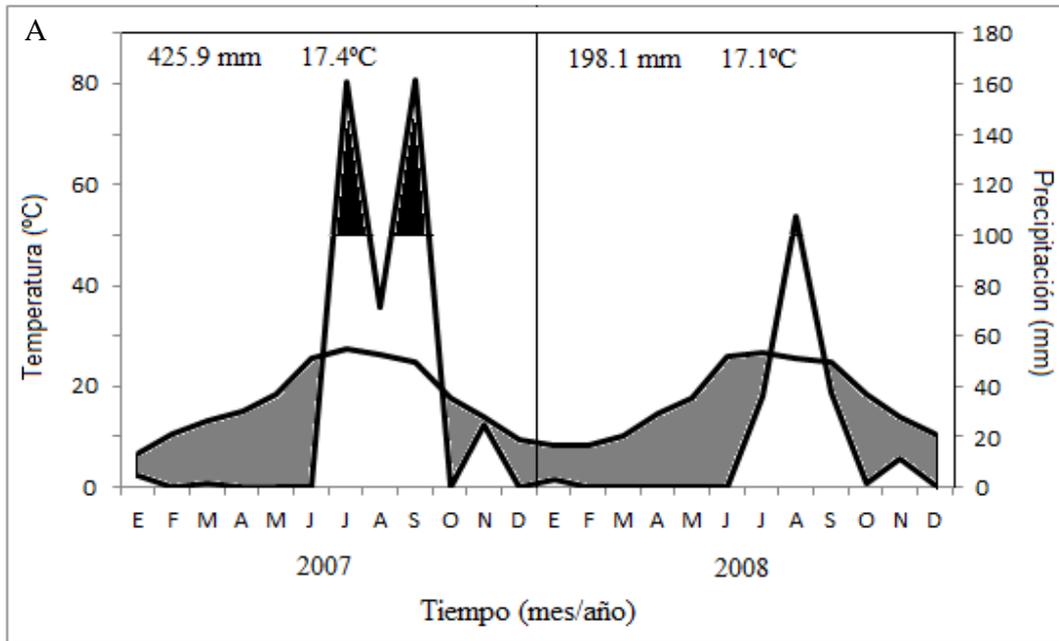
### 3.3.5. Análisis estadísticos

Para el análisis de las relaciones alométricas de caracteres morfométricos de cada especie se utilizaron correlaciones bivariadas de Pearson. Para probar las diferencias en la morfología de las hojas, las variables anatómicas del xilema, las relaciones hídricas, nivel de parasitismo y las diferencias entre especies en la presencia, grado-nivel y frecuencia de “dieback” entre las cuatro especies de *Parkinsonia* se utilizaron pruebas de ANOVA ( $P < 0.05$ ). La comparación entre pendientes de cada especie para cada correlación se realizó por medio de un ANCOVA ( $P < 0.05$ ). Para analizar el efecto y comportamiento de los diferentes factores de respuesta sobre la frecuencia y nivel de “dieback”, se realizaron regresiones lineares y correlaciones de Pearson con cada uno de los factores de respuesta estudiados. Las pruebas estadísticas se realizaron con el paquete estadístico SPSS 16.0.

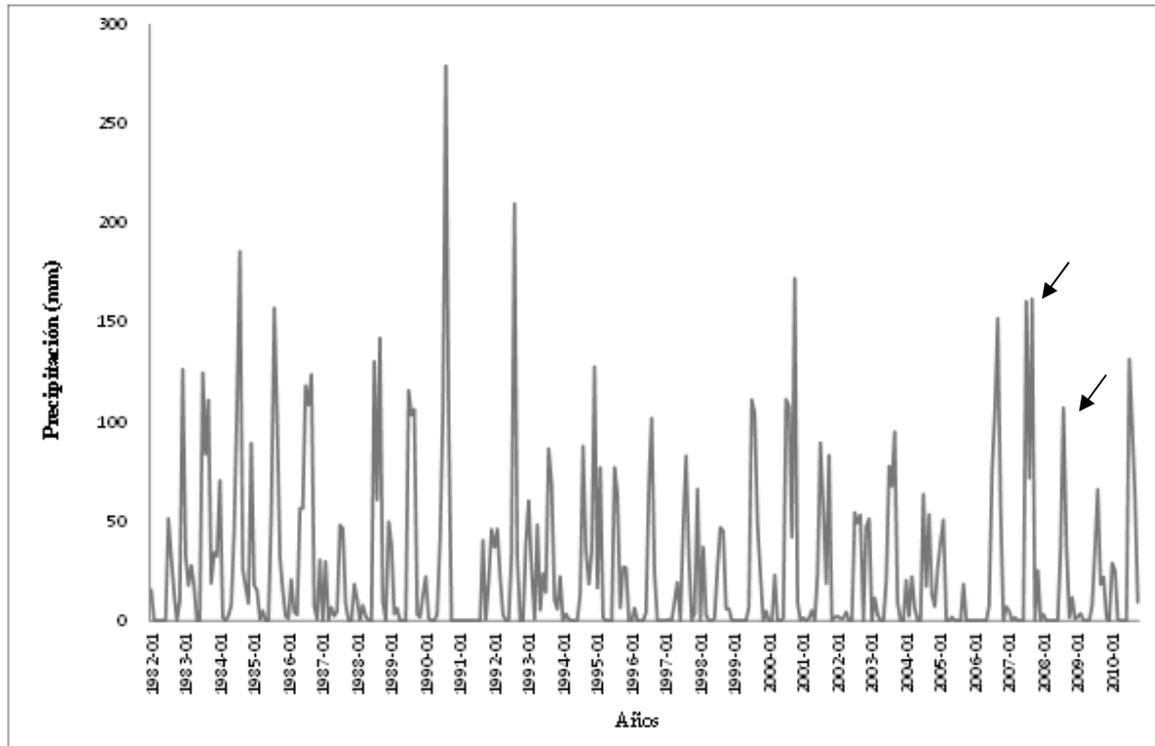
## 3.4. Resultados

### 3.4.1. Características ambientales de los sitios durante el estudio

Durante el periodo de estudio (2007 y 2008) la temperatura promedio anual fue similar al valor histórico promedio (Fig. 3.2A y 3.2B). Sin embargo, la precipitación anual varió considerablemente entre los dos años de estudio, siendo 2008 un año muy seco, en el que se registró tan sólo el 50% de la lluvia promedio anual. Aunque el mayor porcentaje de la lluvia total anual se concentra en el verano, durante los meses de julio a septiembre, la distribución mensual de la precipitación varió también considerablemente entre años (Fig. 3.3).



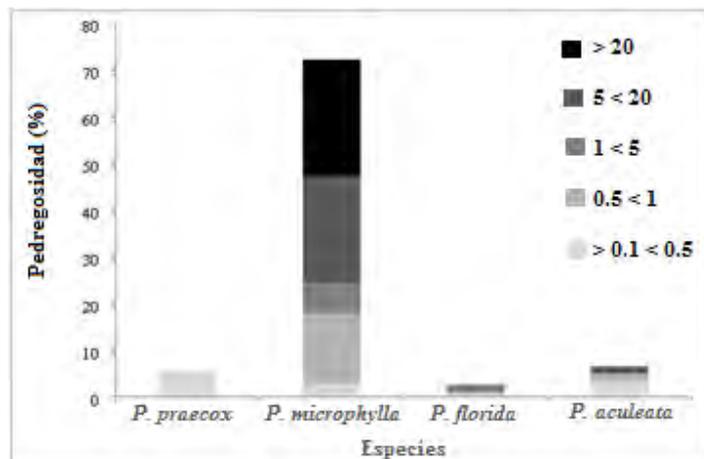
**Figura 3.2.** Diagramas climáticos de Hermosillo, Sonora. Temperatura media y precipitación total mensual (A) del periodo de estudio 2007-2008, y (B) histórica de los años 1971-2000 (Sistema Meteorológico Nacional, 2010; estación meteorológica 00026139 Hermosillo, Hermosillo ubicada en latitud, 29°06'00" N. y longitud, 110°58'00" O).



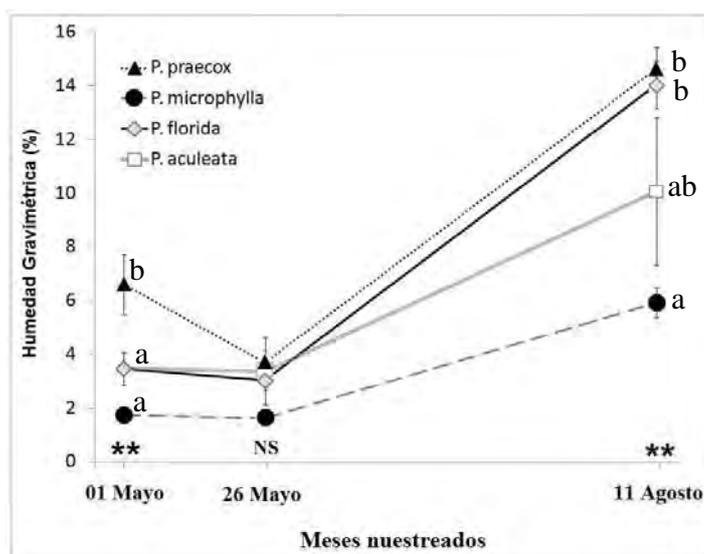
**Figura 3.3.** Comportamiento de la precipitación comprendido entre el periodo de 1982 a 2010 de Hermosillo, Sonora (Sistema Meteorológico Nacional, 2010; estación meteorológica 00026139 Hermosillo, Hermosillo ubicada en latitud, 29°06'00" N. y longitud, 110°58'00" O). Las flechas indican los picos para los años 2007 y 2008. Se observa claramente la variabilidad de la lluvia en esta zona.

La Fig. 3.4 muestra el porcentaje de suelo superficial cubierto con piedras de diferente tamaño en cada uno de los sitios donde se distribuye cada especie. En el caso de los sitios dominados por *P. praecox*, *P. florida* y *P. aculeata*, los suelos presentan un elevado porcentaje de piedras menores de un milímetro ( $\bar{X}=95.3\%$ ), mientras que el suelo en el sitio donde predomina *P. microphylla* presenta un 54% de pedregosidad por encima de 1 cm de diámetro, del cual el 23% son piedras mayores que 5 cm y un 25% piedras mayores que 20 cm.

La humedad gravimétrica del suelo varió entre las fechas de recolecta y las especies (Fig. 3.5). En la primera fecha de recolecta durante la sequía (mayo), la humedad bajo la copa de *P. praecox* fue mayor y significativamente diferente de las otras especies. En cambio, las diferencias entre las cuatro especies hacia finales de mayo no fueron estadísticamente significativas. Como se esperaba, se observa un aumento en la humedad gravimétrica del suelo en el máximo de la época de lluvias y los valores entre las especies difieren significativamente, separándose *P. microphylla* con el valor más bajo de las demás especies.



**Figura 3.4.** Porcentaje de pedregosidad del suelo en las parcelas donde se estudió cada una de las cuatro especies de *Parkinsonia* en El Chanate, Hermosillo. La escala en la esquina superior derecha de la gráfica indica el diámetro de las partículas en cm.



**Figura 3.5.** Humedad gravimétrica del suelo bajo la copa de los árboles de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo (Promedio  $\pm$  error estándar). ▲ *P. praecox*, ● *P. microphylla*, ◇ *P. florida* y □ *P. aculeata*. \*\* Se presentan diferencias significativas entre las especies (ANOVA;  $P < 0.05$ ), NS, no se presentan diferencias significativas. Las letras diferentes indican las diferencias estadísticas entre especies por mes.

### 3.4.2. Atributos morfológicos, anatómicos y fisiológicos

#### Morfometría de los árboles

El número de individuos analizados por especie en el rancho El Chanate varió entre las especies. La población más pequeña correspondió a *P. florida* con 56 individuos ya que sólo se muestreó un transecto en banda de 900 m de longitud y 20 m de ancho (18,000 m<sup>2</sup>), mientras que para las otras especies la población consistió de aproximadamente 100 individuos (Cuadro 3.1). La especie con la mayor densidad local fue *P. microphylla* con 106 ind ha<sup>-1</sup>, después *P. aculeata* con aprox 63 ind ha<sup>-1</sup>, y finalmente *P. praecox* con 48 ind ha<sup>-1</sup> y *P. florida* con aproximadamente 31 ind ha<sup>-1</sup> (Cuadro 3.1).

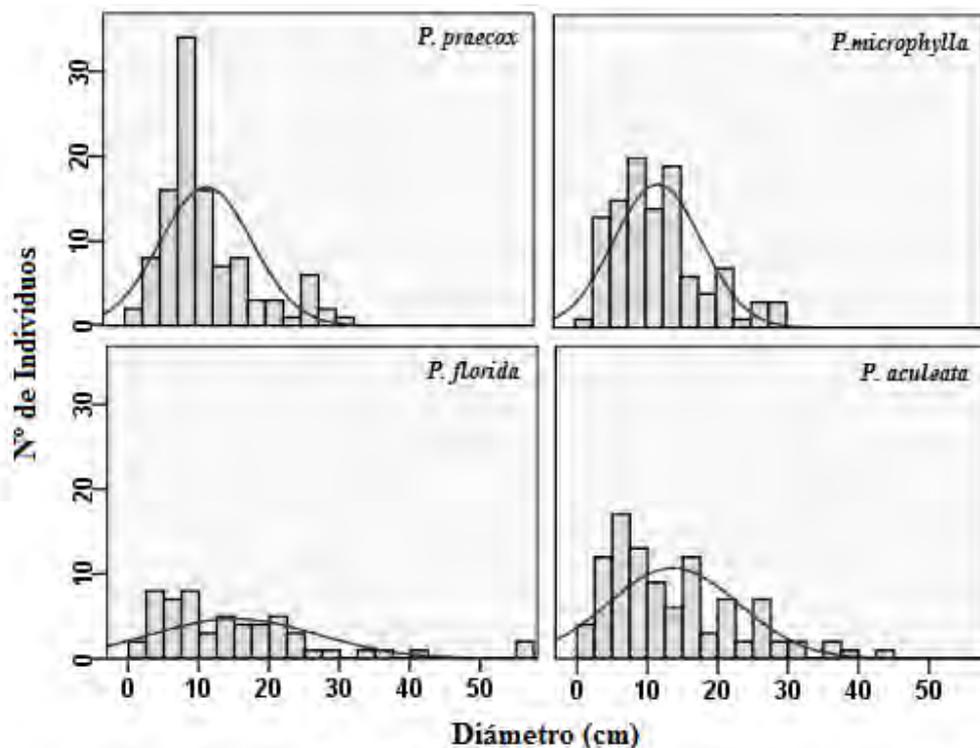
**Cuadro 3.1.** Morfometría de los árboles de las cuatro especies de *Parkinsonia* (valores promedio  $\pm$  desviación estándar) del rancho El Chanate, Hermosillo, Sonora. Los letras superíndice diferentes indican las diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $P < 0.05$ ) para cada variable.

Variable	<i>P. praecox</i>	<i>P. microphylla</i>	<i>P. florida</i>	<i>P. aculeata</i>
Número de individuos en la parcela	107	106	56	100
Densidad (ind ha <sup>-1</sup> )	47.55	106	31.11	62.5
Diámetro basal (cm)	11.54 $\pm$ 6.52 <sup>a</sup>	11.71 $\pm$ 6.25 <sup>a</sup>	15.01 $\pm$ 11.88 <sup>b</sup>	13.63 $\pm$ 9.33 <sup>ab</sup>
DAP (cm)	6.23 $\pm$ 2.41 <sup>a</sup>	6.15 $\pm$ 2.42 <sup>a</sup>	10.08 $\pm$ 6.72 <sup>b</sup>	9.04 $\pm$ 5.75 <sup>b</sup>
Troncos basales	1.02 $\pm$ 0.14 <sup>a</sup>	1.81 $\pm$ 1.18 <sup>c</sup>	1.50 $\pm$ 1.13 <sup>bc</sup>	1.20 $\pm$ 0.71 <sup>ab</sup>
Altura a la 1 <sup>a</sup> ramificación (cm)	45.23 $\pm$ 36.06 <sup>c</sup>	11.17 $\pm$ 7.06 <sup>a</sup>	27.99 $\pm$ 35.23 <sup>b</sup>	38.23 $\pm$ 36.08 <sup>c</sup>
Altura al inicio de la copa (cm)	94.28 $\pm$ 0.34 <sup>b</sup>	69.14 $\pm$ 0.34 <sup>a</sup>	116.45 $\pm$ 0.95 <sup>c</sup>	133.59 $\pm$ 0.45 <sup>c</sup>
Profundidad de la copa (m)	2.66 $\pm$ 1.02 <sup>a</sup>	3.34 $\pm$ 0.92 <sup>b</sup>	3.10 $\pm$ 1.50 <sup>ab</sup>	3.19 $\pm$ 1.19 <sup>b</sup>
Altura total (m)	3.60 $\pm$ 1.05 <sup>a</sup>	4.03 $\pm$ 1.07 <sup>ab</sup>	4.27 $\pm$ 2.22 <sup>b</sup>	4.53 $\pm$ 1.27 <sup>b</sup>
Área de la copa (m <sup>2</sup> )	14.00 $\pm$ 11.69 <sup>a</sup>	16.20 $\pm$ 12.23 <sup>a</sup>	23.60 $\pm$ 25.66 <sup>b</sup>	23.88 $\pm$ 21.05 <sup>b</sup>
Volumen de la copa (m <sup>3</sup> )	30.13 $\pm$ 36.05 <sup>a</sup>	40.69 $\pm$ 36.20 <sup>ab</sup>	67.89 $\pm$ 94.29 <sup>c</sup>	57.73 $\pm$ 55.70 <sup>bc</sup>

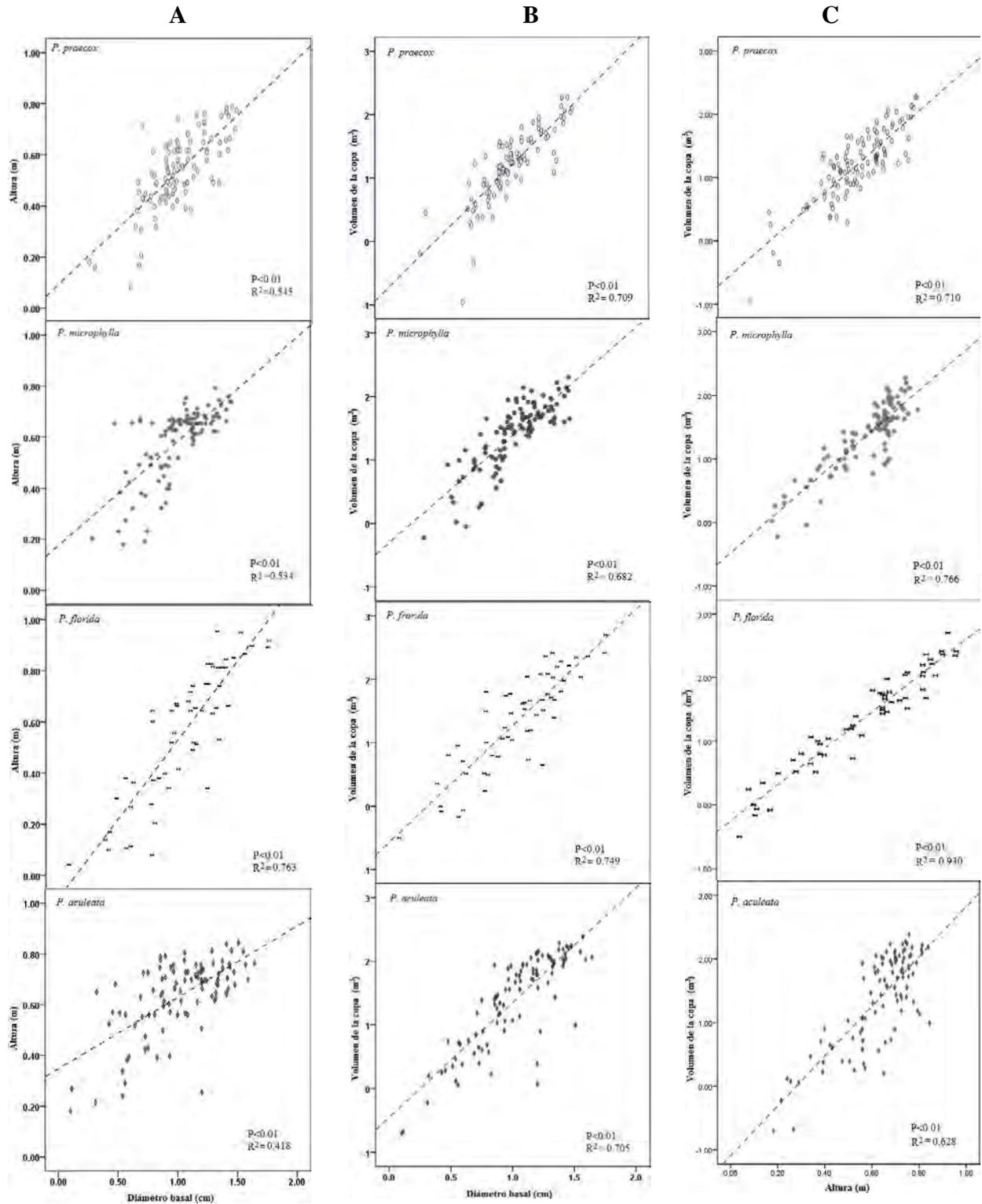
Se encontraron diferencias interespecíficas en todas las variables morfológicas analizadas (cuadro 3.1). El grosor a la base del tronco es mayor en *P. florida* y similar entre las demás especies, mientras que para el grosor de los troncos a la altura del pecho (DAP), las especies se separan en dos grupos: *P. praecox*-*P. microphylla* y *P. florida*-*P. aculeata*. La distribución de frecuencias del diámetro basal de cada especie muestra, una estructura de tamaños consistente con un reclutamiento episódico ya que en todos los casos hay pocos individuos en las clases de tamaño

pequeño. Esta es una situación contrastante con la hipótesis nula en la que se espera una estructura estable de edades con una preponderancia de individuos pequeños y un decremento progresivo de las clases de tamaños cada vez mayores (Figura 3.6). Las distribuciones son multimodales, por lo que es notable la diferencia en la varianza para el diámetro basal y el DAP entre los dos grupos. Esta es una indicación de que la estructura poblacional está uniformemente distribuida en *P. florida* y *P. aculeata* (Cuadro 3.1). En el cuartil inferior *P. praecox* difiere de *P. florida* (ANOVA,  $P < 0.05$ ) y de *P. aculeata* (ANOVA,  $P < 0.05$ ); mientras que en el cuartil superior se observan dos agrupaciones diferentes entre ellas, *P. praecox*-*P. microphylla* y *P. florida*-*P. aculeata*.

El número promedio de troncos o ramificaciones basales por individuo varía entre las especies, de 1 a 1.8, siendo *P. microphylla* la que presenta individuos hasta con 6 troncos. La altura a la primera ramificación es similar entre *P. praecox* y *P. aculeata*. La altura en la que inicia la copa es más cercana al suelo en *P. microphylla* y más distal en *P. florida* y *P. aculeata*. La amplitud de la copa es menor en *P. praecox* y mayor en *P. florida*. La altura difiere entre *P. praecox* (árboles pequeños) y *P. aculeata* junto con *P. florida* (árboles grandes).



**Figura 3.6.** Distribución de clases diamétricas (diámetro basal) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo, Sonora.

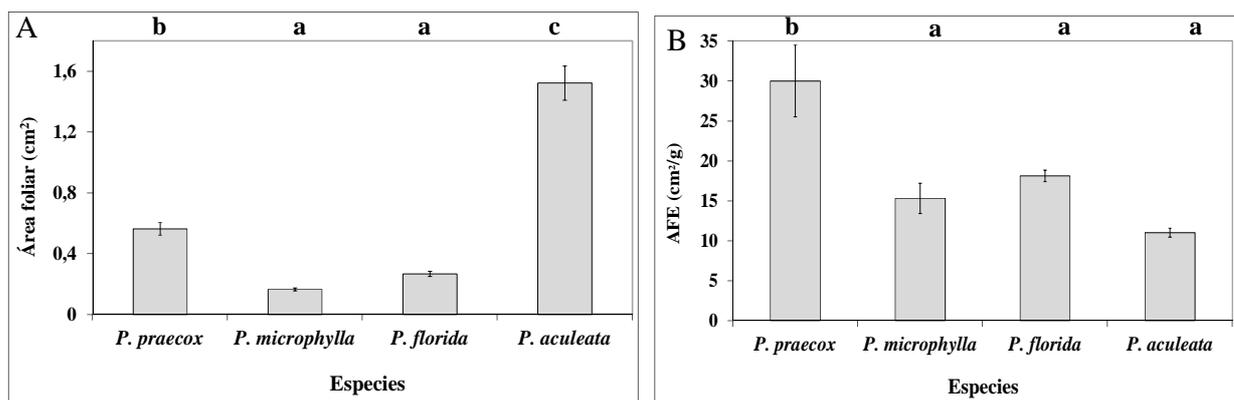


**Figura 3.7.** Regresiones lineales (log-log) entre pares de variables morfométricas de las cuatro especies de *Parkinsonia*. ○ *P. praecox*, △ *P. microphylla*, \* *P. florida*, ▽ *P. aculeata*. A) Diámetro basal y altura, B) diámetro basal y volumen de la copa y C) Altura y volumen de la copa.

En la Fig. 3.7 (anexo, cuadro 5.1) se presentan las regresiones entre pares de variables morfológicas de los árboles con mayor determinación sobre la fisiología del transporte del agua (altura, diámetro basal y volumen de la copa). En todos los casos mostrados, las ecuaciones de regresión fueron significativas ( $P < 0.01$ ). La regresión entre la altura y el diámetro basal mostró un comportamiento diferente entre las cuatro especies. Se observa una diferencia entre las pendientes de *P. florida* y *P. aculeata*. Esto indica que el cambio en altura por unidad de diámetro basal es menor en *P. aculeata* ( $m = 0.28$ ) que en *P. florida* ( $m = 0.62$ ). En cambio, el comportamiento entre *P. praecox* ( $m = 0.44$ ) y *P. florida* ( $m = 0.62$ ) es similar. La regresión entre el diámetro basal y el volumen de la copa separa a *P. praecox* de *P. microphylla* y *P. aculeata* (Fig. 3.7 B). En cambio, la regresión entre la altura y el volumen de la copa muestra que *P. aculeata* ( $m = 3.91$ ) difiere de las demás especies que presentan pendientes menores, entre 2.88 y 3.24. Es notable que solo en el caso de *P. florida* los valores de  $R^2$  de las regresiones fueron los más altos en comparación con las otras especies (superiores al 75% y hasta el 93% en la correlación entre el volumen de la copa y la altura), mientras que en *P. aculeata*, los valores de  $R^2$  fueron los más bajos (0.42-0.71).

