



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

PREVALENCIA DE LA PRESIÓN DE RAÍZ EN ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL
SECO EN CHAMELA, JALISCO: VARIACIÓN ENTRE ESTRATEGIAS
FUNCIONALES

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
JESÚS JOSHUA PÉREZ HIRATA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR:
DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

PREVALENCIA DE LA PRESIÓN DE RAÍZ EN ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL
SECO EN CHAMELA, JALISCO: VARIACIÓN ENTRE ESTRATEGIAS
FUNCIONALES

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
JESÚS JOSHUA PÉREZ HIRATA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD,
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR:
DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015

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

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que el Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria celebrada el día 25 de mayo de 2015, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **Maestro en Ciencias Biológicas** del alumno **Pérez Hirata Jesús Joshua** con número de cuenta **303174035** con la tesis titulada "**Prevalencia de la presión de raíz en árboles del bosque tropical seco en Chamela, Jalisco: variación entre estrategias funcionales**" bajo la dirección del **Dr. Horacio Armando Paz Hernández**, Tutor principal:

Presidente: Dr. Erick de la Barrera Montppellier
Vocal: Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado
Secretario: Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Suplente: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
Suplente: Dr. Fernando Pineda García

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de noviembre de 2015

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



Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al CONACYT por otorgar la beca para cursar mis estudios de maestría.

Al PAPIIT-DGAPA, UNAM por el financiamiento para realizar esta investigación a través del proyecto PAPIIT IN208012.

Al Dr. Horacio Armando Paz Hernández por la dirección de esta tesis.

Finalmente, a la Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia y al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por sus valiosas observaciones durante la realización de esta tesis.

Agradecimientos a título personal

En primer lugar, agradezco a mis padres por todo el amor, el cariño y el apoyo incondicional que me han dado en todos los niveles, en gran medida gracias a ellos he podido completar esta fase de mi vida.

A Horacio Paz por su dirección firme y sabia, y por toda la amistad y comprensión que me ha brindado a lo largo del proceso de la maestría.

A Alma Orozco y a Jorge Meave por sus oportunos y enriquecedores comentarios y sugerencias a este proyecto. También por los consejos y palabras que aliento que me han brindado a lo largo de estos años.

A Teresa Terrazas y a Erick de la Barrera por los valiosos comentarios que enriquecieron esta tesis y porque mostrarse siempre con gran amabilidad.

A Fernando Pineda “Rojo” por sus aportes a esta tesis y en especial por la entrañable amistad que me ha brindado desde el principio de este proyecto. Por todos sus consejos a nivel académico y a nivel personal.

A Dolores Rodríguez y a Janik Equihua por su valiosa orientación y ayuda en las cuestiones administrativas y de trámites. También agradezco a Armando Rodríguez por su valioso apoyo en la última parte de los trámites de titulación.

A Alejandra Martínez por su ayuda en el análisis de señal filogenética.

Al Dr. Jorge Vega y a todo el personal de la Estación de Biología Chamela por todo el apoyo y las facilidades que brindaron para la realización del trabajo de invernadero. Gracias a doña Eva por los deliciosos postres que alegraban las tardes. También agradezco a Rafa por su ayuda en el trabajo de invernadero y de campo, y porque “en veces sí, en veces no” amenizaba la jornada.

A Celina Lemus por ser un gran ejemplo de vida y por su amistad y compañerismo en el laboratorio.

A Flor Vega por todo su apoyo como compañera de laboratorio, de campo y sobre todo por toda la ayuda y amistad que me ha brindado a lo largo de ya tantos años. Agradezco todos los consejos de vida que me brindó en varios momentos difíciles.

A Alicia Bautista por su amistad tan sincera y afectuosa, por todas las palabras de aliento en momentos complicados y por todas las experiencias gratas. También por su apoyo en el trabajo de invernadero.

A Mildrette Vázquez por su valiosa amistad y por los lazos que se fortalecieron a lo largo del tiempo.

A todas las personas valiosas que conocí en Morelia y que me acompañaron a lo largo de mi estancia en esa ciudad, por todos los momentos gratos, de diversión y de crecimiento en muchos niveles: Rafa, Jan, Erika, Felipe, Daniela, Leonardo, Anja, Sergio, Polo, Margarita entre muchas personas más.

A todos los compañeros que conocí durante mi estancia en Chamela, por su amistad y por compartir travesías por la selva y momentos de fiesta: Brenda, Nefris, Martha, Alfredo, Diana, Elisa, Roberto, Juan Pablo.

A mis amigos de la Facultad de Ciencias por los recuerdos de momentos pasados y presentes: Eunice, Marco, Verónica, Itzi, Elizabeth, Pablo, Martha, Víctor, Nallely, Rubén, Claudia, Eréndira, José Alfredo, Erandi, Juan Carlos.

A mis amigos de muchos años atrás por los lazos que han perdurado desde hace tiempo y se fortalecieron en años recientes: Jorge, Pavel y Fernando. También a Carlos por su amistad desde la prepa.

A mis amigas que conocí en la clase de japonés, hace ya algunos años, por todos los momentos curiosos, divertidos e interesantes: Adriana, Cin y Mara.

A mis tíos y primos por su compañía y apoyo cálido.

A los integrantes de la familia Asencio, con quien siempre se puede tener una charla amena y calurosa.

Finalmente, a todos aquellos cuyos nombres no vienen a mi memoria, pero que también han formado parte de este proceso.

Índice

Resumen.....	4
Abstract.....	5
Introducción.....	7
Antecedentes.....	8
Objetivos.....	11
Hipótesis.....	11
Métodos.....	13
Especies de estudio.....	13
Medición de la presión de raíz.....	13
Medición de los atributos funcionales.....	16
Análisis estadísticos.....	18
Análisis filogenéticos.....	20
Resultados.....	23
Prevalencia y magnitud.....	23
Correlaciones funcionales.....	27
Análisis filogenéticos.....	31
Discusión.....	34
Variación filogenética de la presión de raíz.....	35
Correlaciones funcionales.....	36
Conclusiones.....	41
Literatura citada.....	42

Resumen

El transporte de agua desde el suelo a las hojas es afectado por la cavitación y los embolismos que ocurren en el xilema, los cuales disminuyen la actividad fisiológica y causan daños en los tejidos o incluso la muerte de las plantas. Los mecanismos de reparación de embolismos, como la presión de raíz, resultan de suma importancia para disminuir estos efectos negativos. Los bosques tropicales secos sufren de sequías estacionales anuales y de sequías cortas durante la temporada de lluvias, por lo que es probable que la presión de raíz sea un mecanismo prevalente en la comunidad vegetal. El objetivo de este trabajo fue determinar la prevalencia y la magnitud de la presión de raíz en plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco, México, cultivadas en condiciones de invernadero. Además, se exploró el nivel de conservadurismo filogenético (señal filogenética) de la presión de raíz, y se analizan los patrones de coordinación con otros atributos relacionados con las estrategias funcionales de respuesta al estrés hídrico (densidad de la madera, contenido de agua en el xilema y en la corteza, capacidad de rebrote). La intensidad de la señal filogenética se determinó mediante el estadístico λ de Pagel. La relación entre la presión de raíz y la densidad de la madera se analizó mediante una regresión cuadrática de cuantiles. Se realizaron análisis de correlación entre la presión de raíz y los otros atributos, tomando en cuenta a cada especie como un punto independiente. El efecto de la señal filogenética se controló mediante contrastes filogenéticamente independientes. La presión de raíz presentó una elevada prevalencia pues se encontró en 26 de las 28 especies de estudio, y sus magnitudes se ubicaron dentro del intervalo reportado en la literatura. Se encontró una señal filogenética fuerte. Como se esperaba, la presión de raíz presentó una relación no lineal con la densidad de la madera en la cual la presión de raíz más alta se encuentra en las especies con densidad de madera

intermedia. Sin embargo, a diferencia de lo que se esperaba, se encontró una correlación positiva entre la capacidad de rebrote y la presión de raíz. No se encontró una correlación significativa entre los contenidos de agua en los tejidos y la presión de raíz. Las correlaciones basadas en los contrastes filogenéticamente independientes confirmaron la relación entre la capacidad de rebrote y la presión de raíz, pero indicaron que dicho atributo no se encuentra asociado con otros. Los resultados de este estudio sugieren que la presión de raíz es un mecanismo de reparación de embolismos prevalente en las plantas jóvenes de las especies del bosque tropical seco, y que su variación se debe en parte a la historia filogenética y en parte a los patrones de coordinación con las estrategias funcionales de las plantas.