### Características foliares

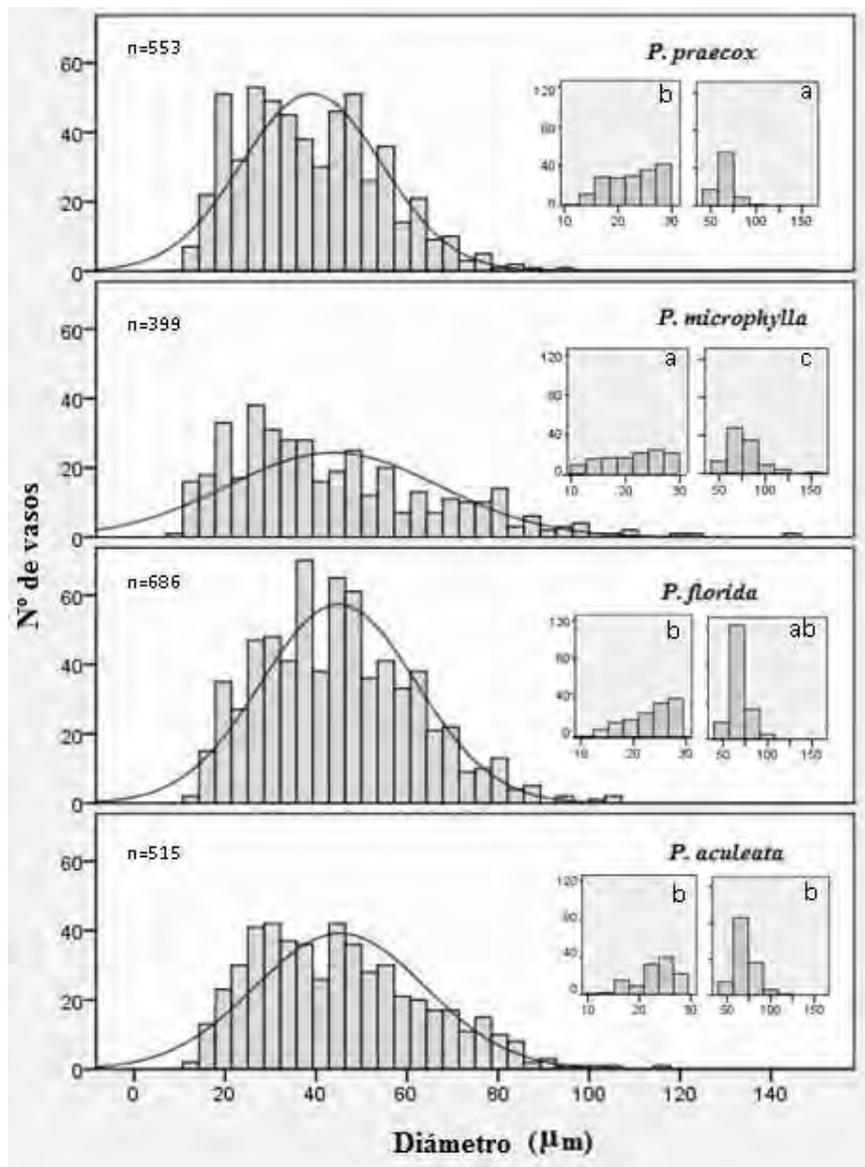
La estructura de las hojas definida por el área foliar y el área foliar específica (AFE) varió significativamente entre las especies estudiadas (Fig. 3.8). *P. microphylla* y *P. florida* presentaron la menor área foliar ( $0.16 \pm 0.009$  y  $0.27 \pm 0.017$   $\text{cm}^2$  respectivamente), mientras que las hojas *P. aculeata* fueron en promedio tres veces mayores. En cuanto al AFE, las hojas de *P. praecox* presentaron valores considerablemente más altos ( $29.98 \pm 4.48$   $\text{cm}^2 \text{gr}^{-1}$ ), por lo que el grosor foliar de esta especie es mayor en comparación con las otras especies de *Parkinsonia* cuyos valores van de  $11 \pm 0.57$  a  $18.11 \pm 0.73$   $\text{cm}^2 \text{gr}^{-1}$ .



**Figura 3.8.** A. Área foliar y B. Área foliar específica de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo (Promedio  $\pm$  error estándar). Las letras diferentes sobre las barras indican las diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

### Características del xilema

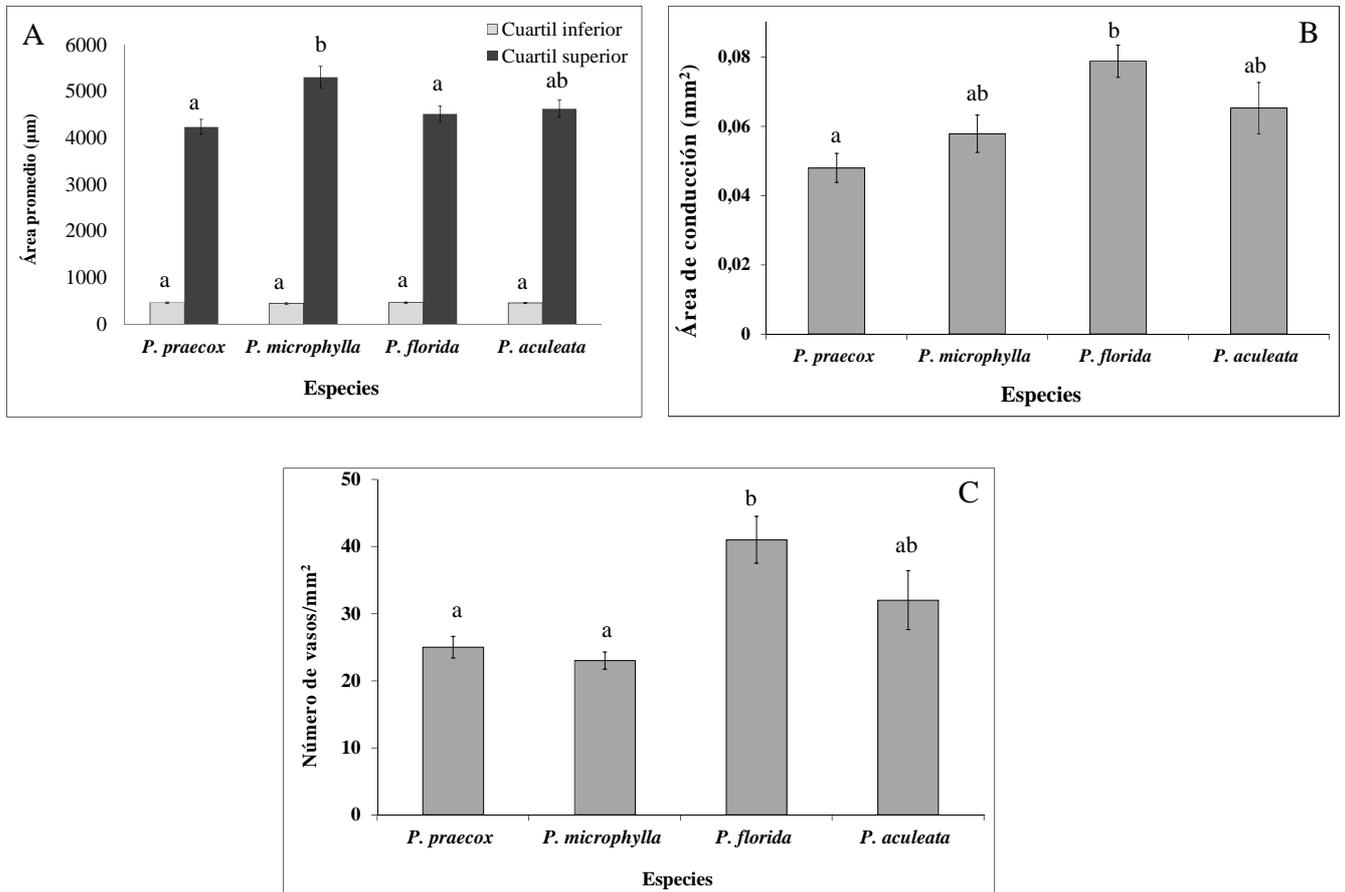
En todas las especies, la distribución de las clases diamétricas de los vasos del xilema de cada especie de *Parkinsonia* muestra una distribución marcadamente multimodal. Esta distribución refleja la producción de vasos durante las lluvias y en periodos de sequía; varias distribuciones unimodales que corresponden a distintos eventos de crecimiento (Fig 3.9). Por esta razón, se utilizaron los cuartiles inferior y superior para las comparaciones. *P. microphylla* es diferente significativamente en ambos cuartiles, presentando los vasos más amplios (máx. 145  $\mu\text{m}$ ) y los más angostos ( $\bar{X}$ = 21  $\mu\text{m}$ ). *P. praecox* y *P. aculeata* difieren en el cuartil superior ( $\bar{X}$ = 64 y 70  $\mu\text{m}$  respectivamente).

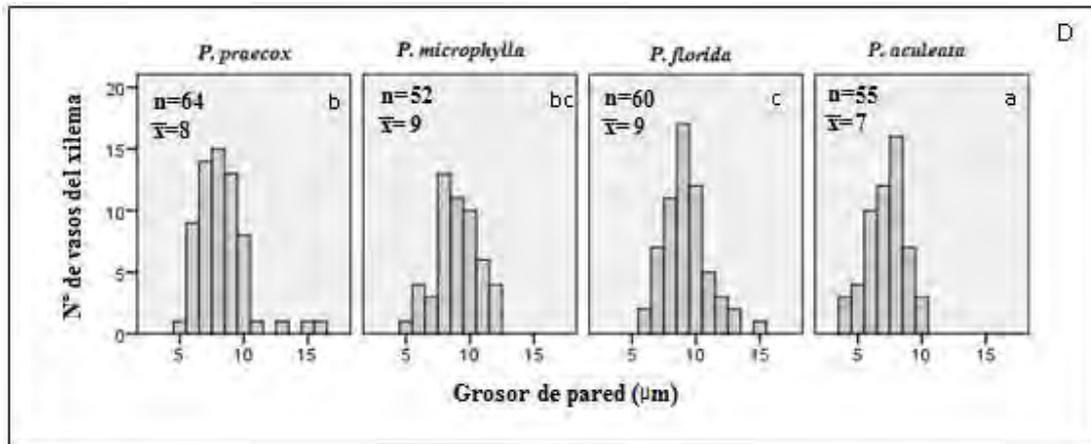


**Figura 3.9.** Distribución de clases diamétricas de los vasos del xilema de las cuatro especies de *Parkinsonia* en el rancho El Chanate, Hermosillo. Los recuadros muestran la distribución del cuartil inferior (izquierda) y

del cuartil superior (derecha); las letras diferentes indican las diferencias estadísticas (ANOVA,  $P < 0.05$ ) entre las especies.  $n$  = número de vasos.

Las variables que describen las características anatómicas y la densidad de los vasos del xilema y una comparación entre las cuatro especies de *Parkinsonia* se muestran en la Fig. 3.10. El área promedio de los vasos para el cuartil inferior no presentó diferencias entre las especies. En el cuartil superior se observó que el área de los vasos de *P. microphylla* ( $5308 \mu^2$ ) fue significativamente mayor que *P. praecox* y *P. florida* ( $4241$  y  $4516 \mu^2$ , respectivamente; Fig. 3.10 A). *P. florida* ( $0.079 \text{ mm}^2$ ) presentó un área de conducción mayor a la de *P. praecox* ( $0.048 \text{ mm}^2$ ; Fig. 3.10 B). Al igual que en las variables anteriores, la densidad de vasos varió significativamente entre las especies presentándose un rango de valores de 23 a 32 vasos por  $\text{mm}^2$ , presentándose la menor densidad en *P. praecox* y *P. microphylla* (Fig. 3.10 C). En cuanto al grosor promedio de la pared de los vasos, se encontró un rango de valores de 7 a 9  $\mu\text{m}$ , registrándose el valor más bajo en *P. aculeata*; la moda se encuentra para todas las especies entre 8 y 9  $\mu\text{m}$ . También se observa en *P. praecox* que la mayor parte de las paredes de los vasos se encuentran por debajo de los 10  $\mu\text{m}$  de grosor, pero también se presentan unos cuantos que incluso alcanzan los 16  $\mu\text{m}$  (Fig. 3.10 D).





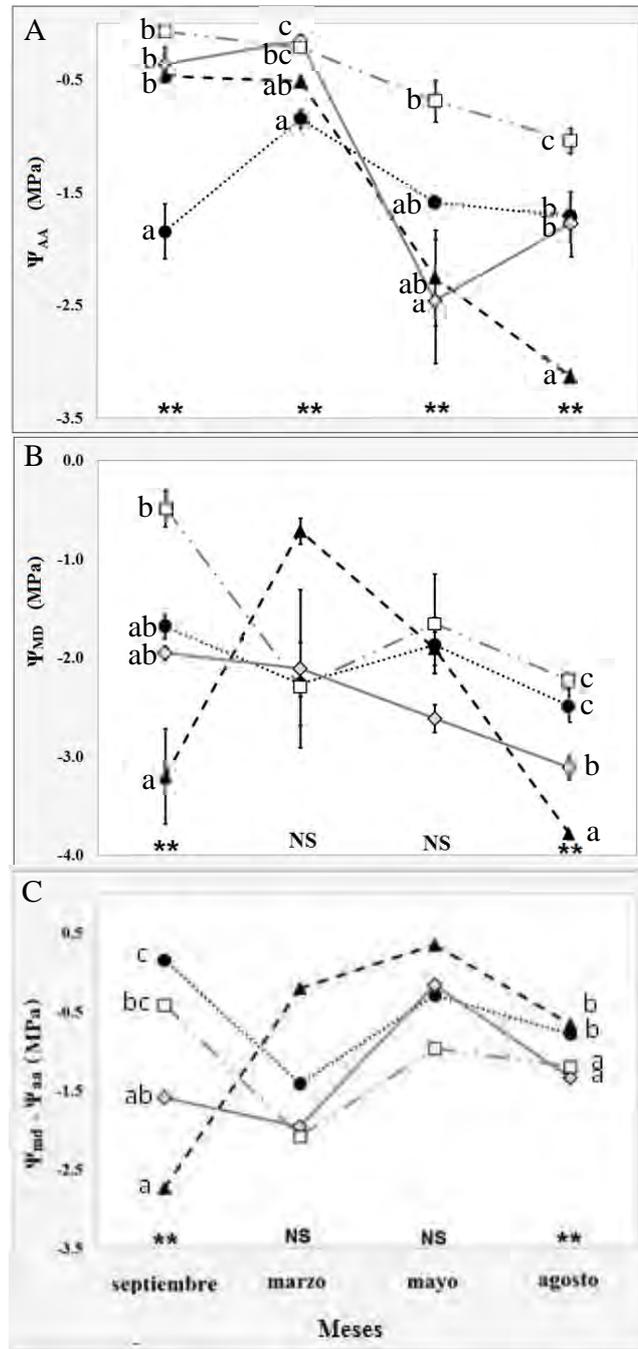
**Figura 3.10.** Arquitectura de los vasos del xilema (promedio  $\pm$  error estándar) de las cuatro especies de *Parkinsonia* en el rancho El Chanate, Hermosillo. Las letras diferentes en la parte superior de las barras indican diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $P < 0.05$ ). n= número de datos utilizados por especie y  $\bar{x}$  promedio.

### Potencial hídrico

Los valores de los potenciales hídricos de las plantas antes del amanecer ( $\Psi_{aa}$ ) y al medio día ( $\Psi_{md}$ ) y de la diferencia entre ambos potenciales en los cuatro meses de medición muestran diferencias significativas para las cuatro especies de *Parkinsonia* (Fig. 3.11). El potencial hídrico antes del amanecer ( $\Psi_{aa}$ ; Fig. 3.11 A) muestra diferencias significativas entre las especies en los cuatro meses del año. *P. microphylla* y *P. aculeata* son las más distantes entre sí. En tres de las cuatro especies (excepto *P. microphylla*) el potencial más bajo se registró entre mayo y agosto y los valores más altos entre septiembre y marzo. *P. microphylla* mostró el rango más estrecho de variación (de -0.87 a -1.59 MPa), mientras que el rango más amplio se presentó en *P. praecox* (de -0.52 a -3.13 MPa). En general se observa una disminución del  $\Psi_{aa}$  de marzo hacia agosto.

En cuanto al potencial hídrico al medio día ( $\Psi_{md}$ ; Fig. 3.11 B) se observan diferencias significativas entre las especies en los meses de lluvia (septiembre 2007 y agosto 2008). *P. praecox* presenta los valores más bajos (-3.20 MPa en septiembre y -3.78 en agosto); mientras que el mayor potencial hídrico a medio día se registró en *P. aculeata* en septiembre (-0.48 MPa). *P. praecox* presentó el mayor rango de variación en el tiempo (de -0.71 a -3.78 MPa) y el menor se observó en *P. microphylla* (de -1.95 a -3.11 MPa).

La diferencia entre  $\Psi_{aa}$  y  $\Psi_{md}$  (Fig. 3.11 C) no presenta diferencias significativas en los meses secos (marzo y mayo). En septiembre se observa el valor más negativo en *P. praecox* (-2.73 MPa) y es en este mes que las especies se encuentran más separadas en cuanto a sus valores promedio. En agosto las especies se pueden agrupar en cuanto al comportamiento de esta variable, *P. praecox*-*P. microphylla* y *P. florida*-*P. aculeata*. De las cuatro especies *P. praecox* presenta los valores más elevados, excepto en septiembre.

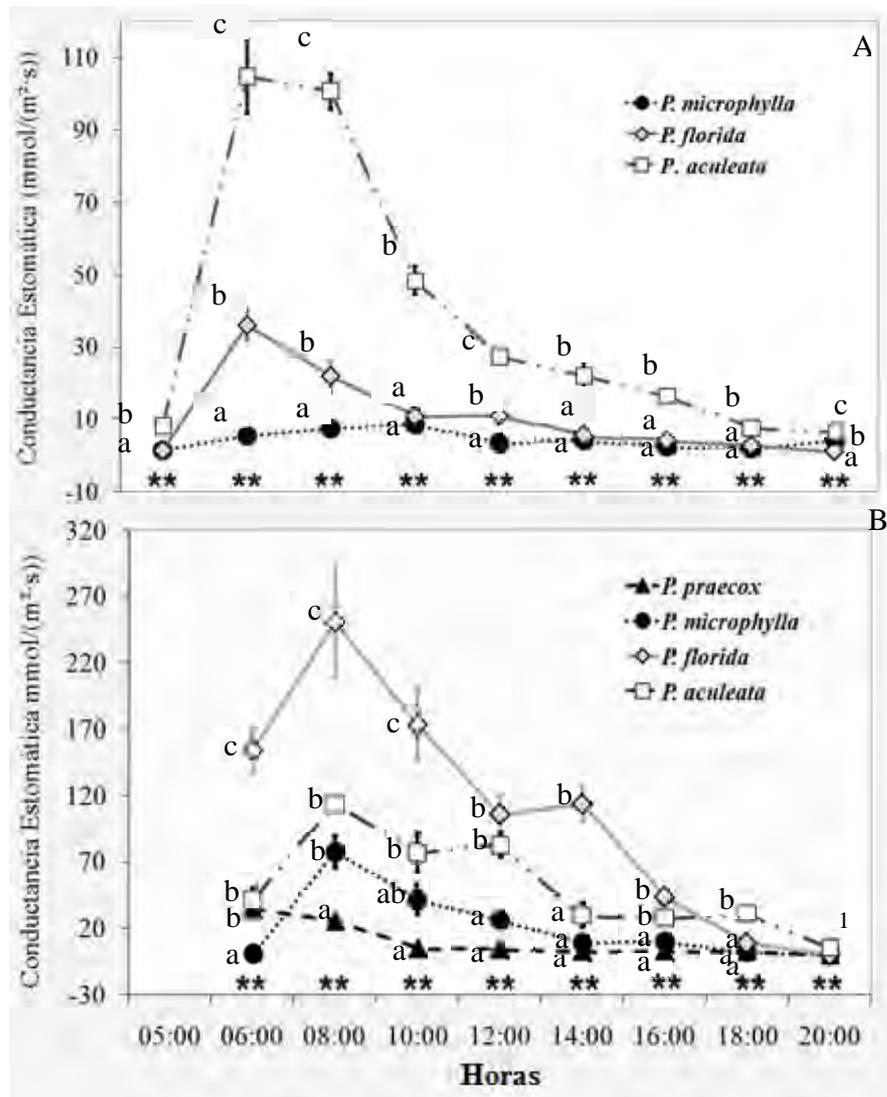


**Figura 3.11.** Potencial hídrico de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate (Promedio  $\pm$  error estándar). ▲ *P. praecox*, ● *P. microphylla*, ◇ *P. florida*, □ *P. aculeata*. A, Potencial hídrico antes del amanecer; B, Medio Día, y C, la diferencia encontrada entre los valores al medio día y antes del amanecer. \*\* Se presentan diferencias estadísticas entre al menos dos especies; NS, no se presentan diferencias estadísticas. (ANOVA,  $P < 0.05$ ). Las letras diferentes indican las diferencias estadísticas entre especies.

### Conductancia estomática

Los valores de conductancia estomática (gs) de las cuatro especies durante el transcurso del día en época de secas (mayo) y de lluvias (agosto) se presentan en la Fig. 3.12. No hay registro para *P. praecox* en mayo por la ausencia de hojas ya que los árboles son deciduos. Se muestran diferencias significativas en ambas épocas a lo largo de todo el día. Las diferencias en mayo son mayores entre *P. microphylla* y *P. aculeata* y en agosto entre *P. praecox* y *P. aculeata*. La gs en las cuatro especies fue mayor en agosto y en particular, al amanecer, entre las 6:00 y 8:00 h con una disminución gradual hacia el anochecer. En mayo, *P. aculeata* presentó la gs más elevada y *P. microphylla* la más baja, con una diferencia entre ambas especies de hasta 10 veces (a las 6:00 h). En agosto la especie con la mayor gs fue *P. florida* y *P. praecox* con la menor. Entre ellas se presentó en este mes de lluvias una diferencia del orden de hasta 30 veces.

Las diferencias más amplias de conductancia estomática entre mayo y agosto se presentan a las 8:00 h; en *P. florida* fue de alrededor de 10 veces; en *P. microphylla* fue de casi 9 veces y en *P. aculeata* de tan solo <0.12 veces. Al mediodía, en cambio, los incrementos de mayo a agosto fueron en el orden de: *P. florida*, 8.5 veces; *P. microphylla*, casi 7 veces y *P. aculeata*, alrededor de 3 veces.



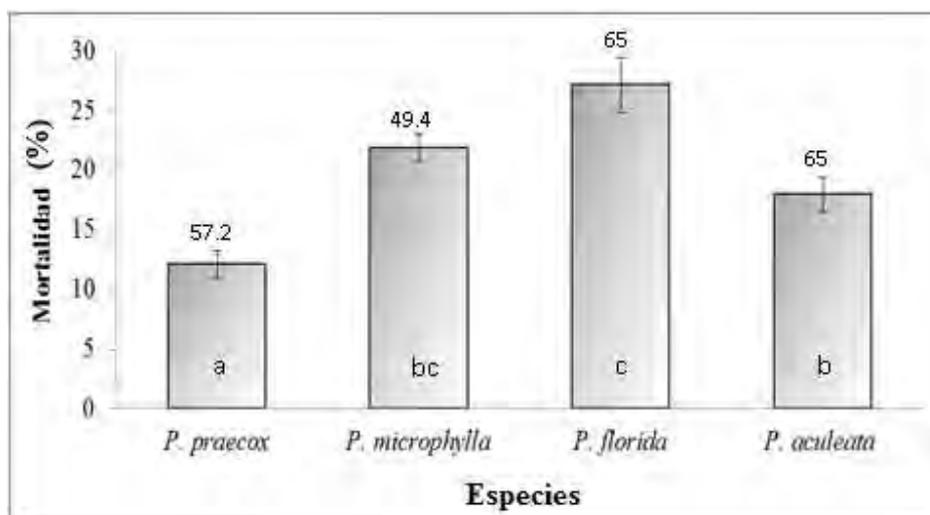
**Figura 3.12.** Conductancia estomática de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo (Promedio  $\pm$  error estándar). ▲ *P. praecox*, ● *P. microphylla*, ◇ *P. florida*, □ *P. aculeata*. **A**, época de secas (Mayo); **B**, época de lluvias (Agosto). \*\* Se presentan diferencias estadísticas entre al menos dos especies. (ANOVA,  $P < 0.05$ ). (1) a las 20:00 h en el mes de agosto *P. aculeata* difiere de las demás especies.

### 3.4.3. Factores biológicos: parasitismo por *Phoradendron californicum*

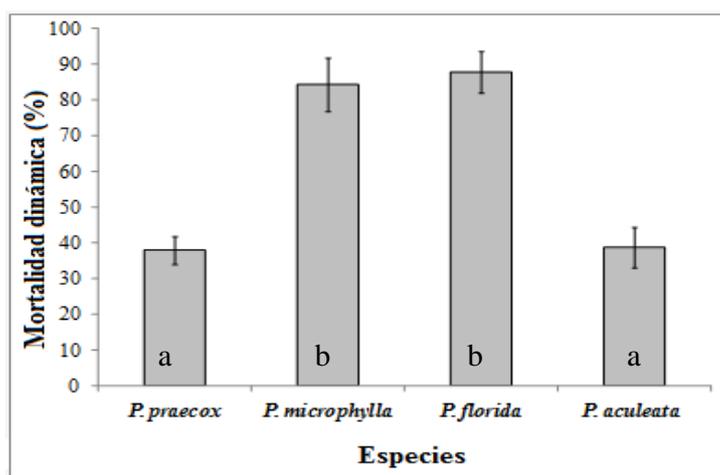
La presencia de la planta parásita *P. californicum* (muérdago) en los árboles de las cuatro especies de palo verde en el sitio de estudio solo se observó en *P. praecox*. Se detectaron únicamente cinco individuos parasitados, es decir, el 4.7% del total de individuos muestreados de esta especie ( $n = 107$ ). Además, la infestación por muérdago por individuo no fue muy alta, ya que se detectó sólo en una de las ramas de tres de los individuos parasitados, mientras que otros dos árboles presentaron 3 y 6 individuos de muérdago, respectivamente.