Abstract

Water transport from soil to leaves is affected by xylem cavitation and embolisms that lower the physiological activity and cause damage in tissues and even lead to the death of a plant. Embolism repair mechanisms like root pressure are important since they can reduce those negative effects. Since tropical dry forests experience annual seasonal droughts and dry spells during rainy season, it is likely that root pressure is a mechanism with high prevalence within this plant community. The objective of this study was to assess the prevalence and magnitude of root pressure in plants of 28 tree species from the tropical dry forest of Chamela, Jalisco (Mexico), cultivated in greenhouse conditions. I also aimed to study the effect of the evolutionary history of species on root pressure (phylogenetic signal), and to analyze the coordination patterns of root pressure with other traits that are related to the strategies of response to drought stress (wood density, xylem and bark water content,

and resprouting capacity). Phylogenetic signal intensity was calculated with Pagel's λ . I employed a quadratic quantile regression to analyze the relationship between root pressure and wood density. The relationships between the root pressure and the remaining traits were assessed using Pearson correlation analyses considering each species as an independent point. The effect of the phylogenetic signal was controlled through phylogenetically independent contrasts. Root pressure had a high prevalence as it was detected in 26 of the 28 study species and their magnitudes were within the range reported in the literature. I found a strong phylogenetic signal in root pressure. As predicted, root pressure had a non-linear relationship with wood density as species with intermediate wood densities produced the highest root pressures. Contrary to my expectations, I found a positive correlation between resprouting capacity and root pressure. Xylem and bark water contents were not significantly correlated with root pressure. Phylogenetically independent contrasts confirmed the relationship between resprouting capacity and root pressure. Results suggest that root pressure is a prevalent embolism repair mechanism among saplings of tropical dry forest tree species, and that the variation observed in this mechanism is partly due to phylogenetic history and partly due to coordination patterns with plant functional strategies.

Introducción

El transporte de agua desde el suelo hasta los órganos vegetales es fundamental para el crecimiento y la supervivencia de las plantas vasculares. Según la teoría de la cohesión-tensión para el transporte de agua a través del xilema, propuesta por Dixon y Joly (1895), la pérdida de moléculas de agua a través de los estomas de las hojas genera fuerzas de tensión (presión negativa) que se transmiten a lo largo de la columna de agua en el xilema y provoca el movimiento del líquido desde el suelo hacia los órganos vegetales.

A lo largo de su vida las plantas atraviesan periodos de escasez de agua en los que el potencial hídrico del suelo disminuye y el gradiente de tensión en el xilema se incrementa, por lo que los vasos se vuelven susceptibles a sufrir cavitación (formación de burbujas pequeñas de gas) y embolismos (expansión de las burbujas) que disminuyen la conductividad hidráulica de la sección del xilema afectada (Tyree y Sperry, 1989; Hacke y Sperry, 2001). Esta interrupción tiene efectos que van desde la disminución de la actividad fisiológica, el daño a los tejidos, la pérdida de ramas o segmentos de ellas, hasta la muerte de todo el individuo, dependiendo de la magnitud y la duración del estrés hídrico (Brodribb et al., 2010). Las plantas pueden sufrir cavitación todos los días si la tensión del xilema aumenta lo suficiente durante el mediodía, y todavía más durante periodos de sequía (Tyree et al., 1986; Holbrook et al., 2001).

Se ha reportado que 70 % del total de las especies de plantas leñosas que se han estudiado operan muy cerca de su límite de seguridad hidráulica en condiciones naturales, es decir, tienen un margen pequeño (< 1 MPa) entre la presión del xilema mínima registrada en campo y la presión a la cual su xilema pierde la mitad (o más) de su conductividad hidráulica (Choat et al., 2012). Estas especies entonces son particularmente

vulnerables a sufrir fallas hidráulicas durante los eventos de sequía, por lo que los mecanismos de reparación de la conductividad del xilema resultan de suma importancia y se han propuesto como una de las adaptaciones principales que han evolucionado para enfrentar al estrés hídrico.

Antecedentes

La presión de raíz es uno de los mecanismos de reparación de embolismos que se han descrito. Este mecanismo se produce por la acumulación de osmolitos en los tejidos de la raíz, la cual eleva la presión osmótica en los tejidos de la misma y provoca la entrada de agua desde el suelo circundante y, en consecuencia, genera presión hidráulica (positiva) que se transmite hacia el xilema del tallo. De acuerdo con la ley de Henry, la solubilidad de un gas en agua es proporcional a la presión del gas (Tyree, 1994), por lo que el aumento de la presión del agua en el xilema ocasiona la disolución de los embolismos y con ello se recupera la conductividad hidráulica (Sperry et al., 1987; Fisher et al., 1997; Cao et al., 2012; Yang et al., 2012). La presión de raíz alcanza su magnitud máxima cuando la disponibilidad de agua en el suelo es alta y la transpiración es mínima o nula, por ejemplo durante la noche (cuando las raíces se equilibran hídricamente con el suelo) o después de un evento de lluvia (Cochard et al., 1994). Este mecanismo ha sido reportado en diversos grupos de plantas vasculares como los helechos (Sperry, 1983), las gimnospermas (White et al., 1958), las palmas (Davis, 1961), los bambúes (Saha et al., 2009; Wang et al., 2011), varias plantas leñosas de zonas templadas (Sperry et al., 1987; Ewers et al., 2001), y en plantas trepadoras tropicales (Ewers et al., 1997; Fisher et al., 1997).

A pesar de estos hallazgos, la presión de raíz no ha sido estudiada en los bosques tropicales secos (BTS), en donde se ha visto que, además de los eventos anuales de sequía estacional, las sequías cortas en la época de lluvias pueden ser recurrentes y de duración variable (García-Oliva et al., 1991). La ocurrencia de estos fenómenos naturales puede acarrear efectos negativos para la plantas, principalmente cuando se encuentran en las etapas tempranas de su ciclo de vida, cuando su sistema radicular está poco desarrollado y no cuentan con suficientes reservas de agua.

La resistencia a la sequía de las plantas del bosque tropical seco varía mucho entre especies dependiendo de sus atributos funcionales (Tyree et al., 2003; Slot y Poorter, 2007; Poorter y Markesteijn, 2008; Pineda-García et al., 2013). En análisis comparativos de las respuestas de las plantas leñosas de los BTS a la sequía se han detectado tres estrategias funcionales principales: (1) especies de madera densa ($> 0.70 \text{ g/cm}^3$), con alta tolerancia de los tejidos a la sequía; (2) especies de madera poco densa ($0.20 - 0.40 \text{ g/cm}^3$), con baja tolerancia a la sequía, pero con alta capacidad de escape o evasión del estrés hídrico mediante la rápida pérdida de hojas o el uso de sus reservas de agua; y (3) especies con madera de densidad intermedia ($0.41 - 0.70 \text{ g/cm}^3$), con alta eficiencia morfológica y fisiológica para capturar recursos y tasas altas de crecimiento, pero baja tolerancia a la cavitación y baja capacidad para evadir la sequía. No se puede considerar que la especies con estas estrategias funcionales pertenecen a grupos discretos, sino que forman parte de un eje continuo de variación (Markesteijn et al., 2011a; 2011b; Pineda-García et al., 2011; 2013; Méndez-Alonzo et al., 2012). Dado que el riesgo de cavitación del xilema difiere marcadamente entre las estrategias descritas, es razonable esperar que la importancia de los mecanismos para la recuperación de embolismos en el xilema también difiera entre estos

grupos, debiendo ser este mecanismo más importante en especies con maderas intermedias y alto riesgo de cavitación.

Las plantas llevan a cabo sus funciones vitales con un presupuesto energético limitado; por lo tanto, la asignación de recursos para maximizar la resistencia a la sequía por la vía de un mecanismo en particular puede ocurrir a costa de la disminución en la capacidad de resistir la sequía mediante otros mecanismos (Aerts, 1999). En este sentido, se espera que existan disyuntivas funcionales entre los mecanismos para mantener la capacidad de conducción de agua en la planta ante la sequía. Ejemplos de estos mecanismos alternativos son la presión de raíz y otros atributos tales como la cantidad de agua almacenada en los tejidos (que puede reducir la tensión en el xilema y el riesgo de cavitación), y la capacidad de producir xilema nuevo después de la muerte de ramas por embolismos masivos (Wang et al., 2011).