### 3.4.4. Mortalidad de ramas

En cuanto a la mortalidad total histórica de ramas (MT) en las especies de *Parkinsonia* (Fig. 3.13) se encontró que *P. praecox* difiere de las otras tres, *P. microphylla* es igual a *P. aculeata* y *P. florida*, pero estas últimas difieren entre ellas.. El valor más alto se presenta en *P. florida* y el más bajo en *P. praecox*. *P. microphylla* difiere de *P. praecox* la cual tiene el porcentaje de mortalidad máximo individual más bajo. En la mortalidad dinámica (MD; Fig. 3.14, se observa un patrón similar que en la MT, pero con similitudes entre *P. praecox*-*P. aculeata* y *P. microphylla*-*P. florida*.

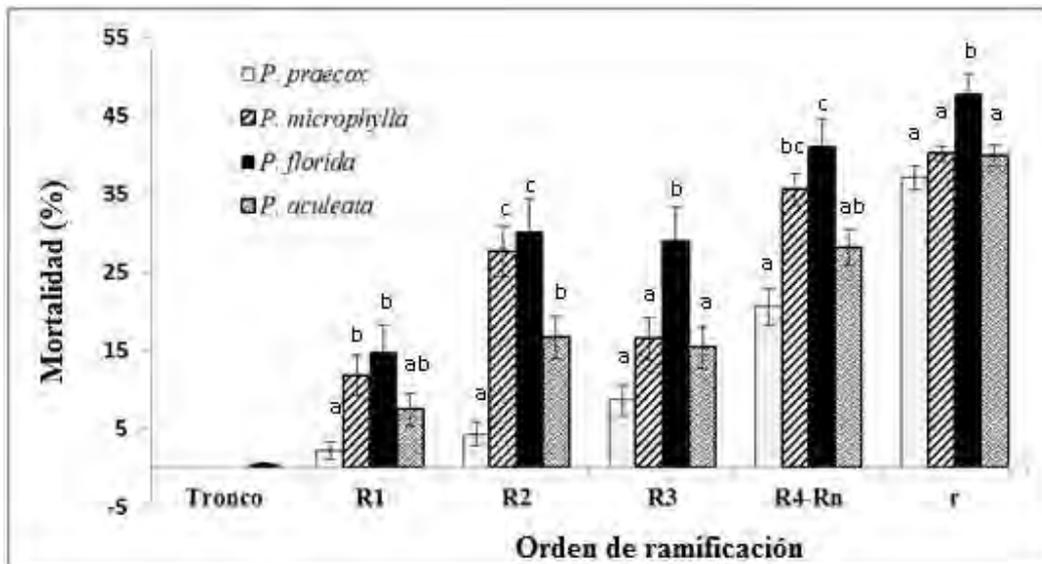


**Figura 3.13.** Porcentaje de mortalidad por especie (MT / promedio  $\pm$  error estándar) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo. Las letras en la parte inferior de cada barra indican las diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $p < 0.05$ ). Los números en la parte superior de las barras indican el valor máximo de mortalidad individual para cada especie.

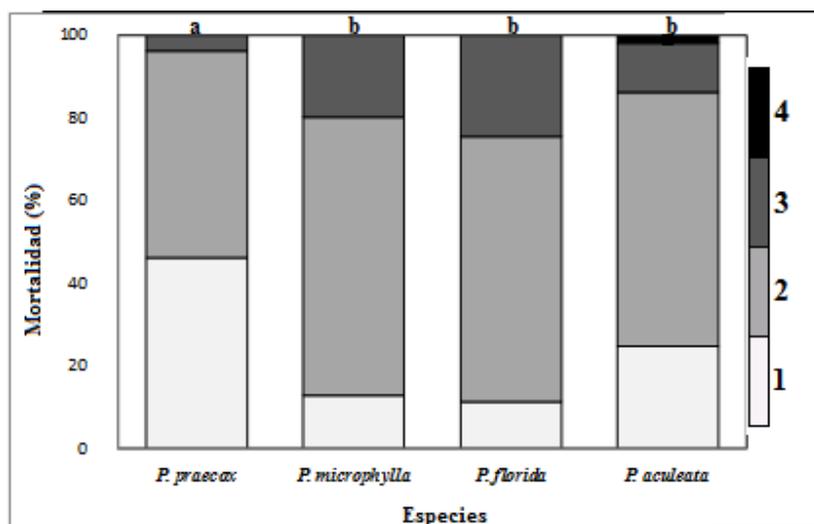


**Figura 3.14.** Mortalidad dinámica (MD / promedio  $\pm$  error estándar) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo. Las letras diferentes en la parte inferior de cada barra indican las diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $p < 0.05$ ).

La mortalidad por orden de ramificación (MOR) también varió entre las especies (Fig. 3.15). *P. praecox* presenta proporciones bajas de mortalidad en todos los órdenes en relación con las demás especies, mientras que *P. florida* presenta los valores más altos en todos los órdenes de ramificación. En todos los órdenes de ramificación, menos en las ramas de 2° orden *P. praecox* y *P. aculeata* son similares. *P. florida* y *P. microphylla* son similares en la mortalidad de ramas de 1°, 2° orden y órdenes superiores al 3° nivel.



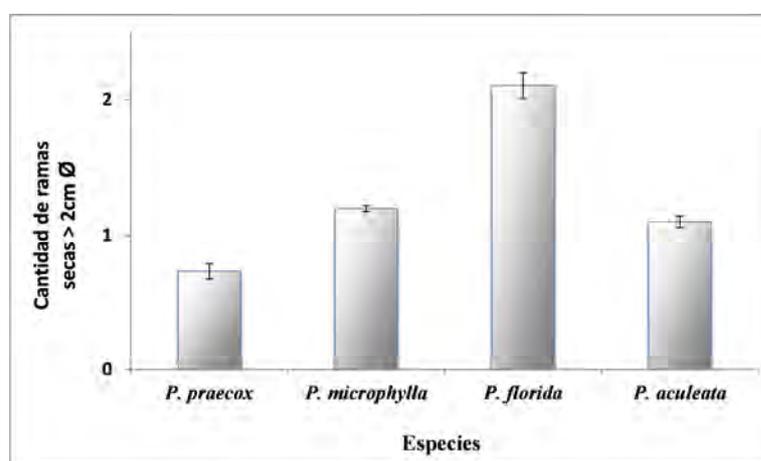
**Figura 3.15.** Porcentaje de mortalidad por orden de ramificación (MOR) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo. R1, ramificación de primer orden; R2, ramificación de segundo orden; R3, ramificación de tercer orden; R4-Rn, Ramificaciones de cuarto orden en adelante; y r, ramillas. Las letras diferentes indican las diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $p < 0.05$ ).



**Figura 3.16.** Porcentaje de individuos según el avance del “dieback” (MAD) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo. Categorías de avance del dieback: (1) sólo ramillas muertas; (2) ramas y ramillas muertas; (3) ramas primarias muertas; (4) Tronco principal. Las letras diferentes en la parte superior de cada barra indican las diferencias estadísticas entre las especies (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

En la mortalidad según el avance de “dieback” (MAD; Fig. 3.16) se observa que *P. praecox* difiere significativamente de las demás especies al presentar un mayor porcentaje de individuos en la categoría de sólo ramillas y menos en ramas primarias muertas con respecto a las otras especies. *P. praecox* presenta una proporción muy cercana a 1:1 en el porcentaje de individuos ubicados entre las categorías sólo ramillas secas y ramas primarias secas. Las demás especies presentan alrededor de  $\frac{2}{3}$  de su población en la categoría de ramas y ramillas secas, y alrededor de  $\frac{1}{5}$  parte en la categoría de ramas primarias secas. *P. aculeata* fue la única especie que presentó individuos con evidencia de mortalidad en el tronco. No se observaron individuos sin evidencia de “dieback” en ninguna de las cuatro especies.

En cuanto a la cantidad de ramas muertas de la clase diamétrica  $>2$  cm ( $MR_{>2cm\emptyset}$ ) se observa que *P. florida* difiere significativamente de las otras especies, presentando el valor de mortalidad más alto (Fig. 3.17). Entre las demás especies no hay diferencias significativas y presentan aproximadamente la mitad de ramas muertas que *P. florida*. En cambio, el diámetro a la base de estas ramas es igual entre las cuatro especies, y su valor promedio se encuentra entre los 3 y 3.5 cm.

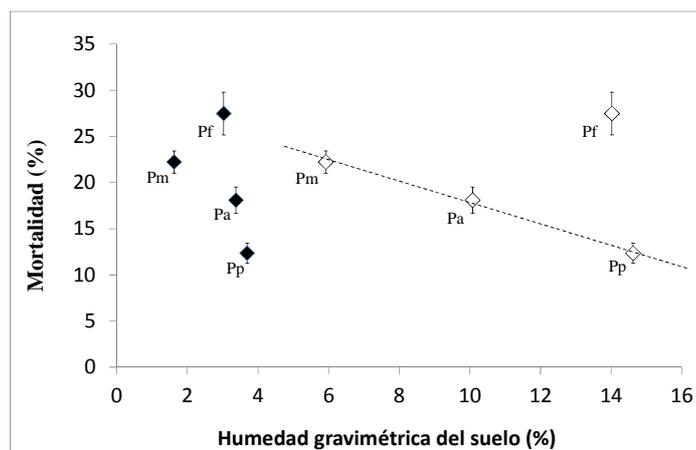


**Figura 3.17.** Cantidad de ramas muertas mayores a 2cm Ø ( $MR_{>2cm\emptyset}$ ), de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate (promedio  $\pm$  error estándar). Las letras diferentes en la parte superior de las barras muestran las diferencias estadísticas entre especies (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

### 3.4.5. Interacción de variables edáficas y morfo-fisiológicas con el “dieback”

#### Humedad del suelo y mortalidad

La relación entre la humedad gravimétrica del suelo (Hg) y la mortalidad total (MT) en las cuatro especies de *Parkinsonia* muestra que en mayo (época de sequía) que no hay diferencias significativas en la Hg del suelo entre *P. praecox*, *P. aculeata* y *P. florida*, aunque las especies sí difieren en cuanto a la MT (Fig. 3.18). En agosto la variación de Hg entre las especies fue mayor que en mayo, aunque las diferencias entre *P. praecox*, *P. aculeata* y *P. florida* tampoco fueron significativas. En ambos meses, el suelo de *P. microphylla* presenta un valor de Hg significativamente menor que en las demás especies, y sin embargo, el valor de MT es intermedio entre *P. florida* y *P. aculeata*.



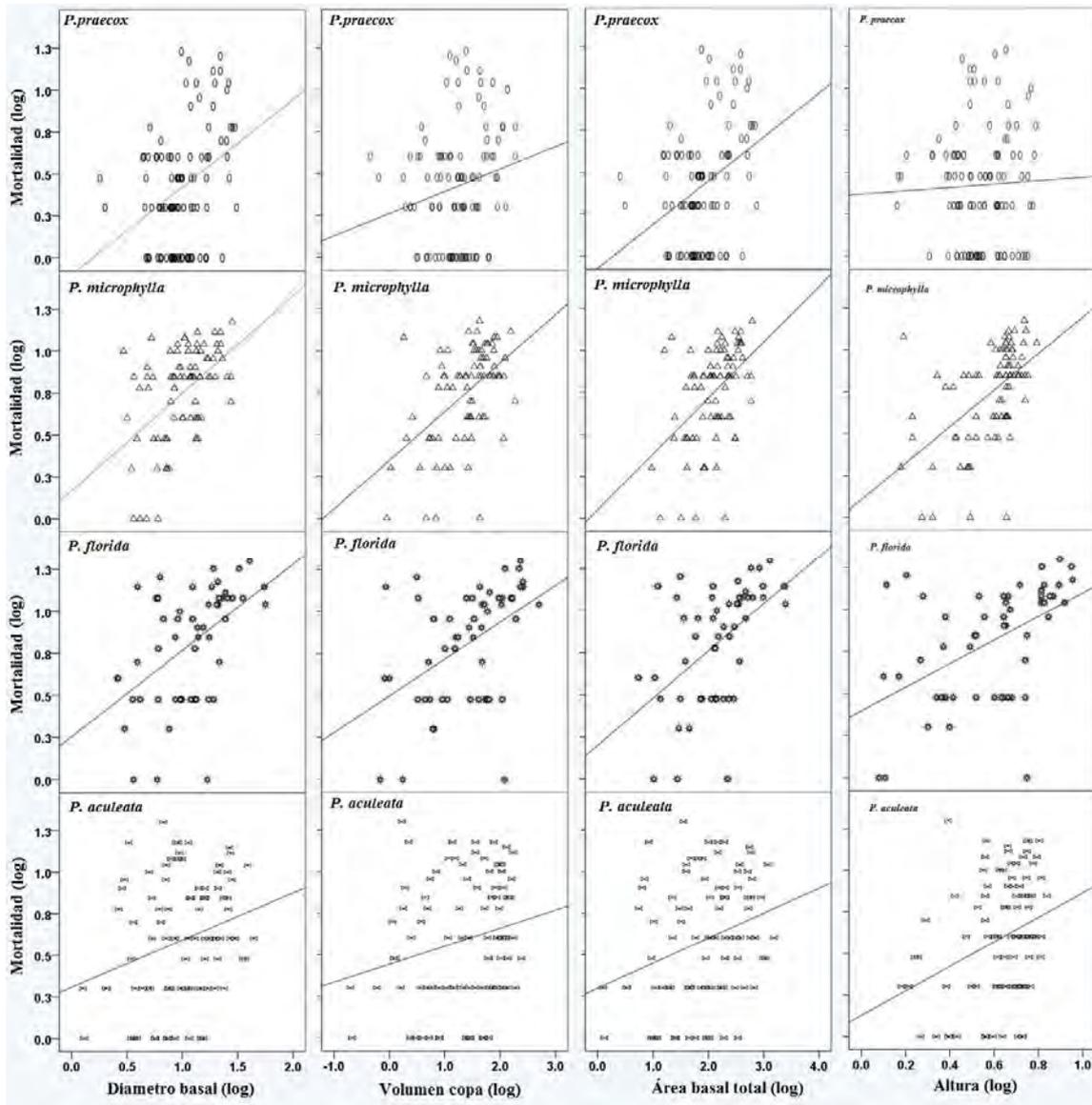
**Figura 3.18.** Relación entre la humedad gravimétrica del suelo y la MT (promedio  $\pm$  error estándar) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo.  $\blacklozenge$  Mayo (época de secas) y,  $\diamond$  agosto (época de lluvias). Pp, *P. praecox*; Pm, *P. microphylla*; Pf, *P. florida*; Pa, *P. aculeata*. La línea punteada indica la tendencia visual entre especies.

### Morfología de los árboles y mortalidad

En general, los coeficientes de correlación entre las variables de tamaño de los árboles y la mortalidad de ramas son muy bajos (anexo, cuadro 5.2). *P. microphylla* es la única especie que presenta una relación significativa de la mortalidad de ramas de 1° orden con la morfometría (anexo, cuadro 5.2). Se observa que las relaciones significativas se incrementan y se hacen más estrechas al aumentar el orden de ramificación, pero esto se pierde para el caso de las ramillas.

Se observa una correlación importante entre la mortalidad en ramas de  $>2$  cm de diámetro ( $MR_{>2cm\varnothing}$ ) y la morfometría (anexo, cuadro 5.3).

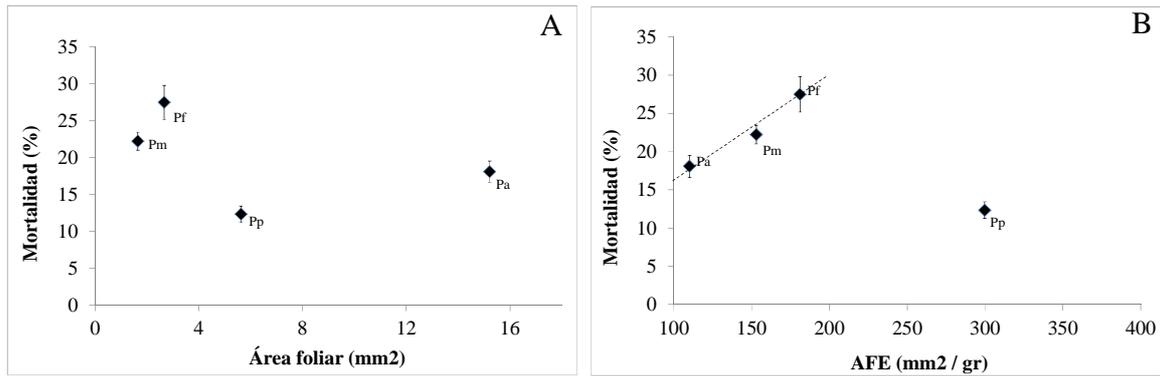
La Fig. 3.19 muestra correlaciones log-log entre las variables morfométricas y la mortalidad total (MT) de las cuatro especies de *Parkinsonia*. En todos los casos, los coeficientes de correlación son positivos y se encontró que hay diferencias significativas entre las especies, siendo similares las pendientes de las correlaciones de *P. microphylla* y *P. florida*. En el caso de *P. aculeata*, el valor de la pendiente de todas las correlaciones fue la menor de las cuatro especies (excepto la correlación entre la mortalidad y la altura; anexo, cuadro 5.1).



**Figura 3.19.** Regresiones lineales log-log entre los elementos de la morfología y la MT de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo.  $\circ$  *P. praecox*,  $\triangle$  *P. microphylla*,  $\ast$  *P. florida*,  $\blacktriangleright$  *P. aculeata*.

### Área foliar y mortalidad

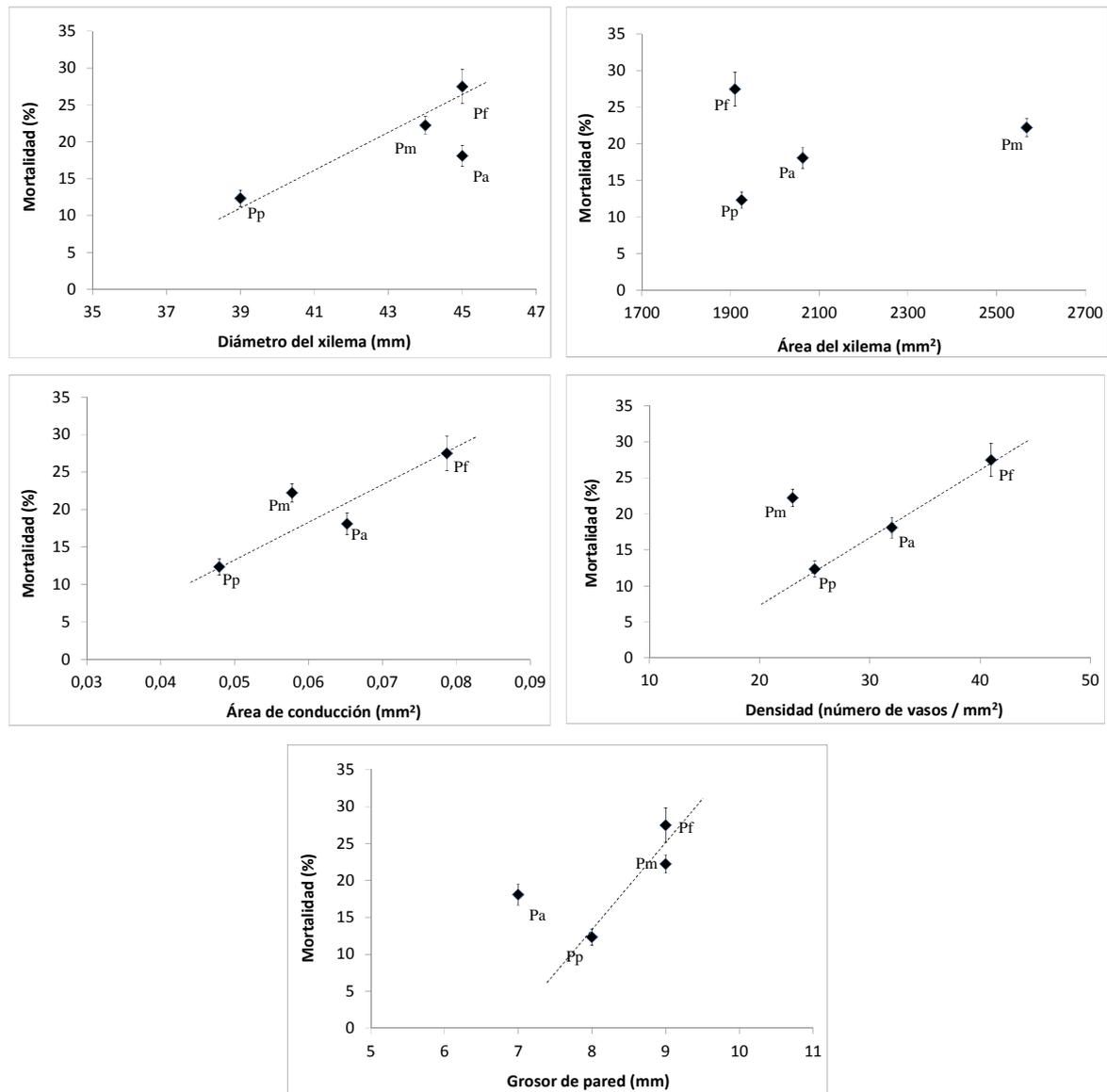
La relación entre el área foliar y la MT muestra que *P. florida* y *P. microphylla* presentan una MT alta y un área foliar baja (Fig. 3.20). De las cuatro especies, *P. praecox* presenta la mortalidad más baja y un área foliar intermedia. *P. aculeata* se separa de las demás especies, pues presenta el área foliar más grande y una mortalidad intermedia. En cuanto al área foliar específica de las especies (AFE), tres de las especies, *P. aculeata*, *P. microphylla* y *P. florida*, se encuentran agrupadas con una mortalidad mayor y valores de AFE más bajos que los valores presentados por *P. praecox* (Fig 3.20).



**Fig. 3.20.** Relación del área foliar y el área foliar específica (AFE, promedio  $\pm$  error estándar) con MT de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo. A) Área foliar y, B) área foliar específica. Pp, *P. praecox*; Pm, *P. microphylla*; Pf, *P. florida*; Pa, *P. aculeata*. La línea punteada indica la tendencia visual entre especies.

### Anatomía del xilema y mortalidad

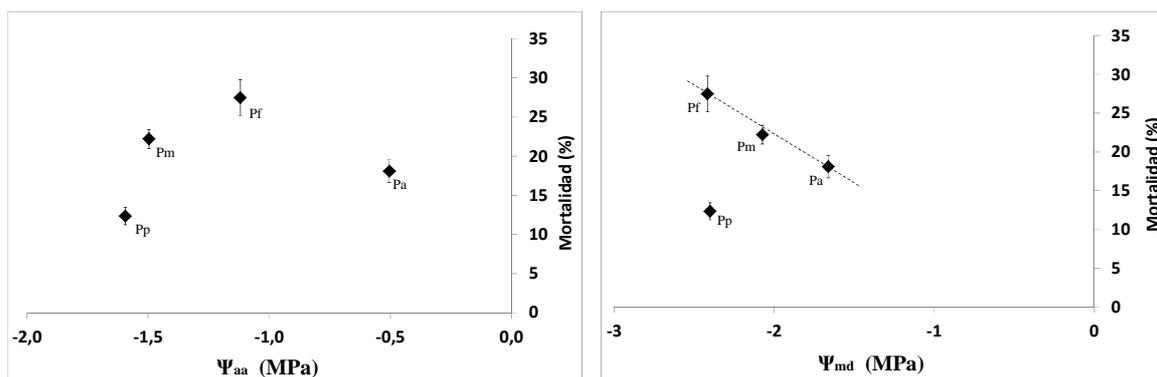
En la Fig. 3.21 se muestra que existe una tendencia visual entre los valores promedio por especie de algunos componentes de la anatomía del xilema y la MT. En cuanto al diámetro de los vasos del xilema *P. praecox* presenta los vasos más angostos y la MT más baja (Fig. 3.21A). Se observa una relación lineal positiva entre estas dos variables, en la cual *P. aculeata* presenta una mortalidad menor que la esperada por el tamaño de sus vasos, debido a la humedad relativa alta del sitio donde se desarrolla. El área del xilema muestra a las especies en dos grupos *P. aculeata*, *P. praecox* y *P. florida*, pero está última con la mayor mortalidad total. *P. microphylla* se separa presentando los vasos más grandes, pero un porcentaje de mortalidad similar a *P. florida* y *P. aculeata* (Fig. 3.21B). Respecto a la relación entre la mortalidad y el área de conducción de los vasos (Fig. 3.21C) se observa una relación lineal positiva donde las especies se separan estando en los extremos *P. praecox* (menor área de conducción y MT) y *P. florida* (mayor área de conducción y MT). Entre la densidad de vasos y la mortalidad total también se muestra una relación lineal positiva (Fig. 3.21D). Sin embargo, *P. microphylla* presenta una mortalidad mayor a la esperada por la densidad de vasos (que es similar a *P. praecox*). Por último, en cuanto al grosor de la pared de los vasos del xilema *P. florida* y *P. microphylla* son similares con una elevada MT. Aunque *P. praecox* presenta un valor de grosor de pared similar a *P. microphylla*, esta última presenta la menor MT. *P. aculeata* presenta el menor grosor de pared, pero su valor de MT es similar a *P. microphylla*.



**Figura 3.21.** Relación entre las características anatómicas de los vasos del xilema y la MT de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo (Promedio  $\pm$  error estándar). A) Diámetro de los vasos, B) área de los vasos, C) área de conducción por mm<sup>2</sup>, D) densidad de vasos, y E) grosor de pared de los vasos. Pp, *P. praecox*; Pm, *P. microphylla*; Pf, *P. florida*; Pa, *P. aculeata*. Las líneas punteadas indican la tendencia visual entre especies.

### Potencial hídrico y mortalidad

La relación entre la MT y el potencial hídrico antes del amanecer  $\Psi_{aa}$  muestra que aunque las diferencias en la mortalidad entre las especies fueron significativas, existe una similitud en los valores del potencial hídrico promedio de las cuatro especies. El  $\Psi_{md}$  muestra una tendencia positiva entre el potencial hídrico al medio día (valores más negativos) y el porcentaje de mortalidad total, excepto en *P. praecox* que presenta un  $\Psi_{md}$  y la mortalidad más bajos (Fig. 3.22).



**Figura 3.22.** Relación entre el potencial hídrico (Promedio  $\pm$  error estándar) y la MT de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo. A) Potencial hídrico antes del amanecer y, B) al medio día. Pp, *P. praecox*; Pm, *P. microphylla*; Pf, *P. florida*; Pa, *P. aculeata*. La línea punteada indica la tendencia visual entre las especies.