Otro aspecto importante de la variación que se observa en diversos atributos funcionales se debe a la historia evolutiva de las especies, es decir, dichos atributos presentan señal filogenética. Blomberg y Garland (2002) definen a la señal filogenética como la tendencia de las especies relacionadas a parecerse entre sí. Por ejemplo, se ha visto que la densidad de madera y otros atributos de los vasos del xilema relacionados con las propiedades hidráulicas de la madera presentan una señal filogenética fuerte (Preston et al., 2006; Zhang et al., 2011), en tanto que otros atributos como el contenido de lignina y de carbono de la madera parecen variar independientemente de la ancestría de las especies (Martin et al., 2013).

Objetivos

La investigación de los mecanismos de reparación de embolismos en plantas de los BTS es escasa, por lo que en este trabajo se busca responder cuatro preguntas principales: (1) ¿Qué tan prevalente es el mecanismo de la presión de raíz en los individuos jóvenes de árboles del BTS?; (2) ¿Qué tan fuerte es la señal filogenética en esta característica?; (3) ¿Cómo cambia la prevalencia y la magnitud de este mecanismo entre las distintas estrategias funcionales de plantas?; y (4) ¿Cómo se relaciona la presión de raíz con otros atributos funcionales relacionados en la resistencia a la sequía?

Hipótesis

- 1) Dado que los bosques tropicales secos experimentan periodos prolongados de sequía estacional y sequías cortas durante la temporada de lluvias, se espera que la presión de raíz sea un mecanismo común de reparación de embolismos en las especies de plantas arbóreas de estos bosques, como respuesta a la presión de selección generada por el estrés hídrico.
- 2) Las especies que presentan distintas estrategias funcionales difieren en sus respuestas a la sequía, por ello se espera que la presión de raíz sea un mecanismo más frecuente en las especies de maderas medianamente densas, con alta vulnerabilidad a la sequía, y menos común en especies de maderas densas o ligeras, con alta tolerancia a la cavitación o bien con alta capacidad para evadir el estrés hídrico.

3) Al igual que con otros atributos con valor selectivo alto se espera que la variación interespecífica de la presión de raíz tenga un componente filogenético importante. En este contexto se explora la hipótesis de que las relaciones funcionales entre los atributos se expresan independientemente de la ancestría de los linajes.

Métodos

Especies de estudio - Se seleccionaron 28 especies (de 11 familias botánicas) de árboles abundantes en el bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco (Cuadro 1). Dichas especies representan a las tres estrategias funcionales para enfrentar la sequía. Se usaron 20 plantas de cada especie de siete meses de edad (excepto de *Cochlospermum vitifolium* donde $n = 11$) cultivadas en un invernadero. Las plantas se colocaron en bolsas de plástico de 30 x 15 cm llenas con un sustrato preparado con limo de río y arena en proporción 1:1. Las condiciones en el interior del invernadero fueron: temperatura del aire 25.4 ± 0.03 °C (promedio \pm E.E; máxima 40.3 °C y mínima 12.9 °C) y humedad relativa 84.2 ± 0.07 % (máxima 97.4 % y mínima 40.6 %). Para inducir la acumulación de solutos en las raíces, cada planta fue sometida durante 10 días a estrés hídrico (poco riego) antes de medir la presión de raíz. Con el fin de obtener información sobre el nivel de desecación del suelo previo a la medición de la presión de raíz, se tomaron muestras de suelo de ocho macetas por especie a 10 cm de profundidad y se les midió su potencial hídrico (ψ_s) mediante un potenciómetro de punto de rocío (WP4-T, Decagon Devices Inc., Pullman, WA, EEUU).

Medición de la presión de raíz - Las plantas fueron regadas a capacidad de campo durante la tarde anterior al corte. Al día siguiente, durante la tarde, se realizó un corte en el tallo principal dejando un muñón de ca. 5 cm de altura, el cual fue rasurado con una navaja con el fin de retirar obstrucciones en el xilema. Se conectó un manómetro de burbuja, construido según las especificaciones de Fisher et al. (1997) al muñón mediante una manguera de silicón con una abrazadera de plástico.

Cuadro 1. Lista de las 28 especies de estudio. Las especies están ordenadas según su densidad de madera en orden decreciente.

Especie	Familia
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	Fabaceae
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae
<i>Piptadenia constricta</i> (Micheli & Rose ex Micheli) J.F. Macbr.	Fabaceae
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	Fabaceae
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Fabaceae
<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	Fabaceae
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	Fabaceae
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	Fabaceae
<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	Boraginaceae
<i>Crescentia alata</i> Kunth	Bignoniaceae
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	Polygonaceae
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	Fabaceae
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Malvaceae
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Meliaceae
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	Bignoniaceae
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose	Convolvulaceae
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	Malvaceae
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	Anacardiaceae
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Fabaceae
<i>Hura polyandra</i> Baill.	Euphorbiaceae
<i>Spondias purpurea</i> L.	Anacardiaceae
<i>Ceiba grandiflora</i> Rose	Malvaceae
<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	Burseraceae
<i>Bursera arborea</i> (Rose) L. Riley	Burseraceae
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Bixaceae

Cada manómetro constó de un capilar de vidrio sellado en su extremo distal mediante el calor de una flama, una válvula de tres vías que permite liberar la presión y una manguera de silicón. El extremo proximal del manómetro se llenó de agua, mientras que el distal mantenía una burbuja de aire en su interior (Figura 1).

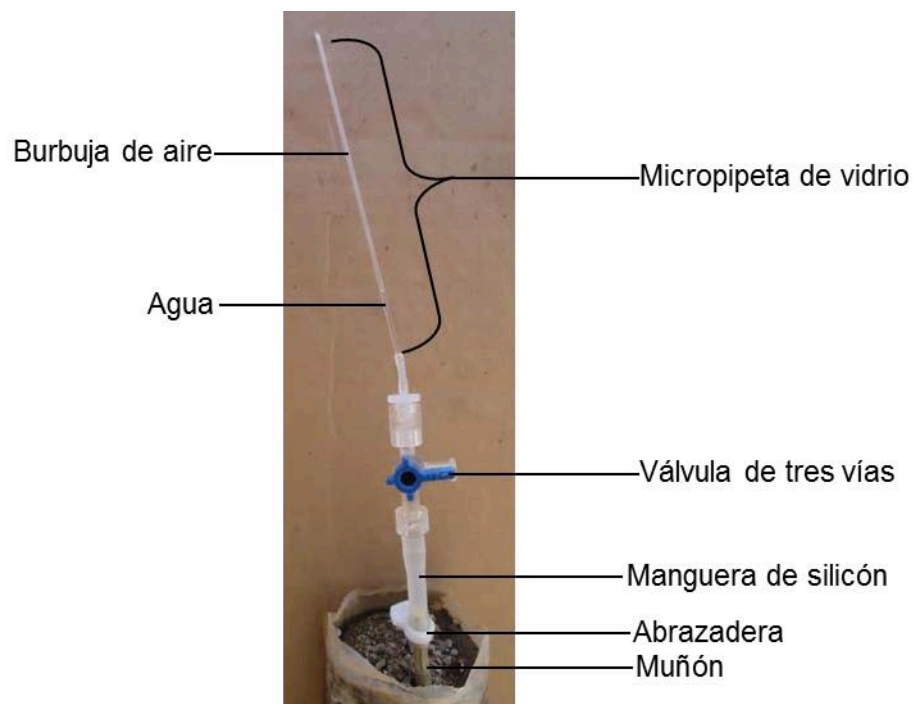


Figura 1. Fotografía de un manómetro de burbuja.

La presión de raíz (P_x ; en kPa) se calculó mediante la siguiente fórmula derivada a partir de la ecuación del gas ideal:

$$P_x = 100 [(L_{atm} / L_{pre}) - 1]$$

donde L_{pre} es la longitud de la burbuja de aire sometida a la presión de raíz y L_{atm} es la longitud de la burbuja de aire a presión atmosférica después de abrir la válvula de tres vías.

Las mediciones de presión de raíz se realizaron justo antes del amanecer (7:00 h) y después del amanecer (8:00 h) durante tres días consecutivos en cada planta. Cuando no se registró presión en alguna medición, $P_x = 0$ kPa. Con esos datos se determinó la proporción de plantas que presentaron presión de raíz (PropP) por especie. También se calculó la presión de raíz promedio (P_{prom}) de todas las mediciones por especie. El valor máximo registrado en algún individuo de cada especie se consideró como la presión de raíz máxima (P_{max}). La presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) se calculó a partir de los valores máximos de presión de cada una de las plantas por especie.

La reparación de los embolismos en el xilema depende de que se alcance una presión crítica, P_c , la cual se calcula con la fórmula:

$$P_c = -(4\tau/D) 10^3$$

donde τ es la tensión superficial del agua y D el diámetro de los vasos de la madera (Tyree et al., 1994). Debido al efecto de la gravedad (-10 kPa/m) la presión de raíz es capaz de reparar embolismos hasta una altura crítica A_c siguiendo la ecuación:

$$A_c = A + (P_x - P_c)/10$$

donde P_x es la magnitud de presión de raíz medida a una altura A , y P_c es la presión crítica de reparación de embolismos (Ewers et al., 1997; Wang et al., 2011). La altura crítica de reparación de embolismos se calculó usando los datos de los diámetros hidráulicos de diez de las especies de estudio (25.5 – 90.7 μm ; Pineda-García, 2013).

Medición de los atributos funcionales - Con el fin de explorar patrones de coordinación entre la magnitud de la presión de raíz y atributos clave en la respuesta de las plantas a la

sequía se cuantificaron la densidad de madera (DM), el contenido de agua en el xilema (CAX) y en la corteza (CAC) y la capacidad de rebrote (CR) en las especies de estudio.

La DM se obtuvo de la Global wood density database (Zanne et al., 2009). Se tomaron en cuenta los registros existentes para México y América Central y se calculó el promedio por especie. Cuando no se contó con registros para alguna especie se usó el promedio del género.

El CAX y el CAC se calcularon mediante la fórmula:

$$(P_F - P_S)/P_S \times 100$$

donde P_F es el peso fresco de las muestras hidratadas durante 24 horas en agua destilada, y P_S es el peso de las muestras secadas durante tres días a 70 °C en un horno. El término corteza se refiere a todos los tejidos que se encuentran por fuera del cambium vascular, los cuales incluyen al floema secundario, la peridermis y los tejidos muertos situados afuera de la peridermis (Evert, 2006).

La CR se determinó mediante un experimento en el cual las plantas fueron cortadas aproximadamente a 3 cm de la base de forma escalonada: aproximadamente una planta de cada especie cada tres días. Cada muñón fue regado de una a dos veces por semana. Tres meses después del último corte se midió el área seccional de todos los rebrotes a ca. 1 cm de distancia del tallo principal. La capacidad de rebrote se estimó mediante la recuperación del área seccional previa al corte (RAS), utilizando el cociente de la suma del área de los rebrotes entre el área original del tallo. Con estos datos se construyeron modelos por especie tomando el tiempo de rebrote como la variable independiente y la RAS como la variable dependiente. La CR se calculó resolviendo las ecuaciones de cada especie a un tiempo de 90 días. En las especies en las que no se pudieron ajustar modelos la capacidad

de rebrote se tomó como el promedio del RAS. No fue posible determinar la CR de *Enterolobium cyclocarpum* debido a que las plantas sufrieron el ataque de una plaga.

Análisis estadísticos - Se realizaron análisis de correlación de Pearson entre cada par posible de las distintas variables de presión de raíz descritas anteriormente (P_{prom} , P_{max} , P_{mp} y PropP) para evaluar los patrones de variación entre ellas. En todos los casos los coeficientes de correlación fueron superiores a 0.8 por lo que se infiere que todas las variables aportan información similar (Cuadro 2). Se decidió usar la presión de raíz promedio (P_{mp}) en los análisis de la magnitud de esta variable.

Las diferencias en la proporción de las plantas con presión de raíz entre especies se evaluaron mediante una prueba de χ^2 . Las diferencias entre las magnitudes de presión de raíz entre especies se compararon mediante un análisis de varianza de una vía con los datos transformados mediante \log_{10} para cumplir con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas.

Para estimar el nivel de variación intra e interespecífica de la magnitud de la presión de raíz se calculó el coeficiente de variación, calculado como el cociente de la desviación estándar entre la media. En el caso de la variación dentro de las especies se usaron los valores máximos de presión de cada una de las plantas, mientras que con la variación entre especies se usó la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}). La presión de raíz de *Swietenia humilis* y *Spondias purpurea* siempre tuvo valores de 0 kPa por lo que no se pudo calcular el coeficiente de variación de estas dos especies.

La relación entre el promedio del potencial hídrico del suelo y la presión de raíz promedio por especie se exploró mediante análisis de correlación de Pearson. Los patrones

de coordinación entre la magnitud de la presión de raíz (P_{mp}) y de los atributos clave en la respuesta de las plantas a la sequía (DM, CAX, CAC y CR) se exploraron mediante análisis bivariados de correlación de Pearson en los que el promedio de cada especie se tomó como un punto independiente. Los datos fueron transformados mediante \log_{10} en caso de ser necesario.

Cuadro 2. Correlaciones de Pearson entre las variables indicativas de la presión de raíz ($n = 28$). P_{prom} , presión de raíz promedio. P_{max} , presión de raíz máxima. P_{mp} , presión de raíz máxima promedio. PropP, proporción de plantas que presentaron presión de raíz. * $P < 0.001$.

Variable 1	Variable 2	r
P_{max}	P_{prom}	0.84*
P_{mp}	P_{prom}	0.97*
P_{mp}	P_{max}	0.93*
PropP	P_{prom}	0.88*
PropP	P_{max}	0.87*
PropP	P_{mp}	0.93*

La hipótesis de que la relación entre P_{mp} y la densidad de madera (DM) no es lineal y tiene valores más altos en niveles intermedios de densidad se probó utilizando un modelo cuadrático. Además, se utilizó una regresión de cuantiles (Koenker y Basset, 1978) ya que este tipo de análisis permite identificar los límites de la relación funcional entre dos variables (Knight y Ackerly, 2002; Cade y Noon, 2003). La regresión de cuantiles minimiza la suma de los residuos absolutos para un cuantil determinado. El cuantil τ ($0 \leq \tau$

≤ 1) de una variable aleatoria Y se define por el valor de y tal que la probabilidad de encontrar una y más pequeña es menor o igual a τ , y la probabilidad de encontrar una y más grande es menor que o igual a $1 - \tau$. De forma similar, una función de regresión de cuantiles $B(\tau)$ corresponde a un ajuste en el que aproximadamente una proporción de τ observaciones se encontrará por debajo del mismo, mientras que una proporción de $1 - \tau$ de las observaciones se encontrará por arriba. Se ajustó un modelo cuadrático de regresión de cuantiles usando el paquete *quantreg* (Koenker, 2013) del programa R (R Core Team, 2012). Las funciones de regresión se estimaron para los cuantiles superiores ($\tau = 0.80, 0.85, 0.90, 0.95$ y 0.98). Los intervalos de confianza se calcularon mediante 1000 réplicas de remuestreo por *bootstrap*.

Análisis filogenéticos – Las relaciones filogenéticas entre las 28 especies de estudio se reconstruyeron con la herramienta Phylomatic (Webb y Donoghue, 2005) la cual se basa en una síntesis de análisis filogenéticos recientes. Debido a la ausencia de información sobre los tiempos de divergencia entre linajes, el largo de las ramas del árbol se ajustó a 1 (Garland et al., 1992).

La presencia de señal filogenética en la magnitud de la presión de raíz (i.e. de similitud en los valores de acuerdo a la cercanía filogenética entre taxones) se analizó mediante el estadístico λ (Pagel, 1999; Freckleton et al., 2002), el cual se basa en un modelo de evolución de movimiento Browniano (i.e. la evolución del atributo ocurre como resultado de fluctuaciones de dirección azarosa). Un valor de $\lambda = 0$ indica que la evolución del atributo es independiente de la filogenia (i.e. no hay señal filogenética), mientras que $\lambda = 1$ indica que el atributo ha evolucionado siguiendo el modelo Browniano en la filogenia.

Valores intermedios de λ indican que el atributo ha evolucionado de acuerdo con un proceso en el que el efecto de la filogenia es más débil que con el modelo Browniano (Freckleton et al., 2002). El valor de λ de la P_{mp} se calculó mediante máxima verosimilitud en el paquete *phytools* (Revell, 2012) de R. Se hicieron 1000 repeticiones en las que el valor de la P_{mp} se asignó al azar a cada especie para generar una distribución esperada sin señal filogenética, y la significancia del valor de λ calculado se determinó al compararlo con esta distribución.