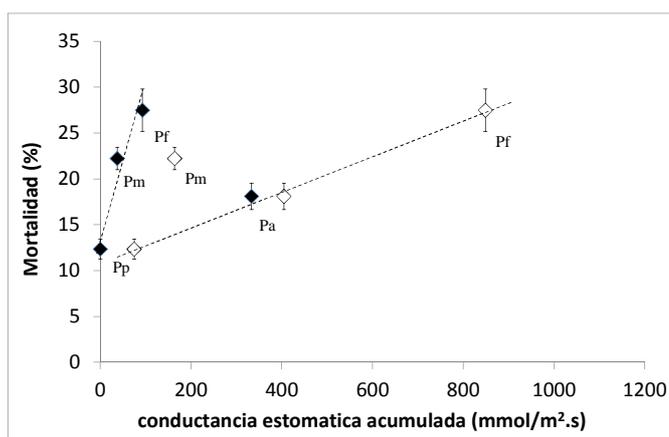
**Cuadro 3.2.** Relación entre el potencial hídrico y la MT de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo.

Potencial Hídrico	Especie	Rango (MPa)	Mortalidad (%)	Mes en que se registró el mínimo $\Psi_x$
$\Psi_{aa}$	<i>P. praecox</i>	-0.47 a -3.13	12.34	agosto
	<i>P. microphylla</i>	-0.85 a -1.84	22.22	septiembre
	<i>P. florida</i>	-0.16 a -2.46	27.48	mayo
	<i>P. aculeata</i>	-0.07 a -1.04	18.09	agosto
$\Psi_{md}$	<i>P. praecox</i>	-0.71 a -3.78	12.34	agosto
	<i>P. microphylla</i>	-1.68 a -2.49	22.22	agosto
	<i>P. florida</i>	-1.95 a -3.00	27.48	agosto
	<i>P. aculeata</i>	-0.48 a -2.29	18.09	marzo
$\Psi_{aa} - \Psi_{md}$	<i>P. praecox</i>	-0.35 a -2.73	12.34	septiembre
	<i>P. microphylla</i>	-0.17 a -1.41	22.22	marzo
	<i>P. florida</i>	-0.15 a -1.95	27.48	marzo
	<i>P. aculeata</i>	-0.41 a -2.07	18.09	marzo

En el cuadro 3.2. se observa que los potenciales hídricos más bajos se presentan en *P. praecox*, que además presenta el porcentaje de mortalidad de ramas más baja. *P. aculeata* presenta los valores de potencial hídrico antes del amanecer y al medio día más altos y representa el segundo escalón de mortalidad de ramas después de *P. praecox*. *P. florida* que tiene la mayor mortalidad presenta potenciales hídricos más bajos que *P. aculeata* y *P. microphylla*. Los valores de potencial hídrico más bajos para las cuatro especies se presentan en la época de lluvias, excepto para *P. florida* antes del amanecer, cuyo potencial más bajo se registró en mayo y el de *P. aculeata* al medio día se observa en marzo. En cuanto a la diferencia entre los potenciales  $\Psi_{aa}$  y  $\Psi_{md}$ , se observa que los valores más bajos se presentan en época de lluvias (septiembre y marzo).

### Conductancia estomática y mortalidad

*P. praecox* presenta el menor valor de gs acumulado durante de la época de secas (nulo, por la pérdida de sus hojas) y el valor más bajo de mortalidad total (MT; Fig. 3.23). *P. microphylla* y *P. florida* tienen mayor gs acumulado y MT. *P. aculeata* presenta el valor más alto de gs acumulado, más de tres veces el valor de *P. florida*, pero la MT entre ellas es similar. Durante la época de lluvias (Fig. 3.23) se observa una relación positiva entre la gs acumulada y la MT, excepto *P. microphylla* que presenta una mortalidad mayor a la esperada por la relación lineal.



**Figura 3.23.** Relación entre la mortalidad total de ramas y la conductancia estomática (gs) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo (Promedio  $\pm$  error estándar). a)  $\blacklozenge$  mayo (época de secas) y, b)  $\diamond$  agosto (época de lluvias). Pp, *P. praecox*; Pm, *P. microphylla*; Pf, *P. florida*; Pa, *P. aculeata*. Las líneas punteadas indican la tendencia visual de las especies para ambos meses.

### Presencia de *Phoradendron californicum* y mortalidad

Sólo en el caso de *P. praecox* se encontró una asociación entre la mortalidad de ramas y la presencia de *P. californicum*. Las ramas del tercer y cuarto orden muestran una correlación significativa con la frecuencia de aparición de esta planta parásita (Cuadro 3.3). Existe una correlación significativa con la  $MR_{>2cm\emptyset}$ . La correlación con la MT muestra una  $R^2$  de 0.226. Aunque es posible que exista esta misma asociación en las demás especies, en la muestra no se encontraron individuos parasitados por esta especie.

**Cuadro 3.3.** Coeficientes de determinación entre la presencia y frecuencia de individuos de *P. californicum* y la mortalidad de ramas de *P. praecox* (correlaciones de Pearson,  $P < 0.05$ ; NS, correlación no significativa).

Variables	<i>P. praecox</i>
Porcentaje de ramas 1 <sup>rias</sup>	NS
Porcentaje de ramas 2 <sup>rias</sup>	NS
Cantidad de plantas parasitas	0.293
Porcentaje de ramas 3 <sup>rias</sup>	0.216
Porcentaje de ramas 4 <sup>rias</sup>	NS
<i>Phoradendron</i> por individuo de <i>P. praecox</i> .	NS
Porcentaje de ramillas	0.240
Cantidad de ramas >2cm Ø	0.211
Diámetro promedio de ramas >2cm Ø	0.226
Porcentaje de mortalidad total	0.226

### 3.5. Discusión

El aumento en la frecuencia de las sequías y la probabilidad de que en el futuro aumenten su intensidad en muchas regiones del planeta, ha generado un interés especial entre los ecofisiólogos por comprender los mecanismos y estrategias que utilizan las plantas para enfrentar los periodos de sequía y cómo esto puede afectar la mortalidad de ramas o de individuos completos. Estas a la vez, pueden modificar la estructura de las comunidades, los servicios ecosistémicos o incluso cambiar el clima local y regional (Zeppel et al., 2011).

Las especies de plantas muestran diversos mecanismos para enfrentar los periodos de sequía, el tiempo e intensidad en el que se desarrollan difiere entre éstas (Zeppel et al., 2011). El presente estudio muestra que las cuatro especies del género *Parkinsonia* presentan una mortalidad de ramas que puede ser episódica y recurrente durante los periodos de sequía, como se demostró para *P. microphylla* en el sur de Arizona (Bowers y Turner, 2001; Bowers, 2005). Estas especies se distinguen entre sí por rasgos característicos de su morfología y morfometría; sin embargo las diferencias entre estas especies van más allá de la estructura externa, encontrando una variación entre ellas a nivel metabólico y anatómico. Esto se esperaba, ya que, aunque las especies coexisten a lo largo de su distribución geográfica en Sonora, se encuentran segregadas ocupando hábitats muy específicos dentro un mismo sitio. Esto explica las diferencias observadas en la respuesta a la sequía (estacionalidad de la precipitación) y por consiguiente, en la mortalidad dinámica y acumulada de ramas.

El estudio demostró que los mecanismos que actúan para resistir la sequía (morfología de la planta y de sus hojas, control estomático, anatomía del xilema y la mortalidad de ramas) y la intensidad y rapidez con que actúan difieren entre las especies, pero en general se presentan como se describe a continuación. Las características morfológicas tales como árboles más pequeños, copas más estrechas, abiertas y poco exuberantes son evidentes conforme el sitio es más árido, relación similar a lo que encontraron Martínez y López-Portillo en el 2003 en su estudio con *Prosopis glandulosa* donde observaron estas mismas variaciones en un gradiente topográfico con diferencias en la disponibilidad de agua.

El control estomático (Vilagrosa et al., 2003) aumenta con el estrés hídrico y se activa por la producción del ácido abscísico (ABA) por parte de las raíces, por la disminución de la humedad del

suelo (Assmann y Shimazaki, 1999). Por otro lado, una disminución en el área de la hoja y en el AFE que se relacionan con una alta eficiencia en el uso del agua, representa una adaptación a la sequía, como lo mencionan Westoby y Wright (2003) al estudiar la variación en el tamaño de la hoja y el AFE en varias especies del desierto, cerca de Sidney, Australia. La abscisión foliar se presentó como una adaptación a la sequía para disminuir la demanda de agua (Arndt et al., 2001).

Barajas- Morales (1985) menciona que el comportamiento en la anatomía del xilema, es construir vasos más estrechos, con paredes más gruesas y en algunos casos menos abundantes en plantas que se desarrollan en sitios con menos disponibilidad de agua; como lo menciona en su estudio comparativo entre especies de Chamela y los Tuxtlas, donde encontró que las especies de la estación de Chamela presentan un promedio de vasos más estrechos y con paredes más gruesas que los que presentan las especies de los Tuxtlas donde la precipitación es casi siete veces mayor. En este estudio aunque las especies se encuentran en la misma localidad, debido a las características edáficas la humedad disponible del suelo es diferente para cada población-especie, encontrando que los vasos más estrechos se encontraron en *P. microphylla* cuya humedad del suelo es más baja debido a la pendiente, aunque también presenta los más amplios como se detalla más adelante. *P. praecox* y *P. microphylla* que se desarrollan en sitios con menos disponibilidad de humedad en el suelo también presenta una densidad menor de vasos a *P. florida* y *P. aculeata* que se crecen en sitios con mayor humedad.

Todos estos rasgos además quedan limitados por la plasticidad de cada especie. Lo anterior genera una diferencia en el potencial hídrico entre las especies que, a su vez, influye en la mortalidad de ramas. Al respecto Maherali (2002) reporta que poblaciones de *Pinus ponderosa* desarrollándose en diversas regiones de EUA con precipitación diferente muestran una variación en el crecimiento, en la asignación de biomasa y en la arquitectura hidráulica. Otro factor importante que influye en la respuesta de las plantas a la sequía es la edad y el vigor de los individuos, como lo mencionan Vilagrosa et al (2003) y Rice (2004), quienes reportan que diferencias en la vulnerabilidad del xilema entre especies puede tener importantes implicaciones para la supervivencia de los adultos por una compleja interacción entre la lluvia local, las características del suelo y la competencia interespecífica. Estas diferencias pueden ser más críticas para el reclutamiento de individuos jóvenes que tienen menos acceso a reservas de agua profundas en el suelo por un sistema radicular pequeño. Esto mismo se observó en las especies aquí estudiadas, donde los individuos más viejos presentaron un mayor porcentaje de mortalidad de ramas y el reclutamiento reciente de individuos jóvenes es bajo.

Comprender los mecanismos de las plantas en respuesta a los periodos de sequía en esta región que se caracteriza por presentar variaciones importantes en la precipitación entre cada año, es de suma importancia para poder distinguir aquellas especies más vulnerables que logran resistir, tolerar o evitar de manera más eficiente la sequía. Durante el estudio, en las localidades donde se encuentran las especies de *Parkinsonia* se observó que algunos otros árboles como mezquites, palo fierro y burseras presentaban clara evidencia de “dieback” lo que es indicativo de lo recurrente que puede ser este proceso en algunas especies. En el presente estudio, *P. praecox* se podría considerar una especie con los mecanismos más adaptados a la sequía, presentando un bajo porcentaje de ramas muertas, mientras que *P. florida* presenta mecanismos más desarrollados para el crecimiento y absorción de agua que para la resistencia a la sequía, reflejado en el mayor porcentaje de mortalidad de ramas. Los mecanismos de *P. aculeata* tienen una tendencia similar a los de *P. florida*, pero debido a que habita en sitios con una elevada humedad del suelo, se encuentra bajo un estrés hídrico de bajo a moderado. *P. microphylla* mostró características más adaptadas a la sequía, pero al desarrollarse en el hábitat más seco presentó una mayor mortalidad de ramas que la esperada. Cada

una de estas especies también mostró diferencias entre variables asociadas con resistir la sequía, lo que en parte explica las diferencias en los valores observados de mortalidad de ramas. Para comprender mejor cada caso, se abordan a continuación por especie los diferentes factores que podrían contribuir a la variación en la mortalidad de las ramas entre especies.

*P. florida* está representada por individuos de gran tamaño, con troncos gruesos, algunos de estos son los más altos de las cuatro poblaciones, y con copas muy amplias, tanto en volumen como en cobertura. Esto sugiere una mayor demanda de agua, que es cubierta gracias a vasos no más amplios, pero sí más numerosos, que conforman la mayor área de conducción de las cuatro especies. El no presentar vasos más amplios para la conducción de agua, puede ser una estrategia para resistir la sequía, pues como ya se mencionó vasos más amplios implican mayor vulnerabilidad a la cavitación (Kolb y Davis, 1994; Kondoh et al., 2006) afectando de forma directa la mortalidad de ramas, lo cual ubicaría a los árboles de esta especie en un riesgo mayor de supervivencia al desarrollarse en ambientes con sequías impredecibles como las presentes en el Desierto Sonorense. Por otro lado, son árboles con el mayor crecimiento vertical por unidad de engrosamiento del tronco, lo que genera su gran altura y por eso se encuentra el mayor rango de distribución de diámetros basales. Para poder mantener la demanda hídrica y a su vez resistir la sequía, además de presentar más vasos, sin incrementar su diámetro, mantiene una fuerte regulación estomática que permite mantener altos valores de  $g_s$  en época de lluvias y poder disminuirlos hasta casi el 90% durante la sequía (más que las demás especies). Durante la sequía esta especie presentó el  $\Psi_{aa}$  más bajo, pero a su vez experimenta el menor aumento en la tensión hídrica hacia el mediodía; esto se debe a la fuerte regulación estomática, descendiendo los valores a 50% a las 10:00 h y 75% a las 12:00 h (cuando es mayor la pérdida de agua por transpiración) que el máximo registrado (6:00 h). Durante la época de lluvias se registró el  $\Psi_{md}$  más bajo debido, en gran parte, a la elevada  $g_s$  que aumenta la tensión en el xilema. La elevada mortalidad de ramas en esta especie se debe a un desequilibrio entre la gran demanda hídrica y la resistencia a la sequía. Las características descritas le permiten a esta especie crecer más que las otras, pero con un alto costo de mortalidad de ramas.

*P. microphylla* ocupa el siguiente lugar de mortalidad de ramas y está representada por árboles con un alto grado de ramificación y porque la gran mayoría de sus ramas son muy delgadas. En esta especie la ramificación del tronco inicia muy cerca del suelo y desde o cerca de este punto comienza la estructura de la copa. Incluso, en varios individuos la ramificación se encuentra por debajo del suelo, presentando varios troncos basales, aumentando el área basal total (Martínez y López-Portillo, 2003). Estas características asociadas al hábitat más seco dentro de la zona de estudio confieren a los individuos de esta especie una ventaja para enfrentar la sequía al presentar un área de absorción de agua más amplia, por el incremento en el área de conducción y la potencialidad de incrementar su sistema radicular. El alto grado de ramificación permite a los árboles de esta especie soportar altos niveles de dieback sin comprometer a los individuos (debido a la naturaleza fragmentaria como lo mencionan Davis et al en el 2002). Otras características importantes de resistencia a la sequía son 1) la presencia de hojas y folíolos muy pequeños (sólo similares a *P. florida*; Westoby y Wright, 2003). 2) El rango más amplio de diámetros de los vasos del xilema (los más estrechos y también los más amplios de las cuatro especies), le permite tener vasos para mantener una elevada tasa de conducción hídrica durante la época de lluvias (la cual debe ser muy eficiente pues el tiempo de retención de humedad es corto en suelos arenosos con elevada pendiente) y vasos con mayor resistencia hídrica durante la sequía. 3) Una baja  $g_s$  durante ambas épocas (secas y lluvias) que probablemente responde a la baja humedad del suelo. Esta especie presenta el rango de variación del  $\Psi_x$  más estrecho y, junto con su baja tasa de  $g_s$ , la ubican como una especie isohídrica. Según predicciones de McDowell et al (2008), la mortalidad de este tipo de especies es

particularmente probable durante las sequías prolongadas de intensidad intermedia. Contrario a lo esperado, el dieback en *P. microphylla* resultó ser muy recurrente; sin embargo, esta estrategia permite reducir la biomasa y la demanda hídrica.

Contrario a *P. microphylla*, *P. aculeata* está representada por individuos que en su mayoría sólo tienen un tronco basal y sus copas inician muy distantes del suelo. Presenta copas amplias y muy frondosas (rasgo que le permite una mejor retención de agua; [Levitt, 1980](#); [Landis, 1989](#)), los troncos de algunos individuos son muy gruesos. Sus hojas son las más grandes pero también las más gruesas (con un AFE baja, similar en *P. aculeata* y *P. florida*). A excepción del AFE, estas características morfológicas se atribuyen a la elevada disponibilidad de agua donde se desarrolla esta especie, permitiéndole utilizar una estrategia de planta “gastadora”; por lo que se espera tenga altas tasas de fotosíntesis y de crecimiento además de un sistema radicular amplio. Como lo menciona [Levitt \(1980\)](#) esta estrategia sólo se puede mantener por cortos y moderados periodos de sequía, después se convierten en plantas ahorradoras, pues podrían poner en riesgo su supervivencia. El bajo valor de AFE permite una mayor acumulación de agua a este nivel, además de que las hojas se mantienen ([Westoby Wright, 2003](#); [Warren et al, 2005](#)) aun durante la sequía y puedan generar altos niveles de gs que, junto con bajos cocientes crecimiento en altura: crecimiento en diámetro del tronco, permiten mantener la alta demanda hídrica de estos árboles. La elevada pendiente en la relación entre la altura y la amplitud de la copa permite desarrollar copas tan grandes y frondosas. La humedad del suelo durante la época de lluvias fue intermedia; sin embargo, se esperaba que a mayor profundidad la humedad relativa alta permaneciera por algunos meses, lo que se confirma por los altos  $\Psi_{aa}$  durante los cuatro meses. *P. aculeata* presenta las paredes de los vasos del xilema más delgadas pero con una variación muy grande, encontrando algunos vasos con paredes tan gruesas como las demás especies. Estos vasos de paredes gruesas seguramente son el resultado de los periodos de sequía ([Barajas-Morales, 1985](#)). Debido al bajo estrés hídrico presenta una relativa elevada conductancia estomática con un pobre control estomático (encontrando valores muy parecidos entre la época de secas y de lluvias). En condiciones de mayor estrés hídrico se esperaría un mayor porcentaje de ramas muertas y algunos o varios individuos muertos. Debido al sitio donde se desarrolla y no a sus mecanismos de resistencia a la sequía esta especie presenta un porcentaje de mortalidad de ramas más bajo de lo esperado.

*P. praecox* presentó el menor porcentaje de mortalidad. Sus árboles son característicamente de porte bajo, con copas pequeñas y poco frondosas. La estrategia más evidente de esta especie para resistir la sequía es la abscisión temprana y total de sus hojas durante la época de sequía (relacionado con un valor alto de AFE), reduciendo la demanda de agua ([Kondoh et al., 2006](#)). La pendiente de la correlación entre el diámetro del tronco y la altura total de los árboles es la más baja de las cuatro especies, lo que indica una forma más redondeada. Sus vasos son los más angostos y aunque en promedio el grosor de la pared no es alto, las paredes más gruesas se encuentran en esta especie; estos rasgos anatómicos le permiten a las plantas soportar potenciales hídricos muy bajos, tal como lo menciona [Barajas-Morales \(1985\)](#). La gs para esta especie fue la más baja, debido al alto grado de estrés hídrico al que está sometida (el  $\Psi_{md}$  más bajo en mayo y agosto). Es interesante que durante la época de lluvias (agosto) se presentó el  $\Psi_{aa}$  más bajo de las cuatro especies; esto seguramente se debe a que el suelo donde se desarrolla esta población es de textura fina y compactado (probablemente por contribución del ganado que pastorea en esta zona), lo cual limita la infiltración del agua de lluvia. También se observa que el rango de  $\Psi_x$  durante el año de estudio es el más amplio, esto según [McDowell et al. \(2008\)](#) quien la ubica como una especie anisohídrica; estas especies muestran una elevada tolerancia a la sequía, pero están predispuestas a una falla hidráulica debido a que operan con estrechos márgenes de seguridad hidráulicos durante la sequía.

Es interesante señalar que como especie anisohídrica debería tener altas tasas de gs durante la sequía, caso que no fue así. Por otro lado según [Levitt \(1980\)](#) por sus características (abscisión foliar y fuerte control estomático) esta especie también se ubicaría como planta ahorradora. Las características presentes en esta especie la hacen ideal para ocupar sitios áridos, encontrando una menor mortalidad de ramas que la que se esperaría por sus bajos potenciales hídricos al medio día ([Rice et al., 2004](#)).

En un estudio similar, [Poot y Veneklaas \(2013\)](#) analizaron las relaciones hídricas en cuatro especies simpátricas de eucalipto en el suroeste de Australia, encontrando igual que en este trabajo diferencias, que además se reflejaban en la segregación de los hábitats.

Las características aquí mencionadas demuestran por qué estas especies se desarrollan en estas condiciones áridas, eso queda claro para *P. microphylla* y *P. praecox*, pero para comprender mejor por qué especies como *P. aculeata* y *P. florida* que presentan algunas características de plantas gastadoras se encuentran en este sitio, es relevante comparar nuestros resultados con el estudio de [Carlquist y Hockman \(1985\)](#). Ellos estudiaron varias especies del sureste de California encontrando entre ellas a *Cercidium floridum* (*P. florida*), como una de las especies con menor densidad de vasos (35.6 vasos por mm<sup>2</sup>; 41 para este estudio), mientras que el valor promedio para la vegetación de “desert wash” (es normalmente un cauce seco de los desiertos del suroeste americano que fluye sólo después de una significativa lluvia), ambiente particular donde se encuentran *P. florida* y *P. aculeata*, es de 148 vasos por mm<sup>2</sup>, lo que muestra que aún bajo las diferencias entre las especies de *Parkinsonia*, las cuatro presentan vasos angostos en relación con otras especies, lo que les permite una mejor resistencia hídrica. El diámetro fue similar al promedio de 42.2 mm de lumen (para *Parkinsonia* en este trabajo el promedio fue de 43.3 mm). Este valor de diámetro se encuentra por debajo del valor medio entre los vasos más amplios para este estudio de 77.8 mm para especies de bosques, y por arriba de los estrechos vasos de las especies alpinas (diámetro promedio=20.9 µm, las cuales experimentan grandes sequías debido a la baja humedad).

[Pockman y Sperry \(2000\)](#), analizaron a 15 especies en Arizona (310 mm de precipitación y temperatura veraniega mayor a 32°C), entre las que se encuentra *Cercidium microphyllum* (*P. microphylla*), la cual presentó un potencial hídrico de ~-1.75 MPa en época de secas (abril) y de ~ -2.5 MPa en época de lluvias, ubicándola como una especie de valores medios entre todas las especies estudiadas (datos muy parecidos a los registrados durante este estudio), en un rango que va de ~-0.5 MPa a ~-4 MPa en época de secas y de ~-0.75 MPa a cerca de -10.5 Mpa en época de lluvias. Este estudio demuestra que las especies de *Parkinsonia* presentan estrategias eficaces para enfrentar la sequía, que van desde la abscisión foliar total como en *P. praecox*, hasta estar confinados a sitios con mayor disponibilidad de agua, como *P. aculeata*.

La mortalidad dinámica y la mortalidad de ramas con diámetro mayor a 2 cm confirman los valores obtenidos en la mortalidad acumulada. En la mortalidad dinámica cerca de 90% de las ramillas marcadas de *P. microphylla* y *P. florida* se secaron durante el año, mientras que en las otras dos especies se encontró alrededor del 40% de mortalidad, especialmente considerando que el ciclo en el cual se realizó el estudio representa un periodo de mayor precipitación que el promedio. La pregunta inmediata que surge es ¿por qué estas especies que se encuentran adaptadas a esta región y que ocupan hábitats particulares, presentan una mortalidad de ramas tan elevada? La presencia tan común del dieback de hecho se debe a que es una estrategia muy eficiente para disminuir la biomasa, la transpiración y aumentar el uso eficiente del agua ([Bowers y Turner 2001](#)), lo cual, como ya se mencionó, pone a salvo sistemas vitales de las plantas, alejándolas de un riesgo de muerte total. Esto queda claro al observar que, aún bajo la presencia de una gran cantidad de ramas muertas en las cuatro especies, sólo se registraron dos individuos con mortalidad a nivel del tronco principal

(pertenecientes a *P. aculeata*) y ningún árbol se encontró muerto en las parcelas de estudio. Probablemente también intervinieron factores de predisposición como lo mencionan Ciesla y Donaubauer (1994), en los que se encuentra el aumento de la temperatura (Poot y Veneklaas, 2013), así como la perturbación antrópica, la compactación del suelo por ganado, forrajeo y la apertura de claros. También podrían estar jugando un papel importante los factores de incitación, como los insectos xilófagos que tienen mayor probabilidad de colonizar árboles bajo estrés hídrico (Poot y Veneklaas, 2013), para lo cual se requeriría tomar en consideración estos aspectos en futuros estudios.

La posibilidad de rápidos cambios en el clima durante este siglo pondrá a prueba la habilidad de especies de árboles de larga vida a evolucionar en respuesta a las nuevas presiones de selección y los primeros en verse afectados serán aquellos que viven en el margen de sequía de su distribución (Poot y Veneklaas, 2013). En este contexto, la capacidad de respuesta plástica al ambiente sería importante para la persistencia de una especie, así como para la predicción de las respuestas de la vegetación al clima en el futuro (Maherali et al., 2002).

#### **IV. Mortalidad de ramas de *Parkinsonia microphylla* en dos localidades del desierto sonorense**

La sequía es el mayor factor de estrés ambiental que afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas (Harb et al., 2010), por lo que el entender cómo responden éstas ante el estrés ambiental, es crucial para explicar las diferencias de supervivencia entre las especies. La plasticidad fenotípica es un mecanismo importante para tolerar el estrés abiótico (Chinnusamy et al., 2007) y gracias a la plasticidad fenotípica todas las especies de plantas tienen la capacidad de modificar elementos morfoanatómicos y fisiológicos (Ausubel, 2002) que afectan su supervivencia y reproducción y que son necesarias para la adaptación a las condiciones macro- y microambientales que son generalmente muy variables (Picotte et al., 2007). A nivel de la totalidad de la planta la respuesta a la sequía se manifiesta a través de modificaciones morfológicas, fisiológicas y metabólicas. Entre las respuestas de las plantas ante el déficit hídrico a nivel celular pueden ocurrir daños en las mismas células, mientras que otras respuestas pueden corresponder a procesos de adaptación (Cellier et al., 1998).