El posible efecto de la falta de independencia filogenética en las correlaciones entre la P_{mp} y los atributos funcionales (DM, CAX, CAC y CR) se controló por medio de contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein, 1985). Estos análisis se realizaron en el módulo PDAP (Midford et al., 2005) de Mesquite (Maddison y Maddison, 2006). Los contrastes se calcularon como la diferencia de los valores de los atributos de cada par de taxones hermanos (especies o nodos) estandarizada por la varianza acumulada partiendo de un modelo de evolución Browniano. El signo de los contrastes independientes es arbitrario por lo que el análisis de correlación entre cada par de atributos se realiza a través del origen (Garland et al., 1992). Debido a la presencia de una politomía en la familia Malvaceae (Figura 2), los grados de libertad fueron calculados mediante la fórmula: $p - 1$, en donde p es igual al número de nodos en la filogenia (Purvis y Garland, 1993).

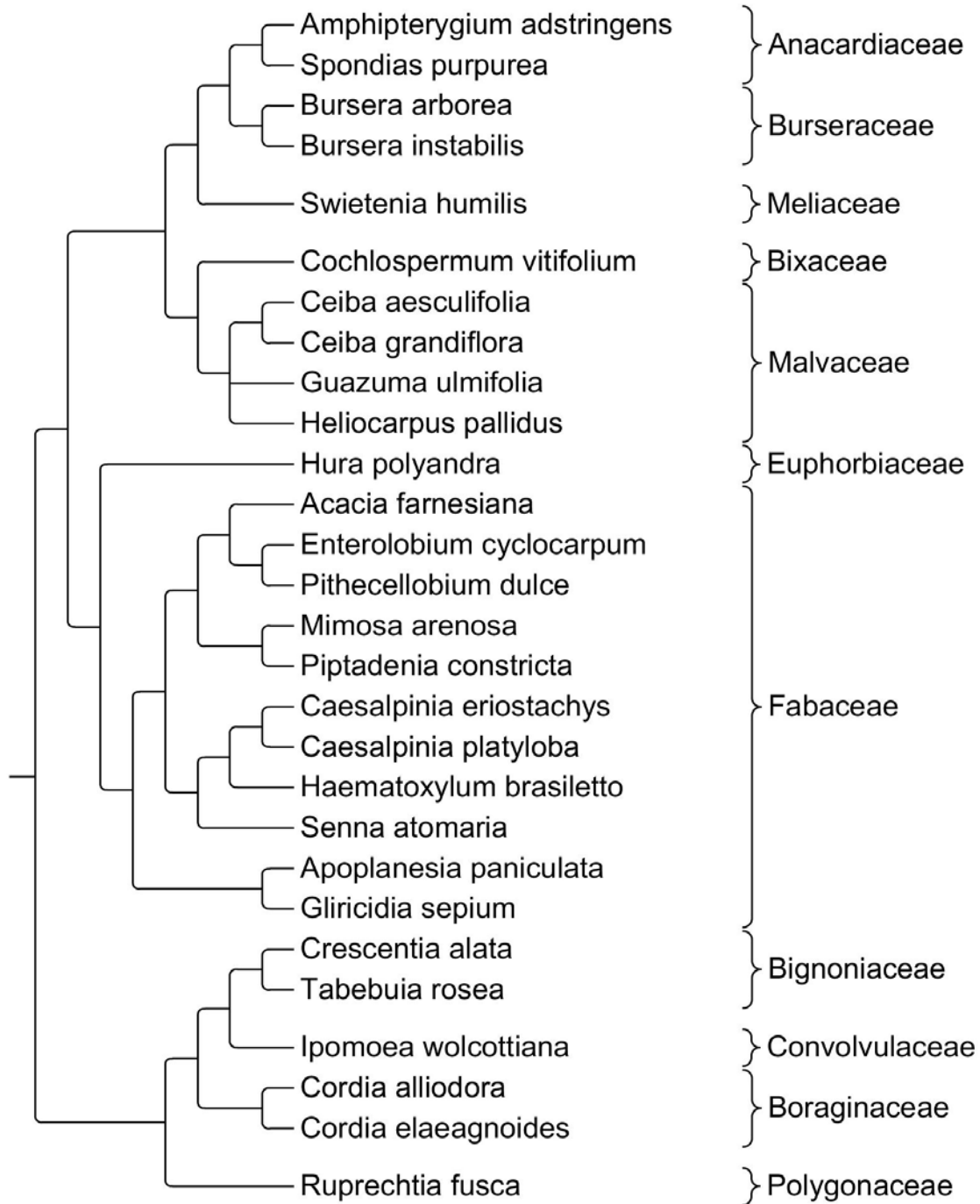


Figura 2. Relaciones filogenéticas entre las 28 especies de estudio. Nótese una politomía en la familia Malvaceae.

Resultados

Prevalencia y magnitud - La presión de raíz es un mecanismo que fue observado en plantas de 26 de las 28 especies estudiadas (Figura 3). La variación en la proporción de plantas con presión de raíz (PropP) entre las especies fue muy alta y significativa ($\chi^2 = 282.00$, $P < 0.001$). *Spondias purpurea* y *Swietenia humilis* fueron las especies en las que no se obtuvieron registros de esta variable. Sólo una planta de *Amphipterygium adstringens* registró presión de raíz. En contraste, las plantas de siete especies presentaron una PropP mayor a 0.95 (*Apoplansesia paniculata*, *Cordia alliodora*, *C. elaeagnoides*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Gliricidia sepium*, *Heliocarpus pallidus* y *Ruprechtia fusca*).

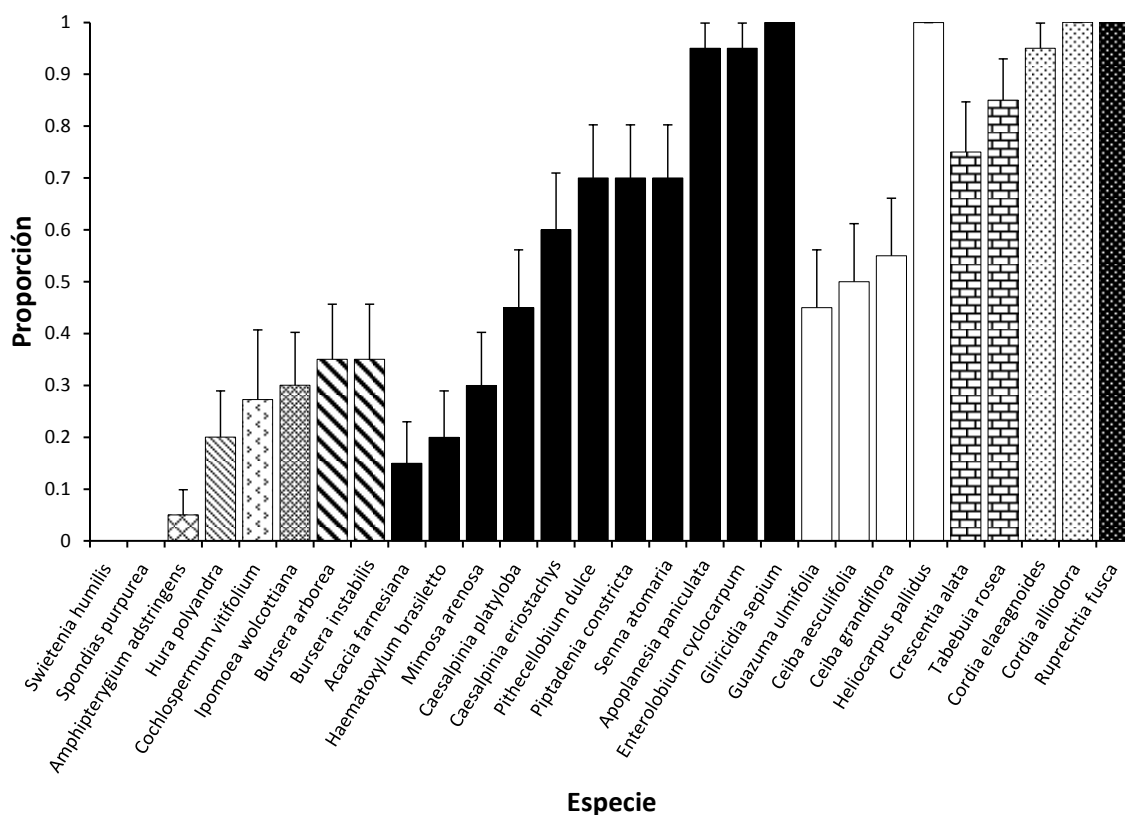


Figura 3. Proporción de plantas que mostraron presión de raíz (+ E. E., calculado a partir de una distribución binomial) en plantas jóvenes de 28 especies de árboles del bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco. Las especies están ordenadas según la proporción promedio por familia en orden creciente. Tramas distintas corresponden a familias distintas.

La magnitud de la presión de raíz (expresada como la P_{mp}) también presentó una alta variación entre especies (Figura 4), la cual fue significativa ($F = 34.91$, $P < 0.001$). *Heliocarpus pallidus* y *Ruprechtia fusca* fueron las especies con los valores más altos de P_{mp} (78.55 ± 4.05 y 56.47 ± 6.31 kPa, respectivamente, promedio \pm E. E.); mientras que *Acacia farnesiana* y *Mimosa arenosa* presentaron magnitudes < 1 kPa.

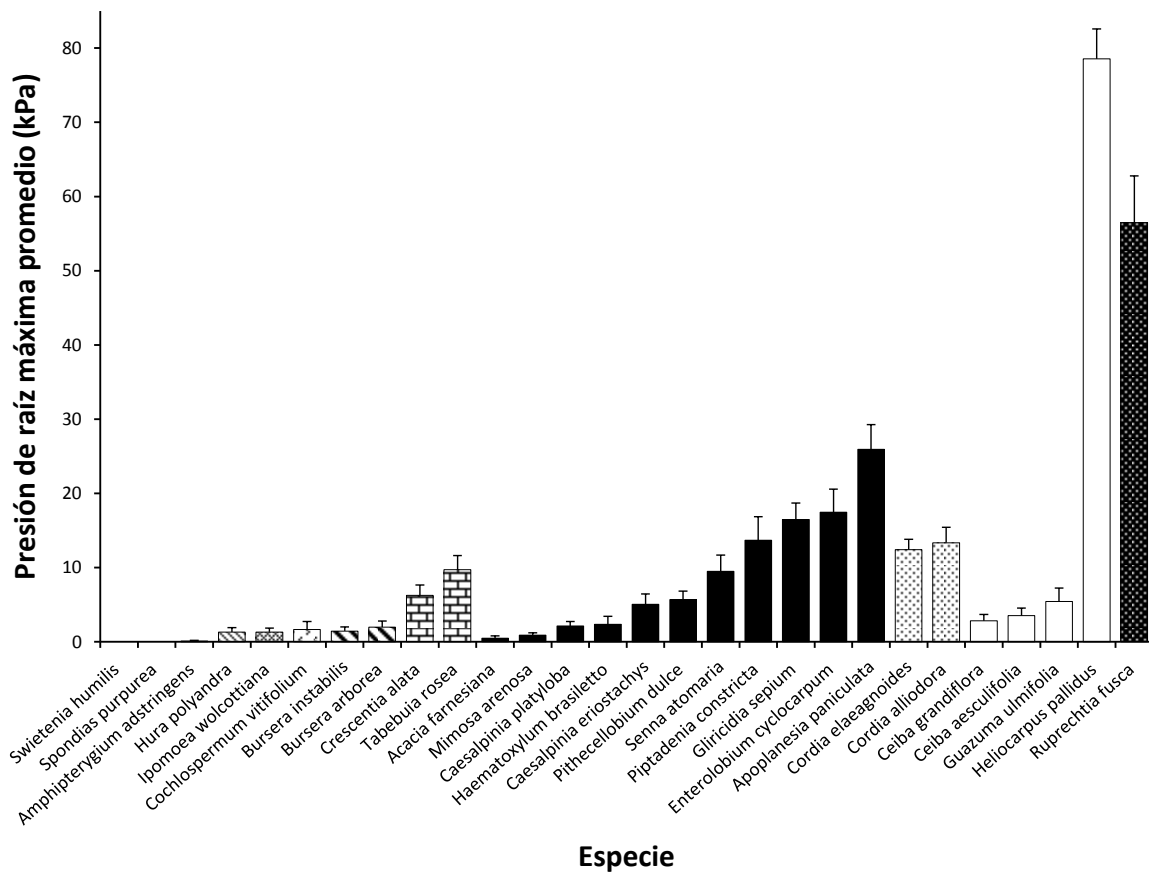


Figura 4. Presión máxima de raíz por especie (promedio + E. E.) en plantas jóvenes de 28 especies de árboles del bosque tropical seco de la región de Chamela, Jalisco. Las especies están ordenadas según la magnitud promedio por familia en orden creciente. Tramas distintas corresponden a familias diferentes.

Las magnitudes de presión de raíz que las plantas produjeron fueron suficientes para reparar embolismos a alturas críticas (A_c) mayores que las alturas máximas registradas (A_{max}) en las plantas estudiadas de las diez especies (Cuadro 3).

Cuadro 3. Altura crítica de reparación de embolismos (A_c) y altura máxima registrada en los individuos de estudio (A_{max}) de plantas jóvenes de 10 especies arbóreas del bosque tropical seco.

Espece	A_c (m)	A_{max} (m)
<i>Apoplanesia paniculata</i>	3.38	0.71
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	1.66	0.15
<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.70	0.17
<i>Ceiba grandiflora</i>	0.75	0.27
<i>Cordia elaeagnoides</i>	1.68	0.12
<i>Gliricidia sepium</i>	2.21	0.35
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	0.55	0.22
<i>Mimosa arenosa</i>	0.83	0.61
<i>Piptadenia constricta</i>	2.29	0.46
<i>Senna atomaria</i>	1.50	0.20

Se detectó una variación intraespecífica alta en la magnitud de la presión de raíz. *Helicarpus pallidus* tuvo el coeficiente de variación más bajo (23.04 %), mientras que el más alto fue el de *Amphipterygium adstringens* (447.21 %). El coeficiente de variación interespecífica tuvo un valor intermedio entre ambos extremos (166.45 %; Cuadro 4).

Cuadro 4. Coeficiente de variación (CV) intra e interespecífica de la magnitud de la presión de raíz en plantas jóvenes de 26 especies arbóreas del bosque tropical caducifolio. Las especies están ordenadas según su densidad de madera en orden decreciente. El CV interespecífico está resaltado en negritas.

Especie	CV (%)
<i>Caesalpinia platyloba</i>	126.91
<i>Mimosa arenosa</i>	162.09
<i>Piptadenia constricta</i>	103.53
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	211.62
<i>Acacia farnesiana</i>	309.50
<i>Senna atomaria</i>	104.06
<i>Pithecellobium dulce</i>	90.70
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	124.08
<i>Apoplanesia paniculata</i>	57.82
<i>Cordia elaeagnoides</i>	49.72
<i>Crescentia alata</i>	99.74
<i>Ruprechtia fusca</i>	50.00
<i>Gliricidia sepium</i>	60.58
<i>Heliocarpus pallidus</i>	23.04
<i>Tabebuia rosea</i>	87.46
<i>Guazuma ulmifolia</i>	148.97
<i>Ipomoea wolcottiana</i>	169.38
<i>Cordia alliodora</i>	69.12
<i>Ceiba aesculifolia</i>	129.06
<i>Amphipterygium adstringens</i>	447.21
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	80.05
<i>Hura polyandra</i>	210.50
<i>Ceiba grandiflora</i>	134.24
<i>Bursera instabilis</i>	169.00
<i>Bursera arborea</i>	183.61
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	213.41
Interespecifica	166.45

No se encontró una correlación significativa entre el potencial hídrico del suelo (ψ_s) y la presión de raíz ($r = -0.17$, $P = 0.72$; Figura 5).

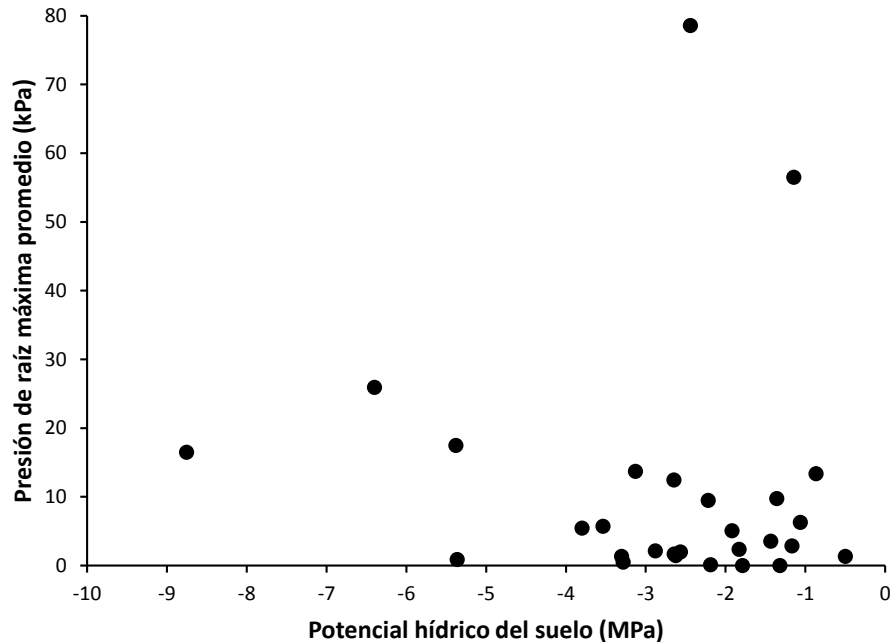


Figura 5. Relación entre el potencial hídrico del suelo (ψ_s) y la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco.