Hoy en día se espera que los efectos de la sequía aumenten con el cambio climático global y la creciente escasez de agua, lo que ha generado un creciente interés por comprender más los límites extremos en los que las especies pueden sobrevivir y desarrollarse adecuadamente (Harb et al., 2010). Las plantas pueden adaptarse a los cambios en el régimen de temperatura -así como a otros factores ambientales- a través de la evolución de genotipos con morfologías, historias de vida, características fisiológicas y bioquímicas más apropiadas o por plasticidad (Żróbek, 2012). Las características foliares, incluidas las relativas a la fotosíntesis, tienen respuestas particularmente plásticas. Varias de las respuestas de aclimatación de la hoja se han registrado en muchos niveles, incluido el morfológico. Las plantas desarrollan diversos mecanismos que están implicados en las respuestas a los cambios en sus condiciones de crecimiento, que van desde procesos de desarrollo a largo plazo que afectan la morfología o fisiología de toda la planta o cada una de sus partes (Mishra et al., 2012). De esta manera la plasticidad juega un papel importante en la persistencia de las especies ante los rápidos cambios ambientales que se están sucediendo y que en un futuro podrían incrementarse (Anderson et al., 2012).

Los cambios en las relaciones entre los órganos de las plantas y las características ecofisiológicas puede ser una importante medida de la aclimatación de las plantas a un cambio ambiental. Las especies de plantas tienen diferentes estrategias para la aclimatación. Un entendimiento del efecto de la interacción entre factores multi-abióticos y bióticos sobre el desarrollo de las plantas es crítico para entender el crecimiento, supervivencia y evolución de las plantas en el complejo cambio ambiental del futuro (Song, 2009).

Las respuestas fenotípicas a una variación ambiental temporal son comunes y juegan un papel importante en la adaptación a la variabilidad ambiental (Picotte et al., 2007). De esta forma entender cómo responde una especie en distintas condiciones ambientales, cómo se modifica la arquitectura de la planta (Martínez y López-Portillo, 2003) y cómo varía su metabolismo (conductancia estomática y potencial hídrico), así como la respuesta en el valor de “dieback”, pueden ayudar a entender cómo las especies enfrentan y enfrentarán los cambios naturales y antropogénicos del clima, permitiendo saber, por ejemplo, si su distribución podría sufrir cambios en la amplitud, o si la especie podría estar en un grave riesgo y con ello comprender los posibles cambios en las comunidades y ecosistemas

#### **4.1. Objetivos específicos**

El presente estudio tiene por objetivo comparar los atributos morfológicos y fisiológicos y su relación con la mortalidad parcial (“dieback”) de dos poblaciones de *P. microphylla* ubicadas en localidades de clima contrastante, una de ellas en la Subdivisión Costa Central del Golfo y la otra en la Subdivisión Planicies de Sonora del Desierto Sonorense. Dichas comparaciones se establecerán tomando en cuenta algunos de los factores que se relacionan con la presencia y nivel de “dieback”, en particular, con la forma o arquitectura de las plantas, las características foliares y las relaciones hídricas de las plantas.

#### **4.2. Hipótesis**

Dadas las condiciones de mayor aridez, se espera que la mortalidad de ramas de *P. microphylla* en la población de la Costa Central del Golfo sea mayor que en la población de Planicies de Sonora.

#### **4.3. Métodos**

##### **4.3.1. Caracterización morfológica y fisiológica de las plantas**

Para el análisis comparativo de la morfometría de los árboles y las relaciones alométricas entre caracteres morfológicos y fisiológicos de las dos poblaciones de *P. microphylla*, se eligieron dos localidades del Desierto Sonorense en Sonora central, donde *P. microphylla* es muy abundante: una en la subdivisión Costa Central del Golfo cerca de la línea de costa en Bahía de Kino, y la otra en la subdivisión Planicies de Sonora al poniente de Hermosillo (ver. Fig. 3, apartado 2). El estudio se llevó a cabo de marzo del 2007 a agosto del 2008 y comprendió la selección de las poblaciones, medición de atributos morfo-funcionales y obtención de muestras.

Para esta comparación intra-específica se utilizaron los datos de la población de *P.*

*microphylla* estudiada en el rancho El Chanate descrita en el apartado 3. Para el estudio de la población en la Costa Central del Golfo se delimitó una parcela de 100 x 150 m en la ladera este de uno de los cerros ubicados en la costa del poblado de Kino Nuevo. La elección de los individuos, las mediciones y la obtención de las muestras de esta población se realizaron siguiendo el mismo procedimiento que el utilizado para la población de *P. microphylla* en el rancho El Chanate, excepto que en la población de Bahía de Kino no se realizó el análisis de las características del xilema. Otras diferencias en el procedimiento de registro de variables en el caso de la población de Bahía de Kino son las siguientes:

- 1) Para la medición del potencial hídrico del xilema ( $\Psi_x$ ) se realizaron tres muestreos de campo (marzo, mayo y agosto del 2008) en lugar de cuatro.
- 2) La conductancia estomática (gs) sólo se registró en época de lluvias (9 de agosto) debido a que los árboles son deciduos y se mantienen sin hojas durante la época de sequía.
- 3) Los registros de mortalidad de ramas no incluyen ramas secas mayores que 2 cm de diámetro. Debido al crecimiento arbustivo, las plantas no presentan este tamaño de ramas.

#### **4.3.2. Análisis estadístico**

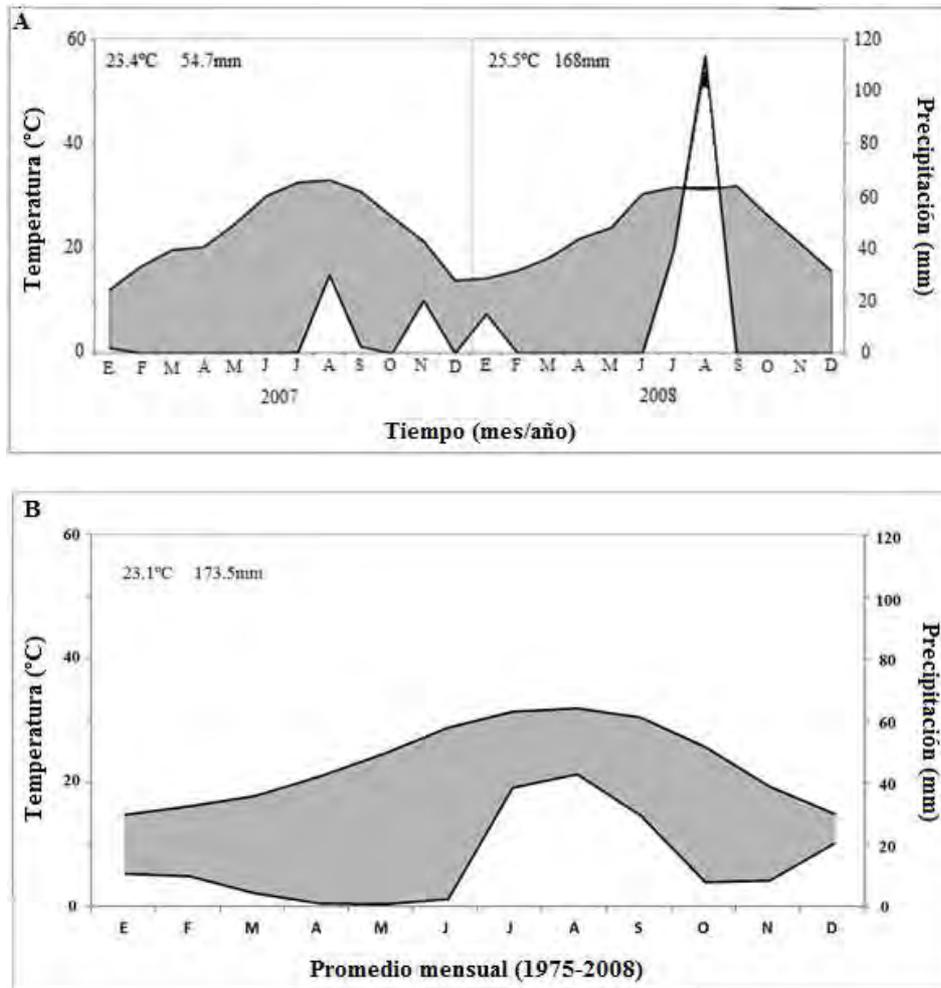
Para el análisis de las relaciones alométricas de los caracteres morfométricos de cada población se utilizaron correlaciones bivariadas de Pearson. Para probar las diferencias en la morfología de las hojas, las relaciones hídricas y las diferencias entre especies en la presencia, grado-nivel y frecuencia de “dieback” entre las dos poblaciones de *P. microphylla*, se utilizó una prueba t de student para dos muestras independientes. Para la comparación en el comportamiento entre pares de variables en las regresiones se realizaron ANCOVAs. Para analizar el efecto y comportamiento de los diferentes factores de respuesta sobre la frecuencia y nivel de “dieback” se realizaron regresiones lineales y correlaciones de Pearson con cada uno de los factores de respuesta estudiados. Para determinar las diferencias en el comportamiento de las pendientes en las correlaciones se realizaron pruebas de Kruskal Wallis para comparar entre las dos poblaciones de *P. microphylla*. Todas las pruebas anteriores se realizaron con el paquete estadístico SPSS 16.0.

### **4.4. Resultados**

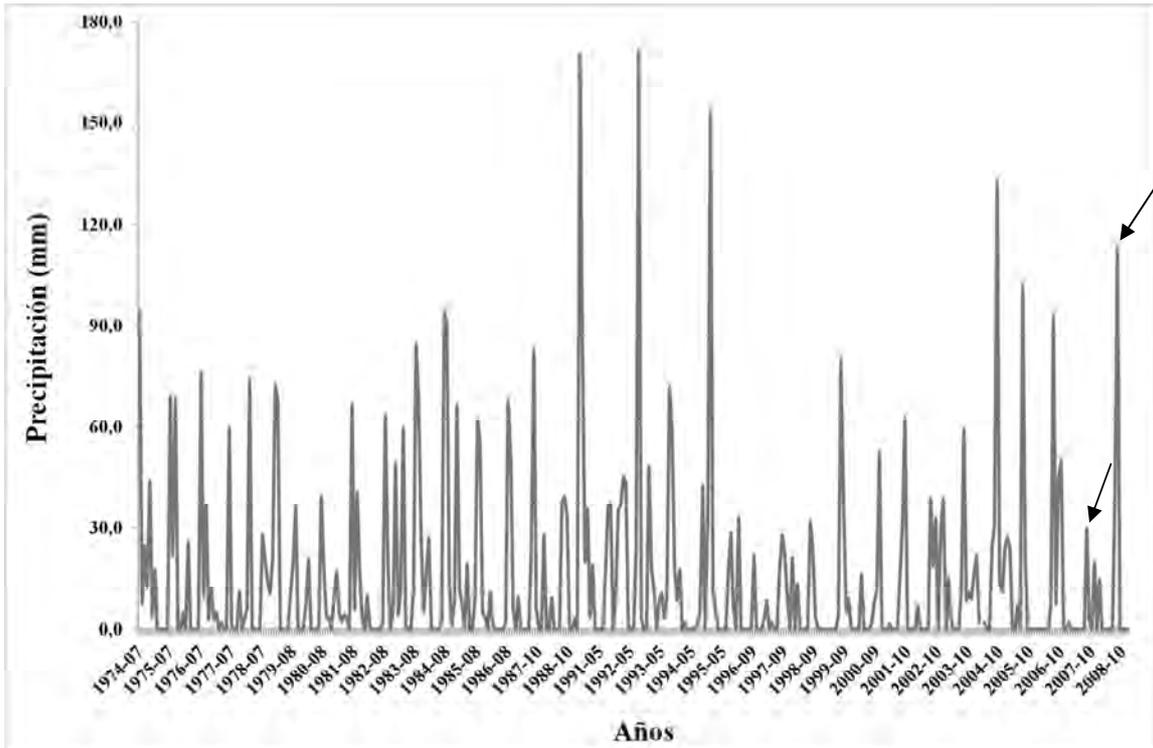
#### **4.4.1. Características ambientales de los sitios de estudio**

En el 2007 fue un año extremadamente seco, con una precipitación apenas del 39% del valor promedio anual, mientras que en el 2008 la precipitación fue ligeramente por arriba del promedio, con una fuerte contribución (65.4 % del total anual) en el mes de agosto (Fig. 4.1). La marcha de la precipitación mensual muestra que los máximos de precipitación se presentan principalmente en julio, agosto y septiembre (Fig. 4.2).

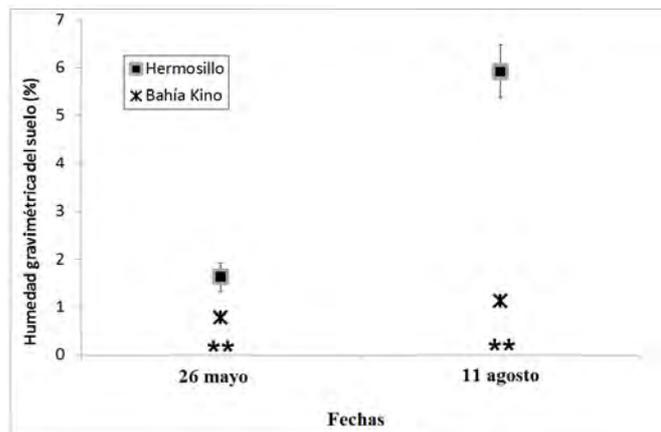
La humedad gravimétrica del suelo (Fig. 4.3) muestra diferencias significativas entre las dos localidades estudiadas. En la población de Bahía de Kino, la humedad del suelo es similar entre ambas épocas (mayo y agosto / sig. 0.202), mientras que en Hermosillo, presenta un aumento de 1.6% en mayo a 5.9% en agosto (sig. 0.017).



**Fig. 4.1.** Diagramas climáticos para Bahía de Kino, Sonora, mostrando la temperatura media y precipitación total mensual (A) del periodo de estudio 2007-2008 (Sistema Meteorológico Nacional, 2010, estación meteorológica 00026179 Bahía de Kino, Sonora, ubicada en la latitud 28°49'44" N. y la longitud 111°57'13" O) y (B) la temperatura media y precipitación total mensual histórica de los años 1975-2008 (Sistema Meteorológico Nacional, 2010, estación meteorológica 00026196 María del Carmen, Sonora, ubicada en la latitud 28°54'13" N y la longitud 111°33'18" O).



**Fig. 4.2.** Comportamiento de la lluvia a lo largo del periodo comprendido entre 1974 a 2008 de María del Carmen, Sonora (Sistema Meteorológico Nacional, 2010, estación meteorológica 00026196 María del Carmen, Sonora, ubicada en la latitud 28°54'13" N y la longitud 111°33'18" O). Las flechas indican los años 2007 y 2008.



**Fig. 4.3.** Humedad gravimétrica del suelo de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar). ■. Hermosillo y ✱ Bahía de Kino. \*\* Se presentan diferencias estadísticas (t de Student;  $P < 0.05$ ).

#### 4.4.2. Atributos morfológicos y fisiológicos de las plantas

##### Morfología de los árboles

Se registraron y midieron un total de 107 individuos de *P. microphylla* en la población del rancho El Chanate en Hermosillo y 108 en la población de Bahía de Kino. En el cuadro 4.1 se observa que todas las variables morfológicas (menos la altura a la 1ª ramificación) muestran diferencias estadísticamente significativas entre las dos poblaciones. Los valores para todas las variables son mayores en la población de Hermosillo. La Fig. 4.5 muestra una falta de reclutamiento reciente en la estructura de edades, esto se observa porque la primera barra de edades es más pequeña de lo esperado para un crecimiento poblacional continuo y estable. Una prueba de Student's muestra diferencias entre las dos poblaciones a nivel de los cuartiles inferior (sig, 0.001) y superior (sig, 0.019).



**Fig. 4.4.** Fotografía de dos ejemplares de *P. microphylla* en la población de Bahía de Kino, donde se puede percibir la estructura arbustiva.

**Cuadro 4.1.** Variables morfológicas de las dos poblaciones de *P. microphylla* (promedio  $\pm$  desviación estándar). Las letras superíndice indican diferencias significativas en todas las variables entre las dos poblaciones (t Student,  $P < 0.05$ ).

Variables	Población	
	Hermosillo	Bahía de Kino
Densidad	106 ind ha <sup>-1</sup>	55.10 ind ha <sup>-1</sup>
Diámetro basal (cm)	11.71 $\pm$ 6.25 <sup>a</sup>	8.20 $\pm$ 3.50 <sup>b</sup>
Troncos basales	1.81 $\pm$ 1.18 <sup>a</sup>	1.01 $\pm$ 0.96 <sup>b</sup>
Altura a la 1ª ramificación (cm)	6.54 $\pm$ 7.71 <sup>a</sup>	5.42 $\pm$ 6.14 <sup>a</sup>
Altura a la copa (m)	0.69 $\pm$ 0.34 <sup>a</sup>	0.16 $\pm$ 0.10 <sup>b</sup>
Profundidad de la copa (m)	3.34 $\pm$ 0.92 <sup>a</sup>	1.54 $\pm$ 0.71 <sup>b</sup>
Altura total (m)	4.03 $\pm$ 1.07 <sup>a</sup>	1.71 $\pm$ 0.72 <sup>b</sup>
Área de la copa (m <sup>2</sup> )	16.20 $\pm$ 12.23 <sup>a</sup>	7.20 $\pm$ 5.92 <sup>b</sup>
Volumen de la copa (m <sup>3</sup> )	40.69 $\pm$ 36.20 <sup>a</sup>	9.36 $\pm$ 10.22 <sup>b</sup>

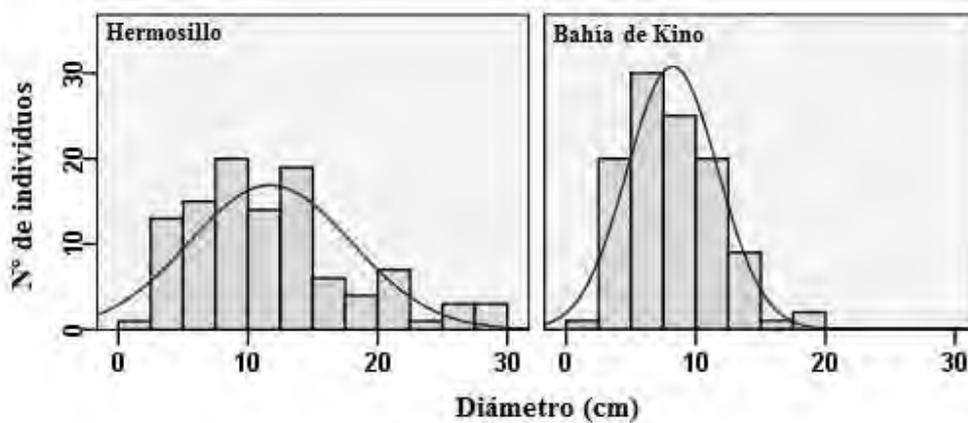


Fig. 4.5. Distribución de clases diamétricas (diámetro basal) de las dos poblaciones de *P. microphylla*.

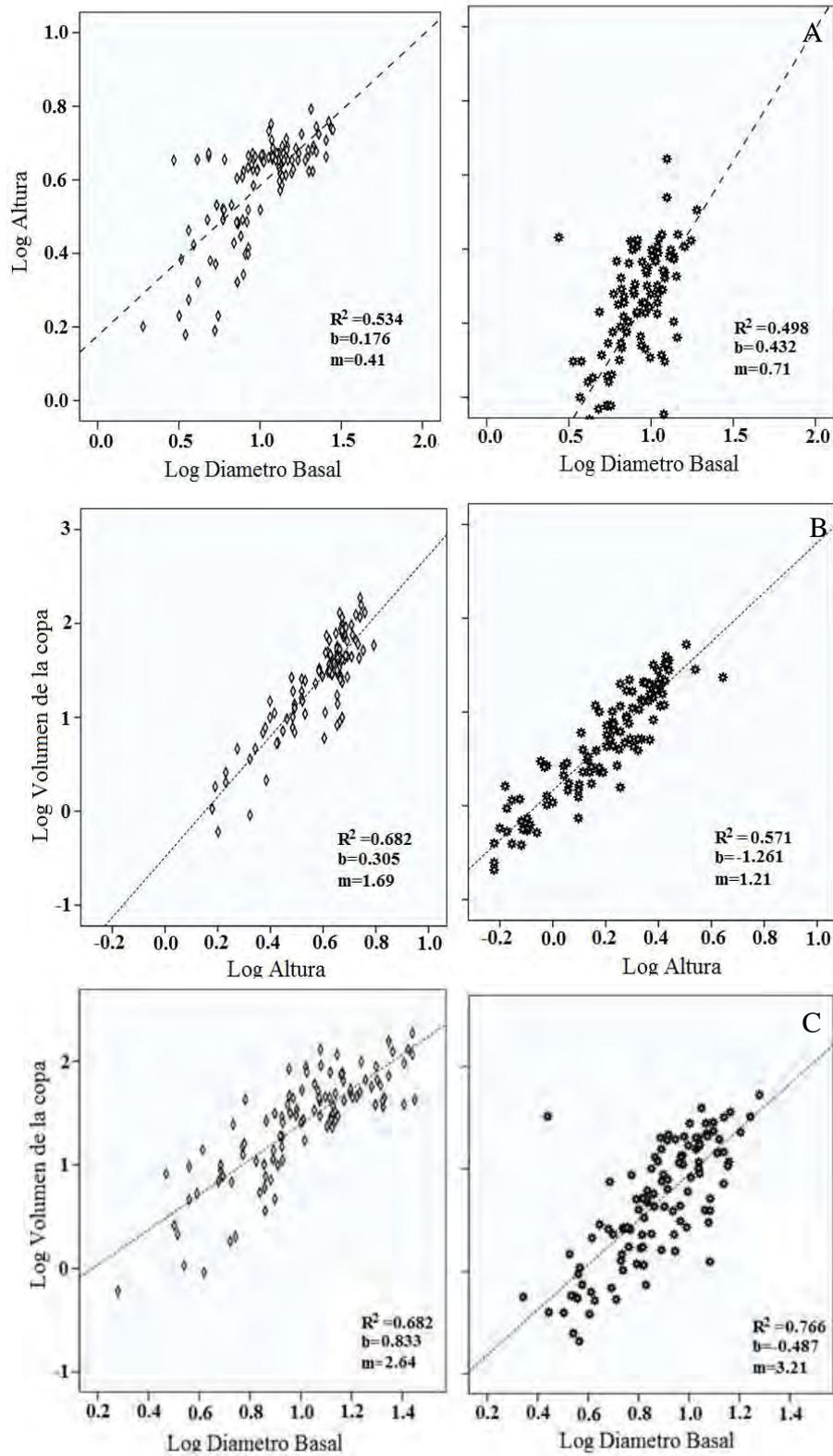
**Cuadro 4.2.** Morfología comparada de las dos poblaciones de *P. microphylla*. Regresiones lineales (log-log).  $R^2$  = coeficiente de determinación, F = Valor calculado de Fisher. En todas las ecuaciones la significancia fue menor que 0.01. DB, Diámetro basal; SAB, Suma de las áreas de todos los troncos basales; A, Altura; A1<sup>r</sup>, altura a la primera ramificación; Ac, área de la copa; Vc, Volumen de la copa.

Especies	Intercepción	Pendiente	$R^2$	F
Log DB vs Log A				
Hermosillo	0.176	0.41 <sup>a</sup>	0.534	118.94
Bahía de Kino	-0.432	0.71 <sup>b</sup>	0.498	105.31
Log DB vs Log VC				
Hermosillo	-0.305	1.69 <sup>b</sup>	0.682	223.47
Bahía de Kino	-1.261	1.21 <sup>a</sup>	0.571	140.95
Log DB vs Log AC				
Hermosillo	-0.204	1.27 <sup>a</sup>	0.662	203.71
Bahía de Kino	-0.546	1.43 <sup>b</sup>	0.523	116.37
Log SAB vs Log A				
Hermosillo	-0.140	0.340 <sup>a</sup>	0.794	207.61
Bahía de Kino	-0.384	0.349 <sup>b</sup>	0.492	102.79
Log SAB vs Log VC				
Hermosillo	-0.907	1.10 <sup>a</sup>	0.808	438.01
Bahía de Kino	-1.122	1.09 <sup>b</sup>	0.569	140.20
Log SAB vs Log AC				
Hermosillo	-0.622	0.81 <sup>a</sup>	0.755	320.32
Bahía de Kino	-0.458	0.705 <sup>a</sup>	0.523	116.43
Log A vs Log AC				
Hermosillo	-0.216	2.19 <sup>a</sup>	0.618	167.96

Bahía de Kino	0.402	1.57 <sup>a</sup>	0.645	192.64
Log A vs Log VC				
Hermosillo	-0.487	3.21 <sup>a</sup>	0.766	340.63
Bahía de Kino	0.163	2.64 <sup>b</sup>	0.833	529.86

En el cuadro 4.2 se presentan las constantes de las relaciones alométricas para las dos poblaciones de *P. microphylla*. Se muestran únicamente las regresiones que resultaron significativas ( $P < 0.01$ ). En la mayoría de las regresiones (excepto en la suma de las áreas basales de los troncos (SAB) vs área de la copa (Ac) y en la altura del individuo (A) vs Ac) se muestran diferencias significativas entre las poblaciones con una pendiente más suave en la mayoría de los casos en Hermosillo. Al sustituir del diámetro basal (DB) por la SAB, los coeficientes de determinación aumentan en la población de Hermosillo, debido al número de troncos basales.

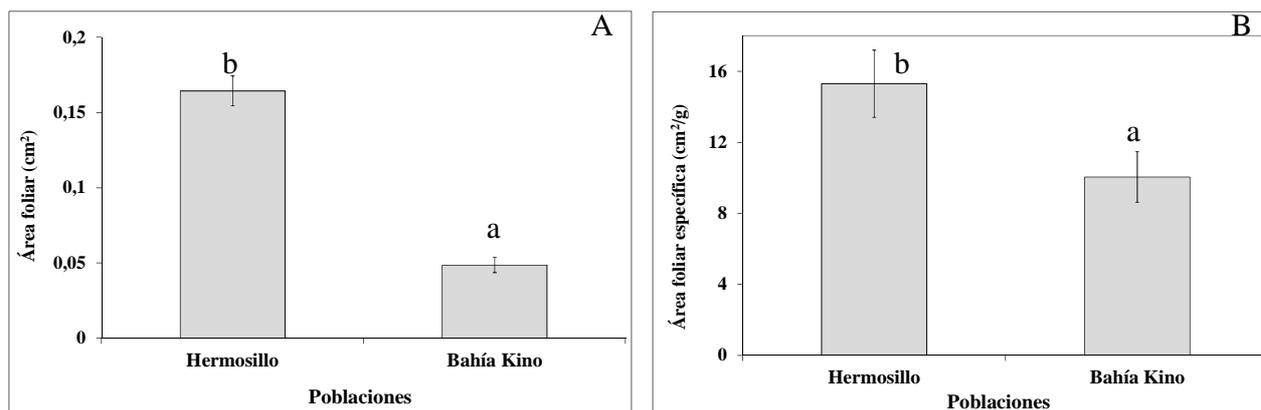
Las correlaciones entre variables morfológicas, directamente relacionadas con el transporte de agua (altura, área basal y volumen de la copa) se muestran en la Fig. 4.6. Se encontró que las pendientes varían entre las poblaciones en los tres pares de variables aquí presentados. En las correlaciones con el diámetro basal (Fig. 4.6A y 4.6C) la pendiente de la población de Bahía de Kino es mayor que la de Hermosillo.