Correlaciones funcionales – No se encontró una correlación lineal significativa entre la DM y la P_{mp} ($r = 0.21$, $P = 0.275$); sin embargo, sí se encontró una relación cuadrática entre estas dos variables ($r^2 = 0.153$, $P = 0.049$) en la que el parámetro cuadrático fue negativo y significativo ($t = -2.33$, $P = 0.028$) mientras que el parámetro lineal no fue significativo ($t =$

1.23, $P = 0.229$). En la regresión de cuantiles tanto el parámetro lineal como el cuadrático fueron significativos en los cuantiles mayores a 0.85, el parámetro cuadrático fue negativo en todos los casos (Figura 6; Cuadro 5).

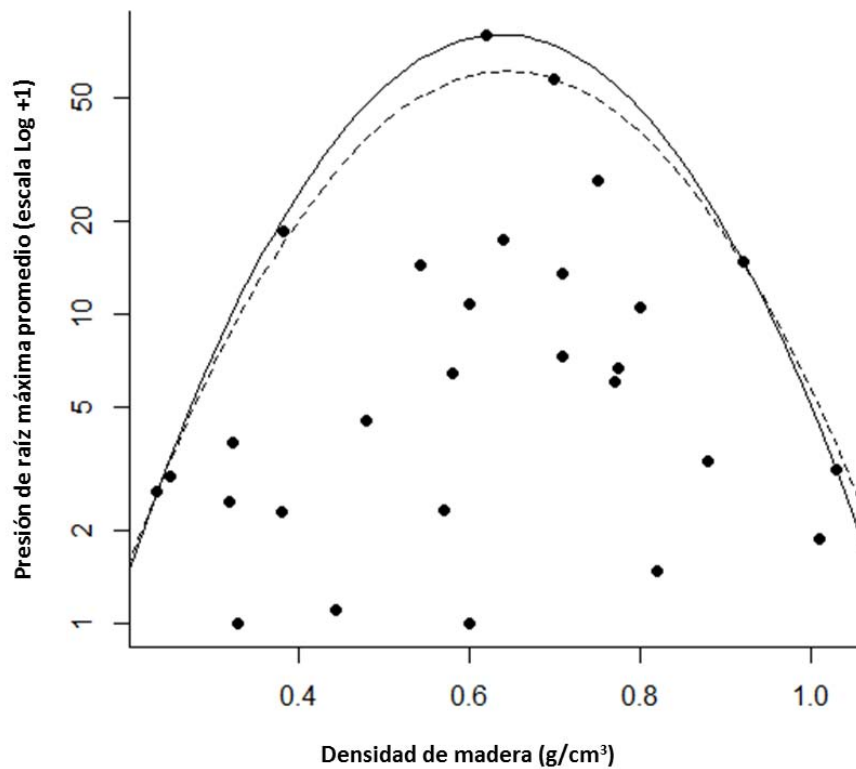


Figura 6. Relación entre la densidad de madera (DM) y la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco. La línea continua corresponde a la función para el cuantil $\tau = 0.98$. La línea punteada corresponde a la función para el cuantil $\tau = 0.85$.

Cuadro 5. Valores de t y P de los parámetros de las regresiones en los cuantiles (τ) superiores de la relación entre la densidad de madera (DM) y la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}).

τ	Parámetro lineal		Parámetro cuadrático	
	t	P	t	P
0.98	3.62	0.001	-3.35	0.003
0.95	4.10	<0.001	-3.91	0.001
0.90	3.35	0.003	-3.12	0.005
0.85	3.10	0.005	-2.93	0.007
0.80	2.21	0.037	-1.91	0.068

No se encontró una correlación significativa entre la P_{mp} y las variables indicadoras del contenido de agua en los tejidos CAX y CAC ($r = -0.20$, $P = 0.309$, y $r = -0.13$, $P = 0.506$, respectivamente; Figura 7A y B). Se encontró una correlación positiva significativa entre la CR y la P_{mp} ($r = 0.53$, $P = 0.005$; Figura 8).

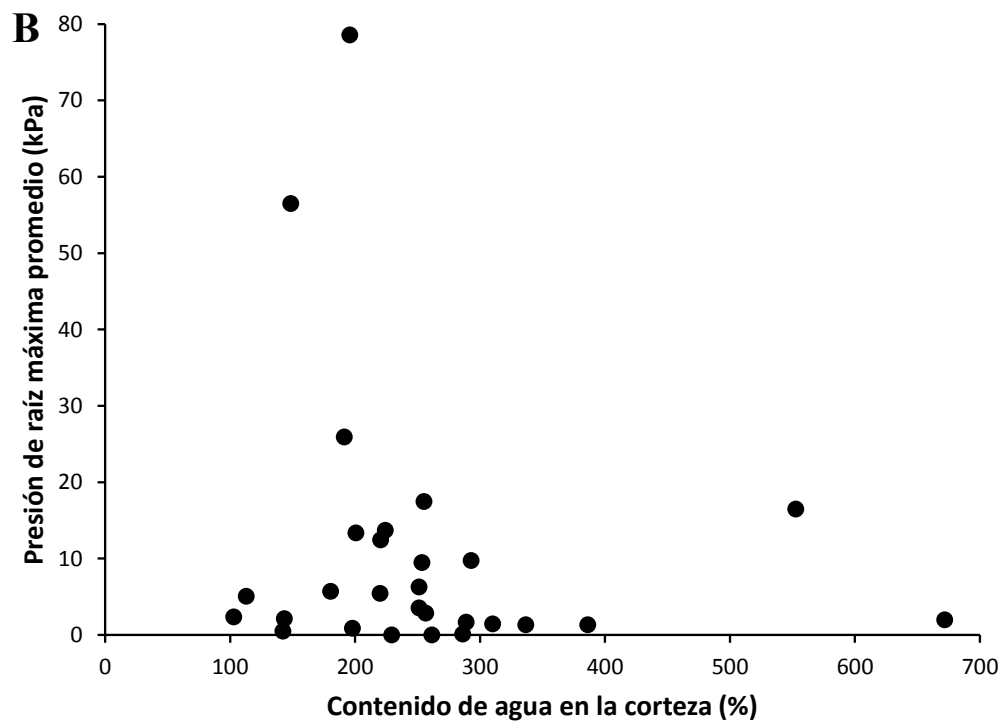
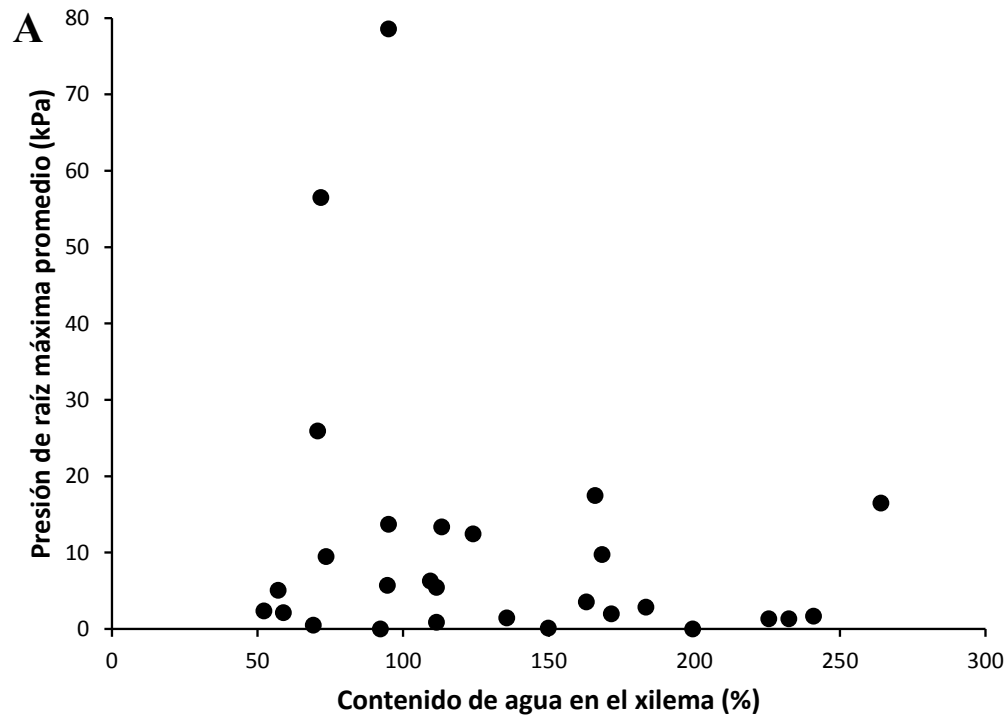


Figura 7. Relación entre la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) y el contenido de agua en el xilema (CAX, A) y en la corteza (CAC, B) de plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco.