**Fig. 4.6.** Correlaciones lineales (log-log) entre pares de variables morfológicas de las dos poblaciones de *P. microphylla*. A) Diámetro basal y altura, B) altura y volumen de la copa y c) diámetro basal y volumen de la copa.  $\blacklozenge$  Herminosillo,  $\star$  Bahía de Kino.

## Características foliares

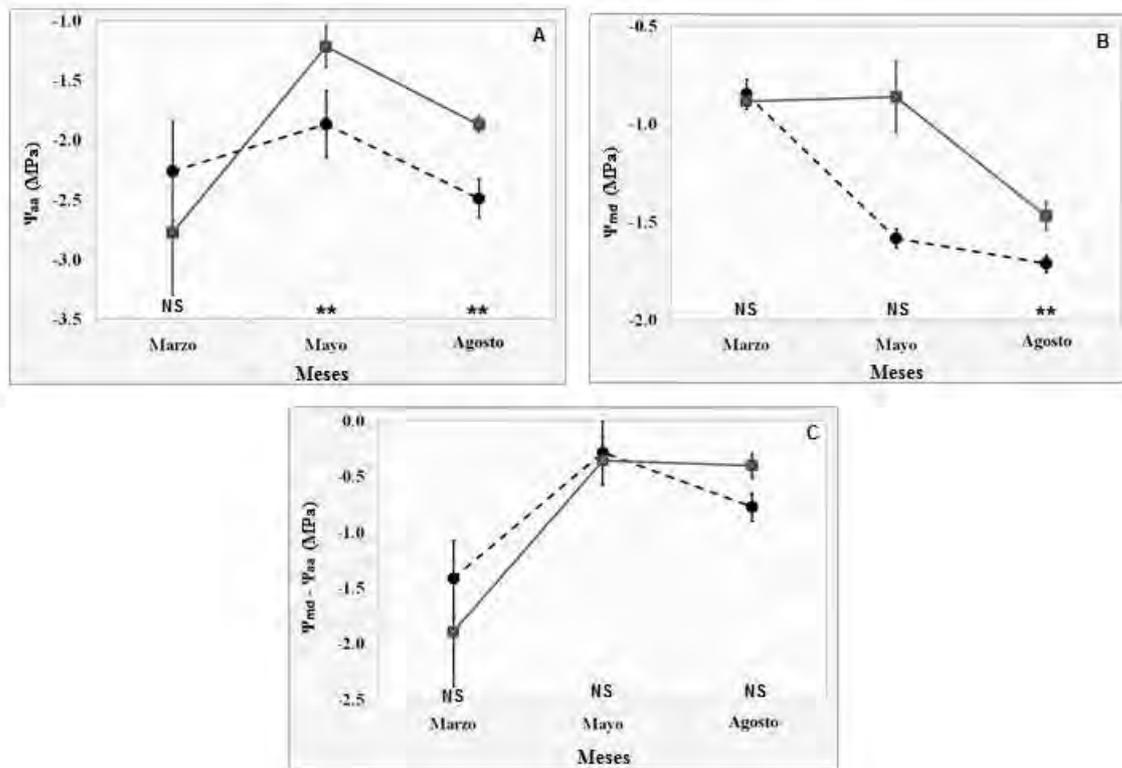
Los valores promedio de área foliar y el área foliar específica (AFE) son menores en la población de Bahía de Kino (t-Student,  $P < 0.05$ ; Fig. 4.7). El área foliar promedio en la población de Hermosillo es 220% mayor que en la población de *P. microphylla* en Bahía de Kino. De igual manera, el AFE promedio fue 53% mayor en la población de Hermosillo, lo que implica hojas significativamente más delgadas que en la población de Bahía de Kino.



**Fig. 4.7.** A. Área foliar y B. área foliar específica de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar). Las letras diferentes sobre las barras indican diferencias estadísticas entre poblaciones (t student,  $P < 0.05$ ).

## Potencial hídrico

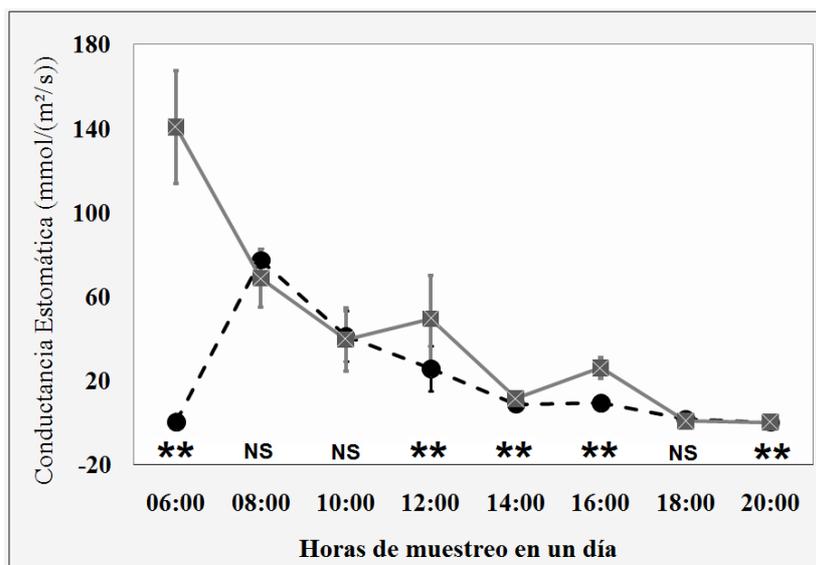
Los potenciales hídricos al amanecer ( $\Psi_{aa}$ ), al medio día ( $\Psi_{md}$ ) y la diferencia entre ambos potenciales ( $\Psi_{md-aa}$ ) en distintas épocas del año se muestran para ambas poblaciones de *P. microphylla* en la Fig. 4.8. Se observan diferencias significativas en mayo en el  $\Psi_{aa}$  y en agosto en el  $\Psi_{aa}$  y  $\Psi_{md}$ . El comportamiento general del potencial hídrico es muy parecido entre las dos poblaciones, aunque la población de Hermosillo muestra potenciales más bajos. Los potenciales hídricos más bajos para la población de Hermosillo se presentan en agosto y para la población de Bahía de Kino antes del amanecer en marzo y al medio día en agosto. En el  $\Psi_{md}$  se observa una disminución de marzo a agosto en ambas poblaciones. En cuanto a la diferencia entre los dos potenciales hídricos ( $\Psi_{md-aa}$ ), los valores de  $\Psi_{md-aa}$  son similares en ambas poblaciones con un aumento de marzo a mayo y una similitud entre mayo y agosto.



**Fig. 4.8.** Potencial hídrico de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar). ○ Hermosillo y ■ Bahía Kino. \*\* Indican diferencias estadísticas; NS, no hay diferencias estadísticas (t de Student;  $P < 0.05$ ). A. Potencial hídrico antes del amanecer, B. al medio día y C. diferencia entre los dos potenciales.

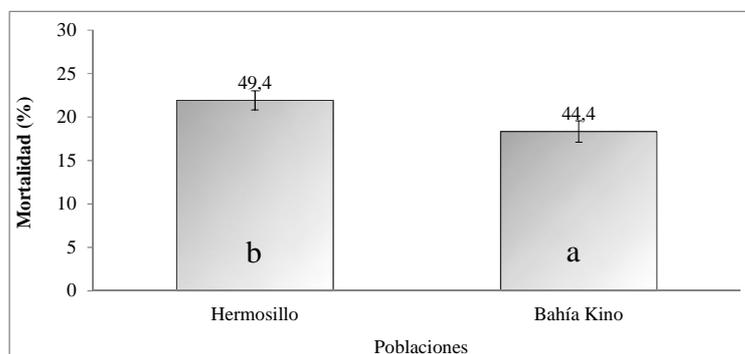
### Conductancia estomática

Los cambios temporales en la conductancia estomática (gs) muestran que al iniciar los registros el 9 de agosto, al amanecer (6:00 h) la población de *P. microphylla* de Hermosillo inicia con una conductancia estomática muy baja (cercana a cero), se eleva hasta  $77.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y después decrece gradualmente hasta llegar a cero a las 20:00 h. En la población de Bahía de Kino, al inicio, la gs es considerablemente mayor (de  $140.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) debido probablemente a que esta población se encuentra bajo un estrés hídrico menor y por ello los estomas abren antes y con una gs mayor; después decrece gradualmente con dos valores máximos, uno a las 12:00 h y el otro a las 16:00 h (Fig. 4.9).



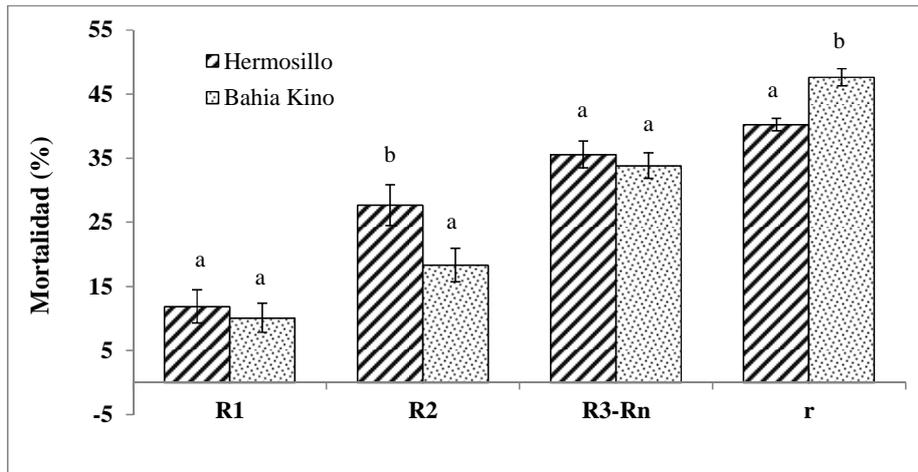
**Fig. 4.9.** Conductancia estomática de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar) durante la época de lluvias.  $\circ$  *P. microphylla*;  $\square$  Bahía Kino. \*\* Se presentan diferencias estadísticamente significativas; NS, no se presentan diferencias (t de Student,  $P < 0.05$ ).

#### 4.4.3. Mortalidad de ramas

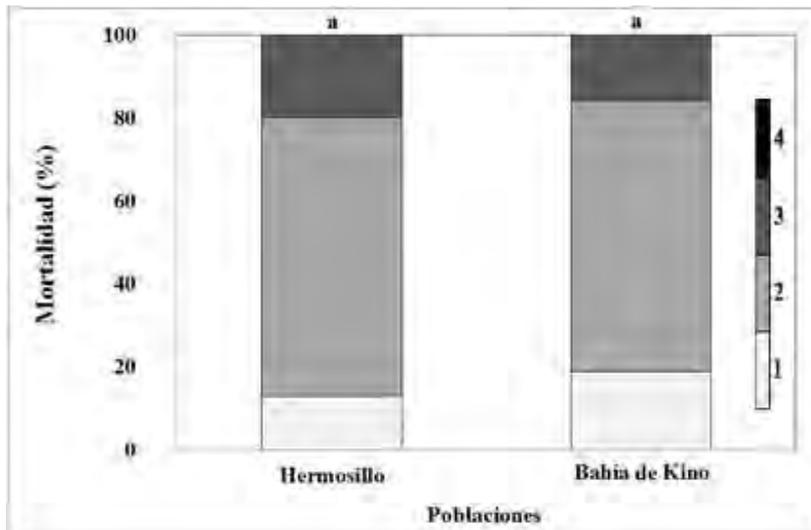


**Fig. 4.10.** Porcentaje de mortalidad total (MT; promedio  $\pm$  error estándar) de las poblaciones de *P. microphylla*. Las letras en la parte inferior de las barras indican que los valores difieren significativamente (t de Student,  $p < 0.05$ ). Los números en la parte superior de las barras indican el valor máximo de mortalidad individual de cada población.

La mortalidad total (MT) de ramas de las dos poblaciones de *P. microphylla* es muy parecida entre ambas poblaciones (Fig. 4.10). Sin embargo, es significativamente menor en la población de Bahía de Kino (18% vs 22% en Bahía Kino vs Hermosillo, respectivamente). En cuanto a la mortalidad por orden de ramificación (Fig 4.11) se observa que las diferencias entre poblaciones dependen de dicho orden. Se presentan diferencias inter-poblacionales en las ramas de 2° orden y en las ramillas. En el nivel de mortalidad individual (Fig. 4.12), las dos poblaciones muestran un patrón muy parecido; se observa que la mayoría de los individuos en ambas poblaciones entran en la categoría ramas y ramillas muertas. En ninguna de las dos poblaciones se encontraron individuos con evidencia de mortalidad en el tronco principal.



**Fig. 4.11.** Porcentaje de mortalidad por orden de ramificación (MOR) de las dos poblaciones de *P. microphylla*. R1, ramas primarias; R2, ramas secundarias; R3-Rn, ramas de tercer orden en adelante y r, ramillas. Las letras en la esquina superior derecha de cada recuadro indican las diferencias entre especies (ANOVA,  $p < 0.05$ )



**Fig. 4.12.** Porcentaje de individuos según el avance del dieback (MAD) de las dos poblaciones de *P. microphylla*. Categorías de avance del dieback: (1) sólo ramillas muertas; (2) ramas y ramillas muertas; (3) ramas primarias muertas; (4) tronco principal. Las letras en la parte superior de las barras indican las diferencias significativas entre las especies (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

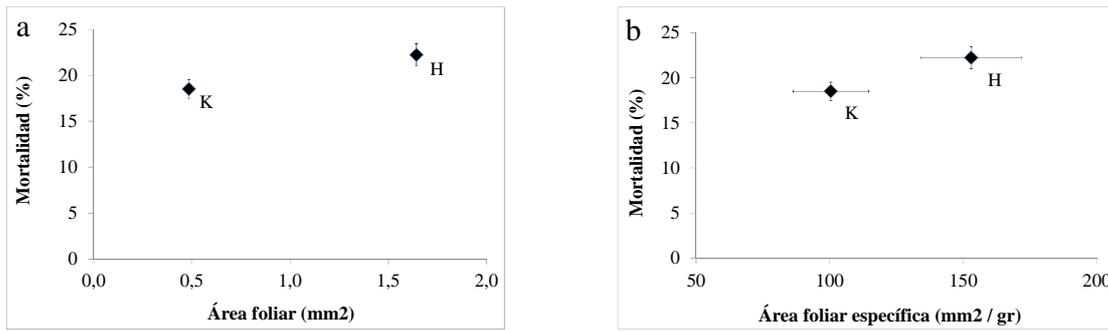
#### 4.4.4. Relación de la arquitectura, área foliar y relaciones hídricas con la mortalidad de ramas

El cuadro 4.3 muestra los coeficientes de correlación entre variables morfológicas con la MT y la MOR; además, se muestra cuáles de estas correlaciones difieren estadísticamente de sus homólogas de Hermosillo. Para los órdenes de ramas se presentaron pocas correlaciones significativas. En las correlaciones donde se involucra el DB y la SAB la pendiente es mayor para la población de Bahía de Kino (anexo, Fig. 5.1).

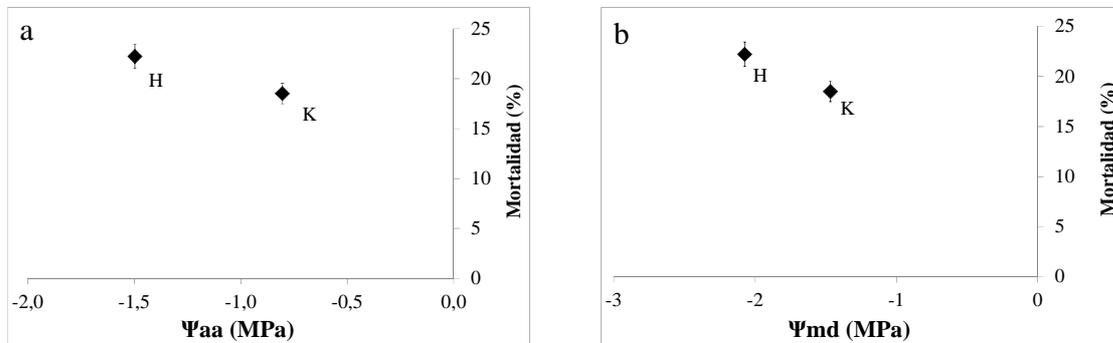
**Cuadro 4.3.** Coeficientes de correlación entre elementos de la morfología y la mortalidad de ramas por orden de ramificación y total de *P. microphylla* en Bahía de Kino (correlaciones de Pearson, ANOVA,  $P < 0.05$ ; NS, correlación no significativa).

	Ramas 1 <sup>rias</sup>	Ramas 2 <sup>rias</sup>	Ramas 3 <sup>rias</sup> -n	ramillas	Mortalidad total
Diámetro basal	0.234*	0.329*	0.221*	0.226*	<b>0.498*</b>
Área basal total	0.232*	0.331*	0.221*	0.224*	<b>0.499*</b>
Altura total	NS	0.286*	NS	NS	0.345*
Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	NS	NS	NS	NS	0.153
Profundidad de la copa	NS	0.278*	NS	NS	0.344*
Área de la copa	NS	0.267*	NS	NS	0.398*
Volumen de la copa	NS	0.285*	NS	NS	0.398*

La población de Bahía de Kino presenta valores de mortalidad más bajos que la población de Hermosillo y también presenta el área foliar y el AFE más pequeños (Fig. 4.13), el  $\Psi_{aa}$  promedio más bajo (Fig. 4.14a), la  $g_s$  acumulada más baja en mayo (cero por la ausencia de hojas) y la más alta en agosto (Fig. 4.15) y la humedad gravimétrica más baja en ambos meses (mayo y agosto / Fig. 4.16).



**Fig. 4.13.** Correlación entre el área foliar y la MT de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar). **a)** Área foliar y, **b)** área foliar específica.

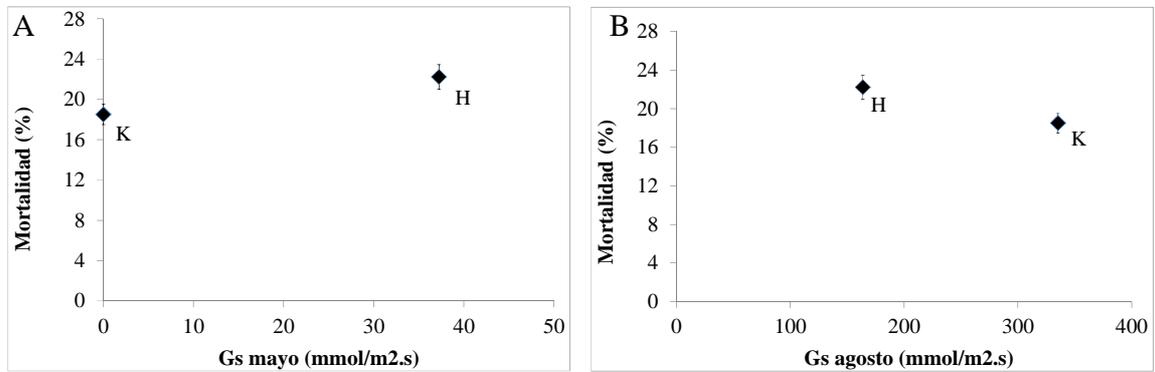


**Fig. 4.14.** Correlación entre el potencial hídrico y MT (promedio  $\pm$  error estándar) de las dos poblaciones de *P. microphylla*. **a)** Potencial hídrico antes del amanecer y **b)** al medio día.

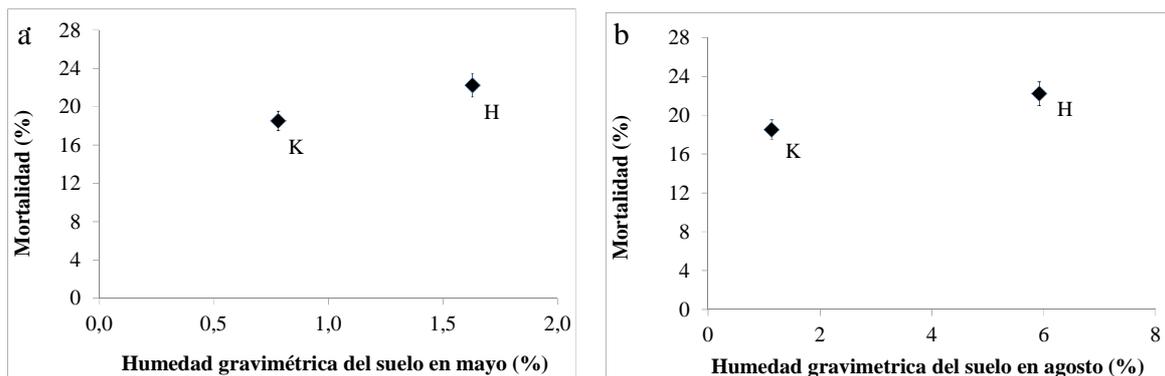
En el cuadro 3.2 se muestra el potencial hídrico de las dos poblaciones de *P. microphylla* y la mortalidad de ramas. Los potenciales hídricos más bajos y la mayor mortalidad de ramas se encuentran en la población de Hermosillo. Se observa que los potenciales hídricos antes del amanecer más bajos se generan en época de lluvias (agosto) en ambas poblaciones. Mientras que el potencial hídrico más bajo al medio día difiere entre las poblaciones, en Hermosillo se observa en época de lluvias (agosto) mientras que en Bahía de Kino en época de secas (marzo). El mayor incremento en el déficit hídrico durante el día se genera en época de secas (marzo) en ambas poblaciones.

**Cuadro 3.2.** Relación entre el potencial hídrico y la MT de las dos poblaciones de *P. microphylla*.

Potencial Hídrico	Especie	Rango (MPa)	Mortalidad (%)	Mes en que se registró el mínimo $\Psi_x$
$\Psi_{aa}$	Hermosillo	-0.16 a -2.46	22.22	agosto
	Bahía de Kino	-0.88 a -1.47	18.50	agosto
$\Psi_{md}$	Hermosillo	-1.95 a -3.11	22.22	agosto
	Bahía de Kino	-1.22 a -2.78	18.50	marzo
$\Psi_{aa} - \Psi_{md}$	Hermosillo	-0.15 a -1.95	22.22	marzo
	Bahía de Kino	-0.36 a -1.89	18.50	marzo



**Fig. 4.15.** Correlación la conductancia estomática y la MT de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar). **A)** Conductancia estomática en mayo (época de secas) y, **B)** en agosto (época de lluvias).



**Fig. 4.16.** Correlación entre la humedad del suelo y la MT de las dos poblaciones de *P. microphylla* (Promedio  $\pm$  error estándar). **a)** Humedad gravimétrica en mayo (época de secas) y, **b)** en agosto (época de lluvias).

## 4.5. Discusión

El rango de distribución espacial de una especie vegetal está definido en parte por el clima y en parte por la capacidad de respuesta de las plantas ante diferentes condiciones meteorológicas y edáficas. Una de las principales limitantes a la que se pueden enfrentar las especies para poder ampliar su rango de distribución es la disponibilidad de agua. El polimorfismo, una variación en la arquitectura de la planta es el primer mecanismo que se genera ante esta limitación o filtro ambiental (Martínez y López-Portillo, 2003), aunque ésta se extiende a nivel anatómico y metabólico. En el presente estudio se encontró que los árboles de *P. microphylla*, que se desarrollan en sitios alejados entre sí, que difieren en precipitación anual, presentan una morfología distintiva en cada localidad. Los individuos de *P. microphylla* de la población en la localidad de Hermosillo (con una mayor precipitación) son árboles de mayor talla con copas relativamente grandes y ramas lineales, así como varios troncos basales en algunos de los individuos, mientras que aquéllos de la población en Bahía de Kino (cuya precipitación es menor) presentan una estructura arbustiva, de baja estatura, con apenas dos metros de altura, cuyas copas inician prácticamente al ras del suelo, con ramas muy retorcidas y un solo tronco basal (con muy pocas excepciones). Características similares encontraron Martínez y López Portillo (2003), en los extremos de disponibilidad de agua al estudiar la alometría de *Prosopis glandulosa* a lo largo de un gradiente topográfico en el desierto de Chihuahua; ellos mencionan que la adaptación natural de la forma de arbusto y sus múltiples ramas basales se debe en parte a que los tallos son de un relativo bajo costo y son reemplazables .y pueden morir bajo estrés sin comprometer la supervivencia de la planta y en parte a las adaptaciones para sobrevivir ante el elevado estrés, imponiendo la forma de arbusto; además confiere la ventaja de producir más área basal de ramas, incrementando en área de fotosíntesis y decreciendo la evaporación de agua por una gran superficie del suelo sombreada.

Contrario a lo esperado, se encontró que la mortalidad de ramas no fue mayor en la población de *P. microphylla* en la localidad de Bahía de Kino donde las condiciones de aridez son extremas. Los resultados muestran que durante la sequía los individuos de ambas poblaciones presentan el mismo grado de estrés hídrico ( $\Psi_{md}$ ), esto indirectamente demuestra que los mecanismos de resistencia a la sequía en esta especie logran modificarse exitosamente en el rango de precipitación que se forma entre Bahía de Kino y Hermosillo. Sin embargo, durante la época de lluvias la población de Bahía de Kino presentó un valor de estrés hídrico ( $\Psi_{md}$ ) menor, esto posiblemente se debe a que en el año del estudio (2008), el mes de agosto fue excepcionalmente húmedo, registrándose alrededor del 65% de la precipitación total anual, teniendo como respuesta una disminución del potencial hídrico en la población de Bahía de Kino, lo que favoreció a los individuos de esta población al generar tasas de gs mayores a las registradas en la población de Hermosillo.

Algunas modificaciones que se encontraron en los árboles de Bahía de Kino para resistir la sequía aparte de su contrastante arquitectura con los árboles de Hermosillo, es el desarrollo de hojas más pequeñas, permitiendo una mejor transferencia de calor que permite disminuir la temperatura de la hoja y mejorar la transpiración sobre todo en época de secas, así como soportar mejor el marchitamiento (Warren et al., 2005). Además de estas diferencias, la fenología difiere entre las dos poblaciones ya que en Bahía de Kino durante la época de sequía todos los individuos perdieron completamente sus hojas, mientras que los de Hermosillo conservaron parte de éstas, permitiéndoles conservar mejor el agua y reducir el estrés hídrico por transpiración. Por otro lado, la asignación de recursos en los árboles de Bahía de Kino está dirigida más a la parte de la copa que al tallo, debido a que no requiere soportar la misma cantidad biomasa y transportar la cantidad de

agua que los árboles de la localidad de Hermosillo. Lo anterior podría hacernos pensar que ambas poblaciones con sus estructuras y mecanismos soportan por igual los periodos de sequía. Sin embargo, no nos permiten explicar cómo es que la población de Bahía de Kino, que persiste bajo condiciones de mayor aridez, presenta una menor mortalidad de ramas. Una posible explicación es la aportación de humedad (rocío) proveniente del mar (el sitio de estudio se encuentra a 500 m de la línea de la costa) la cual es suficiente para disminuir la tensión hídrica. Al respecto se encontró que el  $\Psi_{aa}$  de *P. microphylla* es menor en la población de Bahía de Kino durante ambas épocas (lluvias y secas) del año, aún cuando la humedad del suelo fue menor en este sitio. Asimismo, los valores altos de  $\Psi_{aa}$  indican que las plantas de Bahía de Kino se encuentran bajo un estrés menor por las mañanas, pero alcanza una tensión similar al medio día que los árboles en Hermosillo, lo cual confirma que en Bahía de Kino los árboles de *P. microphylla* desarrollan un mayor estrés durante el día. Se prevé entonces que, de no ser por la influencia marina, la población de Bahía de Kino presentaría una mortalidad de ramas mayor o igual a la de Hermosillo; eso se podría confirmar estudiando poblaciones en la misma localidad pero más alejada de la playa. Recientemente se ha mostrado que la influencia de rocío tiene una contribución significativa en la economía de agua en las plantas, y que es parte integral en la estrategia general en la economía de agua de la vegetación de zonas áridas y semiáridas (Martínez et al., 1994; Ben-Asher et al., 2010).

Finalmente en ambas poblaciones la mayoría de los árboles se encontraron en la categoría de ramas y ramillas muertas ( $\approx 2/3$  de la población) y en ningún caso hubo evidencia de mortalidad en el tronco. Esto podría indicar la eficiencia de *P. microphylla* para resistir la sequía extrema de estas regiones desérticas. Por otro lado, la mortalidad a nivel de ramillas fue superior en los árboles de Bahía de Kino, debido a que la estructura arbustiva protege de la insolación a ramas de órdenes inferiores como lo mencionan Martínez y López-Portillo (2003).

## V. Consideraciones finales

El estudio y comprensión de los mecanismos que actúan en plantas en respuesta a las limitaciones hídricas son necesarios para conocer qué especies son más vulnerables a cambios en las condiciones meteorológicas de cada región y en el contexto del cambio climático.

En el presente estudio se analizaron características morfo-fisiológicas y anatómicas de respuesta a la sequía en cuatro especies de *Parkinsonia* que habitan en una gran extensión del Desierto Sonorense y se relacionaron estas características con la preferencia de hábitat y la vulnerabilidad de cada especie a la mortalidad de sus ramas. Se obtuvo una perspectiva interesante al estudiar un sitio donde las cuatro especies coexisten y analizarlas en el hábitat típico de cada especie (condiciones que difieren en características edáficas, topográficas y nivel de disturbio antrópico). Cada especie presenta una serie de características únicas que describen su desempeño en cada uno de los ambientes donde es localmente dominante. Aunque las cuatro especies son simpátricas, ocupan hábitats muy específicos dentro de la zona de estudio, desde los sitios planos de suelos profundos en los que abunda *P. praecox*, hasta las pendientes rocosas de suelos pedregosos y someros donde *P. microphylla* forma poblaciones densas. Este patrón de distribución por sí mismo, refleja diferencias en los mecanismos y estrategias de respuesta y tolerancia a la sequía y por lo tanto, en la incidencia e intensidad de la mortalidad sin comprometer su supervivencia y la viabilidad de la población.

En términos de la mortalidad de ramas, se encontró que *P. microphylla* fue diferente de *P. praecox*, pero comparte valores de mortalidad total con *P. florida* y *P. aculeata*. *P. praecox* presentó el menor porcentaje de mortalidad de ramas, y *P. florida* el mayor. El conjunto de las variables morfo-fisiológicas y anatómicas en respuesta a la sequía fue distinto en cada especie. Considerando que *P. praecox* presentó el menor “dieback”, el éxito para enfrentar la sequía se puede atribuir a su fuerte control estomático y su temprana abscisión foliar al inicio del periodo de sequía. Esta es una característica muy ampliamente distribuida en especies de selva baja caducifolia (y *P. praecox*, es un elemento importante de este ecosistema, además de ser la especie con la mayor distribución espacial de las 4 estudiadas). Estos atributos permiten a las plantas de *P. praecox* permanecer vivas bajo potenciales hídricos cercanos a -4 MPa al medio día (los más bajos) y en una relativa elevada caída en los valores de humedad del suelo durante la sequía. Esto se logra gracias a que sus vasos del xilema son relativamente angostos, aunque probablemente comprometiendo la fijación de carbono ya que los árboles son de talla pequeña, con una relación entre la altura y el DAP bajo. *P. florida* fue la especie que presentó el mayor “dieback” de las cuatro especies, los árboles de esta especie son los más grades, implicando una demanda hídrica y de fijación de carbono altas necesarias para sostener una gran biomasa. Durante la época de lluvias la conductancia estomática de *P. florida* es muy elevada, lo que se relaciona con las características de los vasos del xilema que, en comparación con las otras tres especies, son amplios y en mayor número (mayor conducción hídrica). Sin embargo, durante la sequía, estos árboles, aunque presentan un fuerte control estomático, disminuyendo su conductancia estomática hasta tres veces por debajo de la registrada en agosto, la demanda hídrica es muy alta cuando la humedad del suelo es muy baja –en relación con la época de lluvias-, y se requiere soportar una gran cantidad de biomasa y sobre todo en el follaje. Los vasos con paredes relativamente gruesas, al parecer no logran evitar la cavitación durante la sequía (aunque en este estudio no se midió cavitación, pero está directamente relacionado con la mortalidad de ramas), en la cual se alcanzan potenciales hídricos poco más bajos que -3MPa al medio día, lo que se refleja en su alta mortalidad de ramas. En *P. aculeata* se esperaba la más alta mortalidad. Sin embargo, fue la especie con valores

intermedios de “dieback”. Esta especie tiene características de una planta gastadora de agua, una conductancia estomática alta, con un control estomático pobre al cierre, vasos del xilema amplios con paredes delgadas –esta característica en particular parece estar indicando que está expuesta a estrés hídrico intenso muy esporádicamente, por lo que no requiere de paredes gruesas y/o vasos angostos, seguramente un sistema radicular muy amplio y/o quizá, una mejor disponibilidad de agua ya que se encuentra casi exclusivamente en sitios donde la disponibilidad de agua es alta, o la presencia de competidores es baja; además, se refleja en árboles grandes, troncos gruesos y copas muy frondosas con hojas relativamente grandes. Considerando estos atributos y bajo un esquema de sequía intensa y/o prolongada, se esperaría que esta especie presentase mayor porcentaje de mortalidad. Sin embargo, las condiciones bajo las cuales se desarrolla (bajo inundación y suelos saturados la mayor parte del año) explican una mortalidad de ramas y/o de individuos menores que lo esperado. Esto se refleja además en los potenciales hídricos relativamente más altos en este sitio, que no excedieron los -2.3 MPa al medio día. En el caso de *P. microphylla* se esperaba que presentara valores más bajos de “dieback debido a la combinación de características morfológicas, anatómicas y fisiológicas que la ubicarían entre las plantas gastadoras y las ahorradoras de agua. Por un lado, el sitio donde prevalece esta especie presentó una humedad del suelo baja, vasos del xilema amplios y copas frondosas que propician una mortalidad elevada y por otro lado, la especie mostró una abscisión foliar temprana –aunque no mayor a *P. praecox*-, paredes de los vasos del xilema relativamente gruesas, foliolos muy pequeños y una elevada ramificación a nivel del suelo que le confieren una mayor resistencia a la sequía. Esto, en conjunto, genera potenciales hídricos intermedios al medio día que van de los -0.8 MPa en septiembre a los -2.5 MPa en agosto. Una observación general (ver Fig. 3.22 del cap. 3), parece indicar que existe una relación positiva entre el potencial hídrico al medio día y el porcentaje de mortalidad, aunque en el caso de *P. praecox* se encontró que puede desarrollar potenciales aún más bajos sin generar un porcentaje alto de mortalidad. Es así que varias características que explican los mecanismos de resistencia a la sequía actúan de forma simultánea o bien covarían como el tamaño de los árboles (porte bajo), un cociente bajo biomasa aérea/raíz, la temprana pérdida de hojas y probablemente la existencia de otros mecanismos de tolerancia a la sequía que se mencionan en el apartado I (como por ejemplo el ajuste osmótico, el ajuste elástico y la tolerancia protoplasmática) que no se revisaron en este estudio.

Los resultados aquí mostrados son un reflejo de la historia de vida de las especies en condiciones climáticas altamente variables. También fue notable el comportamiento de la dinámica de la mortalidad de ramas que difirió significativamente entre las especies. Aunque se encontró un patrón similar al de la mortalidad total o histórica de cada especie, en *P. microphylla* y *P. florida* se encontró una mortalidad de ramas de más del 80% en un año que no se podría considerar de sequía intensa o prolongada, sino más bien un año promedio de lluvias. Es así que resulta notable entender el por qué algunas especies presentan un proceso de “dieback” tan marcado aún bajo condiciones climáticas estándar para la región, a la vez que producen retoños que en la sequía se perderán casi en su totalidad. Esto implica que existe una disyuntiva (trade-off) entre la ganancia de carbono y la conservación de agua en las plantas en un ambiente con fuertes restricciones hídricas. Como en la presente investigación, estudios comparativos entre poblaciones de una misma especie bajo diferentes esquemas de precipitación y temperatura, generarán una mejor comprensión sobre la plasticidad que permite a las especies sobrevivir en un amplio o estrecho ámbito de distribución espacial. Este es el caso del presente estudio que establece una comparación entre dos poblaciones distantes de una especie leñosa distintiva del Desierto Sonorense (*P. microphylla*) creciendo en condiciones de aridez contrastantes. Los resultados muestran que mientras algunas características no difieren entre las dos poblaciones, otras se modifican. Esto implica que ocurren ajustes

morfológicos, fisiológicos y/o anatómicos en las plantas para funcionar cerca de los márgenes de seguridad hídrica sin alcanzar niveles catastróficos de mortalidad por sequía, tal como lo reportan [Vilagrosa et al. \(2003\)](#) para un conjunto de especies simpátricas de arbustos mediterráneos durante una intensa sequía. La presente tesis muestra que la población de *P. microphylla* de Bahía de Kino, ubicada en el extremo de mayor aridez, está conformada por individuos que presentan una fisonomía arbustiva con los potenciales hídricos más bajos (cerca de -2.8 Mpa), lo que le confiere una mayor resistencia a la limitación de agua. Estos resultados son contrarios a lo observado para la población de *P. microphylla* de Hermosillo, que está formada por árboles más altos, con troncos más gruesos y menos retorcidos y cuyos potenciales hídricos son más altos y donde la disponibilidad de agua en el suelo es mayor. Sin embargo, elementos como la conductancia estomática, el área foliar, el AFE, e incluso el porcentaje de mortalidad de ramas, son muy parecidos entre las dos poblaciones.

En un escenario en el cual las sequías se incrementaran en intensidad y duración, las primeras respuestas se presentarán a nivel metabólico, por ejemplo, un mayor control estomático, seguido de la aparición de vasos del xilema más estrechos y/o con paredes más gruesas, que cambia incluso entre la época de lluvias y de secas en un mismo año ([Barajas.Morales, 1985](#)). A largo plazo los individuos más viejos irán siendo sustituidos por jóvenes, cuyas características morfológicas cambiarán gradualmente –como resultado encontramos las dos poblaciones de *P. microphylla* aquí analizadas-. Esto mismo podría ocurrir en individuos que apenas están colonizando una región cuya disponibilidad de agua es menor ([Martínez y López-Portillo., 2003](#)). [Adams et al \(2010\)](#) mencionan que los estudios sobre el cambio climático, tendrán que revisar sus efectos sobre las distintas comunidades vegetales y los procesos de retroalimentación. La mortalidad de las especies, que, como consecuencia, desplaza y reduce su distribución, afectará los flujos de agua, energía, carbono y nutrientes y tendrá igualmente que ser revisado de manera más amplia y detallada.

El conocimiento de cómo operan los mecanismos de resistencia a la sequía y cuál es su alcance en cada especie, o por lo menos de aquellas que son clave para el establecimiento de otras plantas y animales, así como el efecto en la cobertura, permitirá entender mejor cual será el futuro de las comunidades vegetales y ecosistemas, lo que a su vez dará lugar para alcanzar acuerdos políticos y estrategias más eficientes y eficaces para contrarrestar los efectos de este cambio natural-antrópico de nuestro planeta.

## Literatura citada

- Adams, H.D.; Macalady, A.K.; Breshears, D.D.; Allen, C.D.; Stephenson, N.L.; Saleska, S.R.; Huxman, T.E.; y McDowell, N.G. 2010. Climate-Induced tree mortality: earth system consequences. *EOS, Transactions, American Geophysical Union*. 91 (17): 152-154.
- Alves, L.F. y Santos, F.A.M. 2001. Three allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18:245-260.
- Anderson, J.T.; Panetta, A.M. y Mitchell-Olds, T. 2012. Evolutionary and ecological responses to anthropogenic climate change. *Plant physiology*. 160:1728-1740.
- Aranda, I.; Gil, L.; y Pardos, J.A. 2000. Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Tress*. 14 : 344-352.
- Arndt, S.K.; Clifford, S.C.; Wanek, W.; Jones, H.G. y Popp, M. 2001. Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiology*. 21:705-715.
- Assmann, S.M. y Shimazaki, K.I. 1999. The multisensory guard cell: stomatal responses to blue light and ABA, *Plant Physiology*. 1189:809-816.
- Ausubel, F.M. 2002. Summaries of National Science Foundation-Sponsored Arabidopsis 2010 Projects and National Science Foundation-Sponsored Plant Genome Projects That Are Generating Arabidopsis Resources for the Community. *Plant Physiology*. 129:394-437.
- Azcon, B.J. y Talon, M. 1993. *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. Edit. McGraw-Hill Interamericana. Madrid, España. 581 pp.
- Barajas-Morales, J. 1985. Wood structural differences between trees of two tropical forests in México. *IAWA Bulletin n.s.* 6(4):355-364.
- Barajas-Morales. 2008. com. rers
- Barij, N.; Stokes, A.; Bogaard, T. y Van B., R. 2007. Does growing on a slope affect tree xylem structure and water relations?. *Tree Physiology*. 27:757-764.
- Ben-Asher, J. Alpert, P., Ben-Zvi, A. 2010. Dew is a major factor affecting vegetation water use efficiency rather than a source of water in the eastern Mediterranean area. *Water Resources Research*, Vol. 46, W10532, doi:10.1029/2008WR007484.
- Bowers, J.E. 2005. Effects of drought on shrub survival and longevity in the northern Sonoran Desert. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 132(3) :421-431.
- Bowers, J.E. y Turner, R.M. 2001. Dieback and episodic mortality of *Cercidium microphyllum* (foothill paloverde), a dominant Sonoran Desert tree. *Journal. Torrey Botany*. S. 128 (2): 128-140.
- Bowers, J.E. y Turner, R.M. 2002. The influence of climatic variability on local population dynamics of *Cercidium microphyllum* (foothill paloverde). *Oecologia*. 130: 105-113.
- Boyer, J.S. 1968. Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiology*. 43: 1056-1062.
- Breceda A., Ortíz V., Scrosati R. 2005. Mauto (*Lysiloma divaricatum*, Fabaceae) allometry as an indicator of cattle grazing pressure in a tropical dry forest in northwestern Mexico. *Range Ecol. Manag.* 58: 85-88.
- Breda, N.; Huc, R. Granier, A. y Dreyer, E. 2006. Temperature forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63:625-644.
- Búrquez, A. 1987. Leaf thickness and water deficit in plants: a tool for field studies. *Journal of Experimental Botany*. 38(186):109-114.
- Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Felger, R.S., Yetman, D. 1999. Vegetation and habitat diversity at the southern edge of the Sonoran Desert. En: Robichaux, R. H. (ed.), *Ecology of Sonoran Desert plants and plant communities*. University of Arizona Press. Pp. 36-67.
- Butterfield, B.J y Briggs, J.M. 2009. Patch dynamics of soil biotic feedbacks in the Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments*. 73 (1):96-102.

- Cable, J.M.M; Ogle, K.; Williams, D.G.; Weltzin, J.F.; y Huxman, T.E. 2008. Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the Sonoran Desert: implications for climate change. *Ecosystems*. 11:961-979.
- Carlquist, S. y Hockman, D.A. 1985. Ecological Wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bulletin*. 6(4):319-347.
- Castillo, M; Sanabria, M.E.; Hidalgo, C. y Perozo, Y. 2005. Características anatómicas del tallo de bálsamo de incienso (*Bursera tomentosa* (Jacq) Tr. Y Planch.). *Bioagro*. 17(1):17-23.
- Cellier, F.; Conéjéro, G.; Breitler, J.C.; y Casse, F. 1998. Molecular and Physiological Responses to Water Deficit in Drought-Tolerant and Drought-Sensitive Lines of Sunflower. *Plant Physiology*. 116:319-328.
- Chinnusamy, V.; Zhu2, J.; Zhou, T.; y Zhu, J-C. 2007. Small RNAs: big role in abiotic stress tolerance of plants. *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*. M.A. Jenks et al. (eds.) 223-260 pp.
- Ciesla W.M. y Donaubauer, E. 1994. Decline and Dieback of Trees and Forests. A Global Overview. *FAO Forestry Paper 120*. Rome, Italy. 101 p.
- Davis, S.D. ; Ewers, F.W. ; Sperry, J.S. ; Portwood, K.A. ; Crocker, M.C. y Adams G.C. 2002. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California : a possible case of hydraulic failure. *Journal of Botany*. 89(5) :820-828.
- Delgado, L.A.; Acevedo, M.F.; Castellanos, H.; Ramírez, H.; y Serrano, J. 2005. Relaciones alométricas y patrones de crecimiento para especies de árboles de la reserva forestal Imataca, Venezuela. *Interciencia*. 30(5):275-283.
- Donovan, L.A., Richards, J.H. y Linton, M.J. 2003. Magnitude and mechanisms of disequilibrium between Predawn plant and soil water potentials. *Ecology*. 84(2): 463-470.
- Donovan, L.A.; Grisé, D.J.; West, J.B.; Pappert, R.A.; Alder, N.N.; y Richards, J.H. 1999. Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia*. 120:209-217.
- Donovan, L.A.; Linton, M.J. y Richards, J.H. 2001. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia*. 129: 328-335.
- Easterling, D.R, Meehl, C.A, Parmesan, C, Changnon, S.A, Karl, T.R, Mearns, L.O. 2000. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science* 289:2068–2074
- Ewers, F.W. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bulletin n.s.* 6(4):309-316
- Felger, R.S., Johnson, M. T., Wilson, M. F. 2002. *The trees of Sonora, Mexico*. Oxford University Press. Oxford.
- Fensham, R.J. y Holman, J.E. 1999. Temporal and spatial patterns in drought-related tree dieback in *Australian savanna*. *Journal of Applied Ecology*. 36 :1035-1050.
- Ferreira E., R.; Selles V., G.; Maldonado B., P.; Celedón A., J. Gil M., P. 2007. Efecto del clima, de las características de la hoja y de la metodología de medición en el potencial hídrico xilemático en palto (*Persea americana* Mill.). 67(2):182-188.
- Flores, J. y Briones, O. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments*. 47: 485-479.
- Fravolini, A.; Hultine, K.R.; Brugnoli E.; Gazal R.; Nathan, B.; English, D. y Williams, G. 2005. Precipitation pulse use by an invasive woody legume: the role of soil texture and pulse size. *Oecologia*. 144: 618–627
- Fravolini, A; Hultine, K.R.; Koepke, D.F. y Williams, D.G. 2003. Role of soil texture on mesquite water relations as response to summer precipitation. *USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-30*. Pp. 125-129.
- Froux, F.; Ducrey, M. y Dreyer, E. 2005. Vulnerability to embolism differs in roots and shoots and among three Mediterranean conifers: consequences for stomatal regulation of water loss?. *Trees*. 19:137-144.
- Galmés, J.; Flexas, J. y Savé, R. 2007. Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant soil*. 290:139-155.
- Gayon, J. 2000. History of the concept of allometry. *Amer. Zool*. 40: 748-758.

- González R., H.; Cantú S., I.; Gómez M., M.V. y Ramírez L., R.G. 2004. Plant water relations of thornscrub shrub species, north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments*. 58:483-503.
- González R., H.; Gómez M., M.V. y Jordan, W.R. 2000. Seasonal plant water relationships in *Acacia berlandieri*. *Arid Soil Research and Rehabilitation*. 14:343-357.
- Google Earth, 2010.
- Hamerlyneck, E.P. y McAuliffe, J.R. 2008. Soil-dependent canopy die-back and plant mortality in two Mojave Desert shrubs. *Journal of Arid Environments*. 72:1793-1802.
- Hanson, P.J.; Todd, D.E.JR.; y Amthor, J.S. 2001. A six-year study of sapling and large-tree growth and mortality responses to natural and induced variability in precipitation and throughfall. *Tree Physiology*. 21:345-358.
- Harb, A.; Krishnan, A.; Ambavaram, M.M.R.; y Pereira, A. 2010. Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology*. 154:1254-1271
- Hasse, P.; Pugnaire, F.I.; Clark, S.C. y Incoll, L.D. 1999. Diurnal and seasonal changes in cladode photosynthetic rate in relation to canopy age structure in the leguminous shrub *Retama sphaerocarpa*. *Functional Ecology*. 13:640-649.
- Herralde, F. 2000. Estudio integral de las respuestas ecofisiológicas al estrés hídrico: caracterización de variedades de almendro. Tesis Doctoral. Universidad de Barcelona, Facultad de Biología. 140p.
- Hopkins, W.G. 1999. Introduction to plant physiology. 2º. ed. John Wiley & Sons. N.Y. p. 457.
- Horton, J.L.; Kolb, T.E. y Hart, S. 2001. Physiological response to groundwater depth varies among species and with river flow regulation. *Ecological Applications*. 11(4):1046-1059.
- Huckin, D.; Cochard, H.; Dreyer, E.; Le Thiec, y Bogeat-Triboulot, M.B. 2005. Cavitation vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species?. *Journal of Experimental Botany*. 56(418):2003-2010.
- Hultine, K.R.; Koepke, D.F.; Pockman, W.T.; Fravolini, A.; Sperry, J.S. y Williams, D.G. 2006. Influence of soil texture on hydraulic properties and water relations of a dominant warm-desert phreatophyte. *Tree physiology*. 26(3):313-323.
- Ignace, D.D.; Huxman, T.E.; Weltzin, J.F. y Williams, D.G. 2007. Leaf gas exchange and water status responses of a native and non-native grass to precipitation across contrasting soil surfaces in the Sonoran Desert. *Oecologia*. 152(3):401-413.
- Jacobsen, A.L.; Esler, K.J.; Pratt, R.B. y Ewers, F.W. 2009. Water stress tolerance of shrubs in Mediterranean-type climate regions: convergence of fynbos and succulent karoo communities with California shrub communities. *American Journal of Botany*. 96(8):1445-1453.
- Jacobsen, A.L.; Ewers, F.W.; Brandon P., R.; Paddock III, W.A. y Davis, S.D. 2005. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance?. *Plant Physiology*. 139:546-556
- Kolb, K.J.; Sperry, J.S. y Lamont, B.B. 1996. A method for measuring xylem hydraulic conductance and embolism in entire root and shoot systems. *Journal Experimental Botany*. 47(304):1805-1810.
- Kolb, K.L. y Davis, S.D. 1994. Drought tolerance and xylem embolism in co-occurring species of coastal sage and chaparral. *Ecology*. 75(3):648-659.
- Kondoh, S., Yahata, H., Nakashizuka, T. y Kondoh, M. 2006. Interspecific variation in vessel size, growth and drought tolerance of broad-leaved trees in semi-arid regions of Kenya. *Tree Physiology*. 26:899-904.
- Landis, T.D. 1989. Manual de viveros para la producción de especies forestales en contenedor. Vol. 4 Fertilización y riego. Cap. 2 Riego y manejo del agua. 126 (75-77) pp.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 3rd ed. Springer-Verlag, EUA. 235-239 pp.
- Levitt, J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, radiation, salt and other stresses. *Physiological Ecology series*. Academic Press. New York.
- Linton, M. J. y P. S. Nobel. 1999. Loss of water transport capacity due to xylem cavitation in roots of two CAM succulents. *American Journal Botany*. 86: 1538-1543.
- Magaña, V.O. y Conde, C. 2000. Climate and freshwater resources in northern Mexico: Sonora, a case study. *Environmental Monitoring and Assessment*. 61:167-185.

- Maherali, H; Williams, B.L. Paige, K.N. y Delucia, E.H. 2002. Hydraulic differentiation of Ponderosa pine populations along a climate gradient is not associated with ecotypic divergence. *Functional Ecology*. 16:510-521.
- Martin, R.A.U.; Burgman, M.A.; y Minchin, P.R. 2001. Spatial analysis of eucalypt dieback at Coranderrk, Australia. *Appl Veg Sci* 4:257-266.
- Martínez, A.J., López-Portillo, J., 2003. Allometry of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan desert. *Journal. Vegetation Science*. 14: 111-120.
- Martínez, M.L. 1994. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas de un arbusto endémico de dunas costeras ante condiciones de sequía. *Acta Botánica Mexicana*. 26:53-62.
- Martínez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Alvarez, X., Camacho, J., Loepe, L., Piños, J. 2012. Spatial distribution and packing of xylem conduits. *American Journal of Botany* 99: 1189-1196.
- Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I. y Pinol, J. (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, 133, 19-29.
- Martre, P.; North, G.B.; Bobich, E.G. y Nobel, P.S. 2002. Root deployment and shoot growth for two desert species in response to soil rockiness. *American Journal of Botany*. 89(12):1933-1939.
- McDowell, N.; Pockman, W.T.; Allen, C.D.; Breshears, D.D.; Cobb, N; Kolb, T.; Plaut, J.; Sperry, J. West, A; Williams, D.G. y Yepez, E.A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New Phytologist*. 178:719-739.
- McDowell, N.G.; Beerling, D.J.; Breshears, D.D.; Fisher, R.A.; Raffa, K.F. y Stitt, M. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology and Evolution*. 26(10).
- Meinzer, F.C.; Campanello, P.I.; Domec, J.C.; Gatti, M.G.; y Goldstein, G. 2008. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology*. 28:1609-1617.
- Mencuccini, M. 2002. Hydraulic constrains in the functional scaling of trees. *Tree Physiology*. 22: 553-565.
- Mishra, Y.; Jänkänpää, H.J.; Kiss, A.Z.; Funk, C.; Schröder, W.P.; Jansson, S. 2012. Arabidopsis plants grown in the field and climate chambers significantly differ in leaf morphology and photosystem components. *BMC Plant Biology*. 12(6):1-18.
- Mueller-Dombois, D. 1983. Canopy dieback and successional processes in Pacific forests. *Pacific Science* 37(4): 317-325.
- Mueller-Dumbois, D. 1987. Natural dieback in forests. *BioScience*. 37: 575-583.
- Mueller-Dombois, D. 1990. Forest decline and soil nutritional problems in the Pacific area. *Water, Air, and Soil Pollution* 54: 195-207.
- Munson, SM Webb, RH Belnap, J Hubbard, JA Swann, DE Rutman, S 2012. Forecasting climate change impacts to plant community composition in the Sonoran Desert region. *Global Change Biology* 18(3): 1083-1095.
- Narayan N., S. y Aruna, R. 2008. Stability of soil plant analytical development (SPAD) chlorophyll meter Reading (SCMR) and specific leaf area (SLA) and their association across varying soil moisture stress conditions in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Euphytica*. 160: 111-117.
- Núñez S., J. 1985. Fundamentos de edafología. 2ª ed. Editorial. Universidad estatal a distancia San José Costa Rica. P. 76.
- Pearce, D.W; Millard, S.; Bray, D.F. y Rood, S.B. 2005. Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology*. 26:211-218.
- Perroni, V., Y. 2007. Islas de fertilidad en un ecosistema semiárido: nutrientes en el suelo y su relación con la diversidad vegetal. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM. 100 pp.
- Picotte, J.J.; Rosenthal, D.M.; Rhode, J.M.; y Cruzan, M.B. 2007. Plastic responses to temporal variation in moisture availability: consequences for water use efficiency and plant performance *Oecologia*. 153:821-832.
- Pimienta-Barrios, E., Loza C., S., y González del Castillo-Aranda, M.E. 2003. Caracterización anatómica y conductividad hidráulica teórica de los elementos de vaso de variedades silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia*). *Acta Botánica Mexicana*. 62:21-30

- Pire, R., Sanabria, M.E., Pereira, A., y Díez, J. 2007. Conductividad hidráulica y grosor de los vasos del xilema en cinco materiales de vid sometidos a déficit hídrico. *Interciencia*. 32(1):35-40
- Pokman W.T. y Sperry, J.S. 2000. Vulnerability to xilem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany*. 87: 1287-1299.
- Poot, P. y Veneklaas, E.J. 2013. Species distribution and Crown decline are associated with contrasting water relations in four common sympatric eucalypt species in southwestern Australia. *Plant soil*. 364:409-423.
- Preston K.A., y Ackerly D.D. 2003. Hydraulic architecture and the evolution of shoot allometry in contrasting climates. *American Journal of Botany*. 90: 1502–1512.
- Raghavendra, A.S. 1991. *Physiology of trees*. Edit. John Wiley y Sons, inc. EUA. 509 pp.
- Ranney, T.G., Bir, R.E.; y Skroch, W.A. 1991. Comparative drought resistance among six species of birch (*Betula*): influence of mild water stress on water relations and leaf gas exchange. *Tree Physiology*. 8:351-360.
- Rice, K.J., Matzner, S.L., Byer, W., Brown, J.R. 2004. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia*. 139: 190-198.
- Robichaux, R. H. 1999. (ed.), *Ecology of Sonoran Desert plants and plant communities*. University of Arizona Press. Pp. 36-67.
- Rosati, A.; Metcalf, S. Buchner, R; Fulton, A; y Lampinen, B. 2006. Tree water status and gas exchange in walnut under drought, high temperature and vapour pressure deficit. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. 81(3):415-420.
- Russo, S.E.; Wiser, S.K.; y Coomes, D.A. 2007. Growth–size scaling relationships of woody plant species differ from predictions of the Metabolic Ecology Model. *Ecology Letters*. 10:889-901.
- Salleo, S., Nardini, A., Pitt, F. y LoGullo, M.A. 2000. Xilem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in laurel (*Laurus novilis* L.). *Plant Cell and Environment*. 23: 71-79.
- 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.
- Shreve F. y Wiggins L.I. 1964. *Vegetation of the Sonoran Desert*. Vol. I, II. Stanford University Press. Stanford, California.
- Siebe, C.; Jahn, R., y Stahr, K. 2006. *Manual para la descripción ecológica de suelos en campo*. 2ª ed. Edit. UNAM. p. 16.
- Silvertown, J.W. y Charlesworth, D. 2001. *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science, Oxford Malden, EUA.
- Smith, S.D., Monson, R.K. y Anderson, J.E. 1997. *Physiological Ecology of North American Desert Plants*. Edit. Springer. Alemania. 286 pp.
- Song, C. 2009. Changes in root growth and relationships between plant organs and root hydraulic traits in American elm (*Ulmus americana* L.) and red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings due to elevated CO<sub>2</sub> level. *For. Stud. China*. 11(2): 65–76.
- Soyza, A.G; Killingbeck, K.T. y Whitford, W.G. 2004. Plant water relations and photosynthesis during and after drought in a Chihuahuan desert arroyo. *Journal of Arid Environments*. 59:27-39.
- Sperry, J.S. y Hacke, U.G. 2002. Desert Shrub Water Relations With Respect To Soil Characteristics And Plant Functional Type. *Functional Ecology*. 16: 367-378.
- Sperry, J.S. y Tyree, M.T. 1988. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology*. 88:581-587.
- Sperry, J.S. y Tyree, M.T. 1990. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment* 13: 427-436
- Stiller, V.; Lafitte, H.R. y Sperry, J.S. 2003. Hydraulic properties of rice and the response of gas exchange to water stress. *Plant Physiology*. 132:1698-1706.
- Sun, O.J.; Sweet, G.B.; Whitehead, D. y Buchan, G.D. 1995. Physiological responses to water and waterlogging in *Nothofagus* species. *Tree Physiology*. 15:629-638.
- Teskey, R.O.; Bongarten, B.C; Cregg, B.M.; Dougherty, P.M.; y Hennessey, T.C. 1987. Physiology and genetics of tree growth response to moisture and temperature stress: an examination of the characteristics of loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Tree Physiology*. 3:41-61.

- Torres, R., Squeo, F.A., Jorquera, C., Aguirre, E., y Ehleringer, J.R. 2002. Evaluación de la capacidad estacional de utilizar eventos de precipitación en tres especies de arbustos nativos de Chile con distintos sistemas radiculares. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 737-749.
- Turner, R. M., Bowers, J. E. y Burgess, T. L. 1995. *Sonoran Desert Plants*. Pag. 156-160, 309-311.
- Vilagrosa A, Bellot J, Vallejo VR, Gil-Pelegrin E. 2003. Cavitation, stomatal conductance, and leaf dieback in seedlings of two co-occurring Mediterranean shrubs during an intense drought. *Journal of Experimental Botany* 54(390): 2015–2024
- Villagra, P.E., Villalva, R., y Boninsegna, J.A.. 2005. Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments*. 60:187-199.
- Vogt, U.K. 2001. Hydraulic vulnerability, vessel refilling, and seasonal courses of stem water potential of *Sorbus aucuparia* L. and *Sambucus nigra* L. *Journal of Experimental Botany*. 52(360):1527-1536.
- Wang, X.; Fang, J.; Tang, Z.; y Zhu, B. 2006. Climatic control of primary forest structure and DBH–height allometry in Northeast China. *Forest Ecology and Management*. 234:264–274
- Warren, C.R., Tausz, M., y Adams, M.A. 2005. Does rainfall explain variation in leaf morphology and physiology among populations of red ironbark (*Eucalyptus sideroxylon* subsp. *tricarpa*) grown in a common garden?. *Tree Physiology* 25:1369–1378
- West, G.B.; Brown, J.H.; y Enquist, B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature* 400: 664-667.
- Westoby M. y Wright. 2003. The leaf size – twig size spectrum and its relationship to other important spectra of variation among species. *Oecologia*. 135:621-628.
- Xu, D.H.; Fang, X.W.; Su, P.X. y Wang, G. 2012. Ecophysiological responses of *Caragana korshinskii* Kom. Under extreme drought stress: Leaf abscission and stem survives. *Photosynthetica*. 50(4):541-548.
- Zeppel, M.J.B.; Adams, H.D.; Anderegg, W.R.L. 2011. Mechanistic causes of tree drought mortality: recent results, unresolved questions and future research needs. *New Phytologist*. 192:800-803.
- Żróbek-Sokolnik, A. 2012. Temperature Stress and Responses of Plants. P. Ahmad and M.N.V. Prasad (eds.) 113-134 pp.

## Anexos

**Cuadro 5.1.** Coeficientes de determinación ( $R^2$ ) de la morfología de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate. F = Valor calculado de Fisher, P = significancia de la relación. DB, Diámetro basal; DAP, Diámetro a la altura del pecho; SAB, Suma de las áreas de los troncos basales; A, altura; AC, área de la copa; VC, volumen de la copa. x = variable independiente, y= variable dependiente.

Especies	Ordenada	Pendiente	$R^2$	F	P
Log DB (x) vs Log A (y)					
<i>P. praecox</i>	0.094	0.44 <sup>b</sup>	0.545	125.85	0.000
<i>P. microphylla</i>	0.176	0.41 <sup>c</sup>	0.534	118.94	0.000
<i>P. florida</i>	-0.086	0.62 <sup>b</sup>	0.763	173.99	0.000
<i>P. aculeata</i>	0.347	0.28 <sup>a</sup>	0.418	70.43	0.000
Log DB (x) vs Log VC (y)					
<i>P. praecox</i>	-0.731	1.94 <sup>b</sup>	0.709	255.50	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.305	1.69 <sup>a</sup>	0.682	223.47	0.000
<i>P. florida</i>	-0.563	1.83 <sup>ab</sup>	0.749	161.00	0.000
<i>P. aculeata</i>	-0.452	1.80 <sup>a</sup>	0.705	234.34	0.000
Log DB (x) vs Log AC (y)					
<i>P. praecox</i>	-0.414	1.41 <sup>b</sup>	0.680	223.53	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.204	1.27 <sup>ab</sup>	0.662	203.71	0.000
<i>P. florida</i>	-0.266	1.31 <sup>ab</sup>	0.743	156.39	0.000
<i>P. aculeata</i>	-0.338	1.42 <sup>a</sup>	0.697	225.20	0.000
Log DAP (x) vs Log A (y)					
<i>P. praecox</i>	0.398	0.22 <sup>a</sup>	0.246	34.28	0.000
<i>P. microphylla</i>	0.359	0.35 <sup>bc</sup>	0.577	141.70	0.000
<i>P. florida</i>	0.237	0.47 <sup>c</sup>	0.750	161.71	0.000
<i>P. aculeata</i>	0.430	0.26 <sup>b</sup>	0.428	73.27	0.000
Log DAP (x) vs Log VC (y)					
<i>P. praecox</i>	0.671	0.84 <sup>a</sup>	0.251	35.26	0.000
<i>P. microphylla</i>	0.539	1.31 <sup>b</sup>	0.611	163.26	0.000
<i>P. florida</i>	0.373	1.42 <sup>ab</sup>	0.767	178.05	0.000
<i>P. aculeata</i>	0.146	1.58 <sup>a</sup>	0.654	185.03	0.000
Log DAP (x) vs Log AC (y)					
<i>P. praecox</i>	0.617	0.59 <sup>ab</sup>	0.225	30.40	0.000
<i>P. microphylla</i>	0.439	0.96 <sup>b</sup>	0.572	138.83	0.000
<i>P. florida</i>	0.383	1.04 <sup>b</sup>	0.800	215.91	0.000
<i>P. aculeata</i>	0.149	1.22 <sup>a</sup>	0.624	162.82	0.000
Log SAB (x) vs Log A (y)					
<i>P. praecox</i>	0.112	0.22 <sup>b</sup>	0.555	131.17	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.140	0.34 <sup>ab</sup>	0.669	207.61	0.000

<i>P. florida</i>	0.352	0.14 <sup>a</sup>	0.794	77.41	0.000
<i>P. aculeata</i>	-0.384	0.35 <sup>c</sup>	0.441	102.79	0.000
Log SAB (x) vs Log VC (y)					
<i>P. praecox</i>	-0.640	0.97 <sup>b</sup>	0.713	260.52	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.907	1.10 <sup>b</sup>	0.808	438.01	0.000
<i>P. florida</i>	-0.807	1.03 <sup>b</sup>	0.844	291.48	0.000
<i>P. aculeata</i>	0.388	0.89 <sup>a</sup>	0.718	249.63	0.000
Log SAB (x) vs Log AC (y)					
<i>P. praecox</i>	-0.347	0.71 <sup>ab</sup>	0.683	226.54	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.622	0.81 <sup>c</sup>	0.755	320.32	0.000
<i>P. florida</i>	-0.445	0.74 <sup>ac</sup>	0.843	289.76	0.000
<i>P. aculeata</i>	-0.227	0.70 <sup>b</sup>	0.698	226.84	0.000
Log A (x) vs Log VC (y)					
<i>P. praecox</i>	-0.533	3.24 <sup>a</sup>	0.710	257.12	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.487	3.21 <sup>a</sup>	0.766	340.63	0.000
<i>P. florida</i>	-0.264	2.88 <sup>a</sup>	0.930	712.33	0.000
<i>P. aculeata</i>	-1.092	3.91 <sup>b</sup>	0.628	165.20	0.000
Log A (x) vs Log AC (y)					
<i>P. praecox</i>	-0.107	2.05 <sup>a</sup>	0.517	112.26	0.000
<i>P. microphylla</i>	-0.216	2.19 <sup>ab</sup>	0.618	167.96	0.000
<i>P. florida</i>	-0.018	1.99 <sup>a</sup>	0.866	350.46	0.000
<i>P. aculeata</i>	-0.454	2.47 <sup>b</sup>	0.399	64.96	0.000

**Cuadro 5.2.** Coeficientes de correlación de las relaciones entre elementos de la morfología y la mortalidad de ramas (MOR y MT) de las cuatro especies de *Parkinsonia* del rancho El Chanate, Hermosillo (correlación de Pearson,  $P < 0.05$ ; NS, correlación no significativa). Las letras frente a los valores representan las diferencias estadísticas entre especies (ANCOVA,  $P < 0.05$ ).

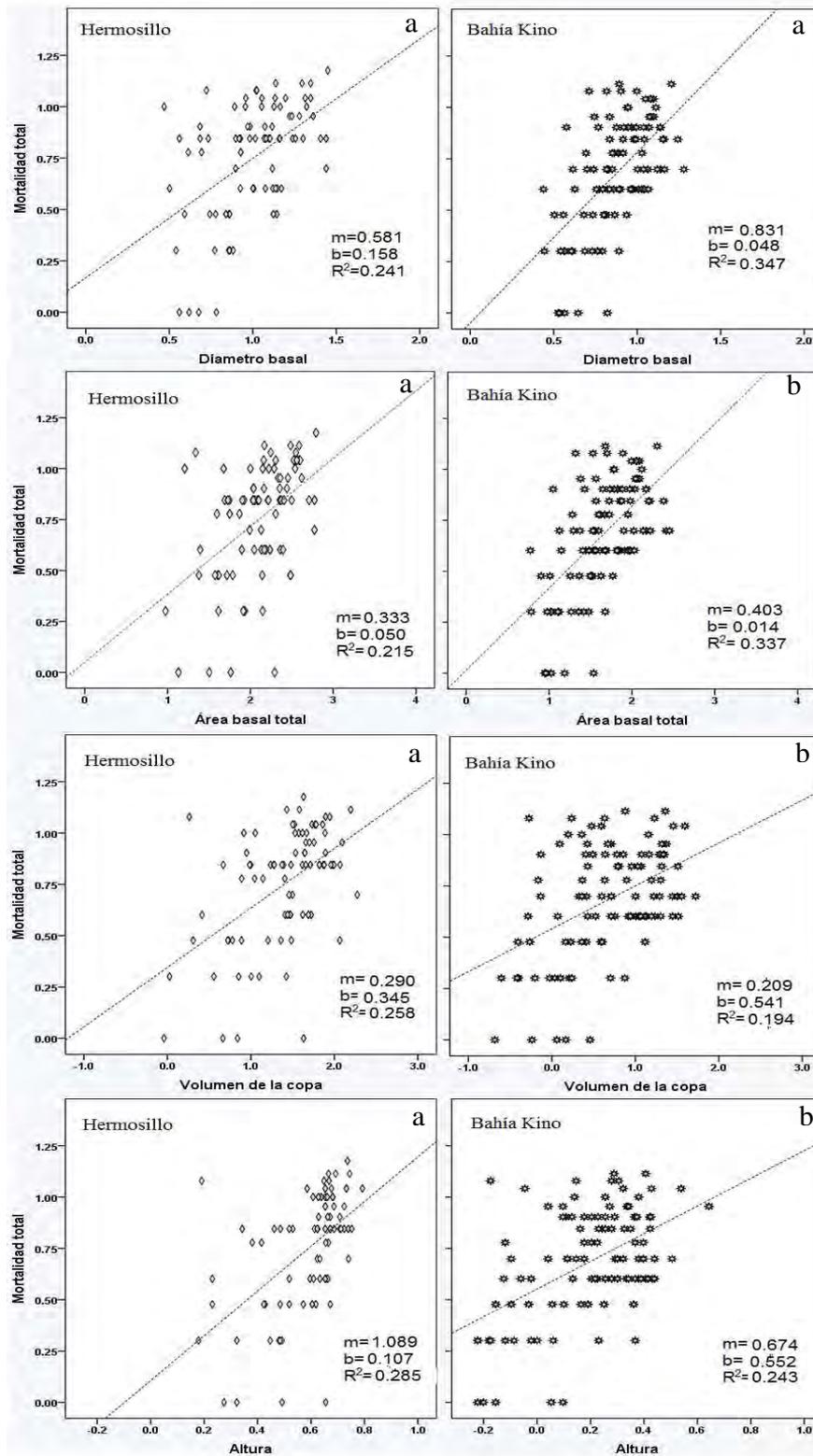
Población		Rancho el Chanate			
Variables		<i>P. praecox</i>	<i>P. microphylla</i>	<i>P. florida</i>	<i>P. aculeata</i>
Porcentaje de ramas 1 <sup>rias</sup>	Diámetro basal	NS	0.233	NS	NS
	Área basal total	NS	0.224	NS	NS
	DAP	NS	0.229	NS	NS
	Altura total	NS	0.285	NS	NS
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	NS	NS	NS	NS
	Profundidad de la copa	NS	0.225	NS	NS
	Área de la copa	NS	0.233	NS	NS

	Volumen de la copa	NS	0.235	NS	NS
Porcentaje de ramas 2 <sup>rias</sup>	Diámetro basal	NS	0.280 <sup>a</sup>	0.524 <sup>a</sup>	NS
	Área basal total	NS	0.244 <sup>a</sup>	0.452 <sup>a</sup>	NS
	DAP	NS	0.252 <sup>a</sup>	0.484 <sup>a</sup>	NS
	Altura total	NS	0.350 <sup>b</sup>	0.551 <sup>b</sup>	0.231 <sup>a</sup>
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	NS	NS	0.360	NS
	Profundidad de la copa	NS	0.291 <sup>a</sup>	0.418 <sup>a</sup>	NS
	Área de la copa	NS	0.224 <sup>a</sup>	0.469 <sup>a</sup>	NS
	Volumen de la copa	NS	NS	0.447	NS
Porcentaje de ramas 3 <sup>rias</sup>	Diámetro basal	0.519 <sup>b</sup>	0.289 <sup>a</sup>	0.416 <sup>a</sup>	NS
	Área basal total	0.491 <sup>b</sup>	0.317 <sup>ab</sup>	0.375 <sup>a</sup>	NS
	DAP	0.427 <sup>a</sup>	0.263 <sup>b</sup>	0.527 <sup>b</sup>	0.251 <sup>a</sup>
	Altura total	0.207 <sup>a</sup>	0.276 <sup>ab</sup>	0.483 <sup>b</sup>	NS
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	NS	0.287 <sup>a</sup>	NS	-0.224 <sup>b</sup>
	Profundidad de la copa	0.196 <sup>a</sup>	NS	0.366 <sup>b</sup>	NS
	Área de la copa	0.379 <sup>a</sup>	0.243 <sup>ab</sup>	0.442 <sup>b</sup>	NS
	Volumen de la copa	0.305 <sup>a</sup>	0.232 <sup>ab</sup>	0.420 <sup>b</sup>	NS
Porcentaje de ramas 4 <sup>rias</sup>	Diámetro basal	0.453 <sup>a</sup>	0.439 <sup>b</sup>	0.559 <sup>b</sup>	0.349 <sup>a</sup>
	Área basal total	0.443 <sup>a</sup>	0.458 <sup>b</sup>	0.457 <sup>b</sup>	0.282 <sup>a</sup>
	DAP	0.402 <sup>a</sup>	0.382 <sup>b</sup>	0.553 <sup>b</sup>	0.395 <sup>a</sup>
	Altura total	NS	0.535 <sup>b</sup>	0.654 <sup>b</sup>	0.386 <sup>a</sup>
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	-0.302 <sup>a</sup>	0.349 <sup>b</sup>	NS	NS
	Profundidad de la copa	NS	0.452 <sup>ab</sup>	0.502 <sup>b</sup>	0.312 <sup>a</sup>
	Área de la copa	0.351 <sup>a</sup>	0.315 <sup>b</sup>	0.538 <sup>b</sup>	0.314 <sup>a</sup>
	Volumen de la copa	0.300 <sup>a</sup>	0.307 <sup>b</sup>	0.499 <sup>b</sup>	0.300 <sup>a</sup>
Porcentaje de ramillas	Diámetro basal	0.231	NS	NS	NS
	Área basal total	0.205	NS	NS	NS
	DAP	0.368 <sup>a</sup>	NS	0.455 <sup>a</sup>	NS
	Altura total	NS	NS	0.288	NS
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	-0.197	NS	NS	NS
	Profundidad de la copa	NS	NS	NS	NS
	Área de la copa	NS	NS	0.297	NS
	Volumen de la copa	NS	NS	0.281	NS
Porcentaje de mortalidad total (tronco + ramas 1 <sup>rias</sup> )	Diámetro basal	0.402 <sup>a</sup>	0.461 <sup>b</sup>	0.527 <sup>b</sup>	NS
	Área basal total	0.370 <sup>a</sup>	0.442 <sup>b</sup>	0.473 <sup>b</sup>	NS
	DAP	0.379 <sup>a</sup>	0.415 <sup>b</sup>	0.540 <sup>b</sup>	NS
	Altura total	NS	0.526 <sup>b</sup>	0.574 <sup>b</sup>	0.219 <sup>a</sup>

+ 2 <sup>rias</sup> + 3 <sup>rias</sup> + >4 <sup>rias</sup> + ramillas)	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	-0.269	NS	NS	NS
	Profundidad de la copa	NS	0.415 <sup>a</sup>	0.446 <sup>b</sup>	NS
	Área de la copa	0.266 <sup>a</sup>	0.364 <sup>b</sup>	0.505 <sup>b</sup>	NS
	Volumen de la copa	NS	0.347 <sup>b</sup>	0.491 <sup>b</sup>	NS

**Cuadro 5.3.** Coeficientes de correlación entre elementos de la morfología y la cantidad y diámetro de ramas muertas > 2cm Ø de las cuatro especies de *Parkinsonia* (Correlaciones de Pearson, P < 0.05; NS, correlación no significativa). Los índices superiores indican las diferencias entre las especies (ANCOVA, P < 0.05)

Variables		<i>P. praecox</i>	<i>P. microphylla</i>	<i>P. florida</i>	<i>P. aculeata</i>
Cantidad de ramas >2cm Ø	Diámetro basal	0.391 <sup>a</sup>	0.376 <sup>b</sup>	0.670 <sup>b</sup>	0.524 <sup>a</sup>
	Área basal total	0.371 <sup>ab</sup>	0.547 <sup>c</sup>	0.780 <sup>bc</sup>	0.510 <sup>a</sup>
	DAP	0.375 <sup>bc</sup>	0.364 <sup>a</sup>	0.661 <sup>ab</sup>	0.442 <sup>c</sup>
	Altura total	0.224 <sup>a</sup>	0.526 <sup>b</sup>	0.524 <sup>b</sup>	0.266 <sup>a</sup>
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	NS	0.612	NS	NS
	Profundidad de la copa	0.238 <sup>ab</sup>	0.467 <sup>b</sup>	0.464 <sup>c</sup>	0.232 <sup>a</sup>
	Área de la copa	0.431 <sup>a</sup>	0.554 <sup>b</sup>	0.828 <sup>b</sup>	0.522 <sup>a</sup>
	Volumen de la copa	0.369 <sup>ab</sup>	0.529 <sup>bc</sup>	0.833 <sup>c</sup>	0.441 <sup>a</sup>
Diámetro basal promedio de las ramas muertas >2cm Ø	Diámetro basal	0.357 <sup>a</sup>	0.549 <sup>c</sup>	0.689 <sup>bc</sup>	0.494 <sup>ab</sup>
	Área basal total	0.352 <sup>a</sup>	0.629 <sup>b</sup>	0.756 <sup>ab</sup>	0.513 <sup>a</sup>
	DAP	0.320 <sup>a</sup>	0.632 <sup>b</sup>	0.678 <sup>a</sup>	0.479 <sup>a</sup>
	Altura total	NS	0.494 <sup>b</sup>	0.491 <sup>b</sup>	NS
	Altura 1 <sup>era</sup> ramificación	NS	0.609	NS	NS
	Profundidad de la copa	NS	0.367 <sup>a</sup>	0.401 <sup>b</sup>	NS
	Área de la copa	0.384 <sup>ab</sup>	0.580 <sup>c</sup>	0.792 <sup>bc</sup>	0.452 <sup>a</sup>
Volumen de la copa	0.333 <sup>ab</sup>	0.536 <sup>c</sup>	0.787 <sup>bc</sup>	0.379 <sup>a</sup>	



**Fig. 5.1.** Regresiones lineales (log-log) de las variables morfológicas de las dos poblaciones estudiadas de *P. microphylla*.  $\blacklozenge$  Hermosillo,  $\star$  Bahía Kino (ANOVA,  $P < 0.05$ ). Las letras en la parte superior derecha de cada recuadro indica las diferencias estadísticas entre poblaciones (ANCOVA,  $P < 0.05$ ).