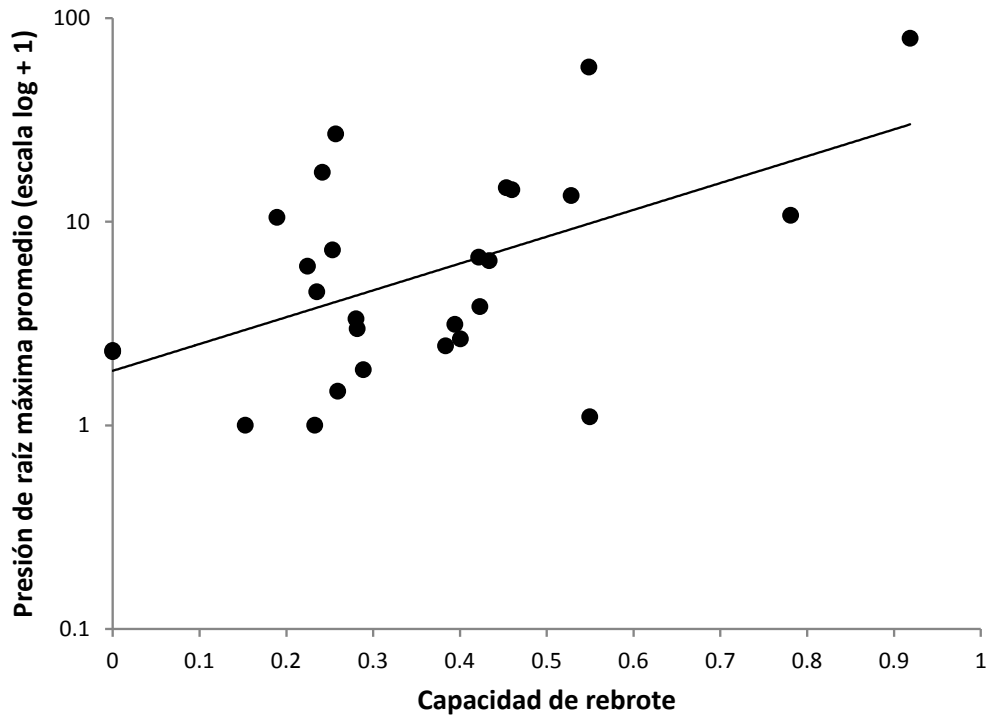


Figura 8. Relación entre la capacidad de rebrote (CR) y la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 27 especies arbóreas del bosque tropical seco.

Análisis filogenéticos – La presión de raíz (P_{mp}) presentó señal filogenética ($\lambda = 0.79$, $P = 0.028$). Las correlaciones entre la presión de raíz y los atributos funcionales de las especies basados en contrastes filogenéticamente independientes mostraron los mismos resultados que los métodos no filogenéticos. No se encontró una relación lineal significativa con la DM ($r = 0.05$, $P = 0.784$; Figura 9); tampoco se encontró una relación con el CAX ($r = -0.25$, $P = 0.203$; Figura 10) ni con el CAC ($r = -0.07$, $P = 0.710$; Figura 11). Sin embargo, sí se encontró una relación positiva con la CR ($r = 0.64$, $P < 0.001$; Figura 12).

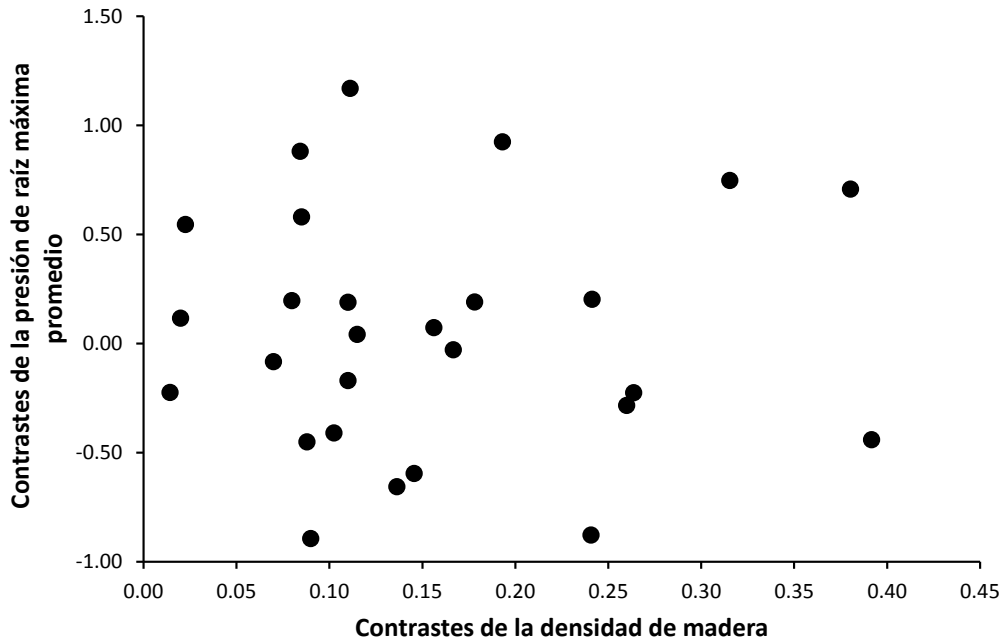


Figura 9. Relación entre los contrastes de la densidad de madera (DM) y los contrastes de la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco.

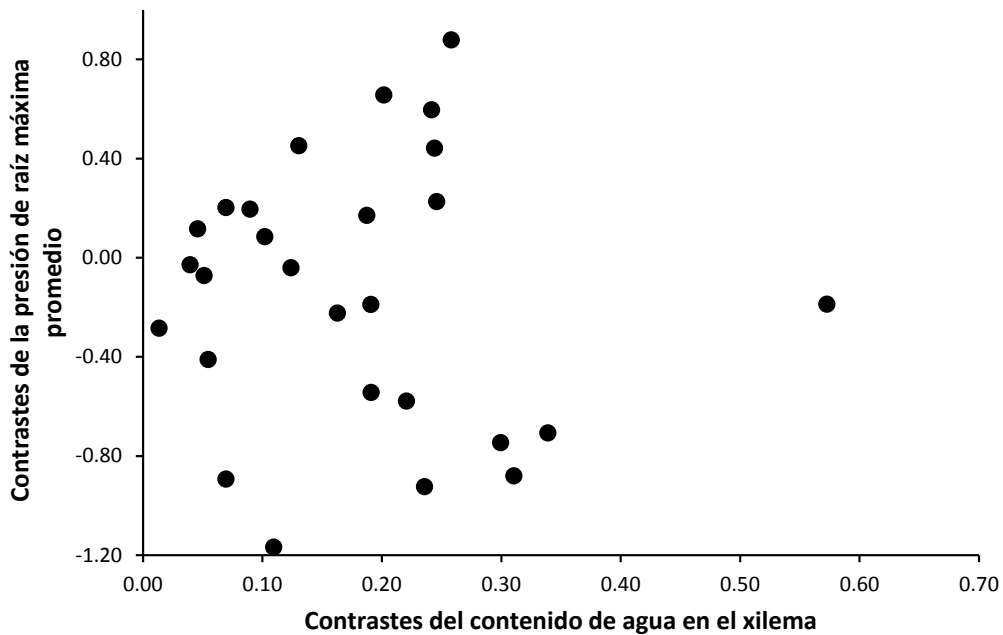


Figura 10. Relación entre los contrastes del contenido de agua en el xilema (CAX) y los contrastes de la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco.

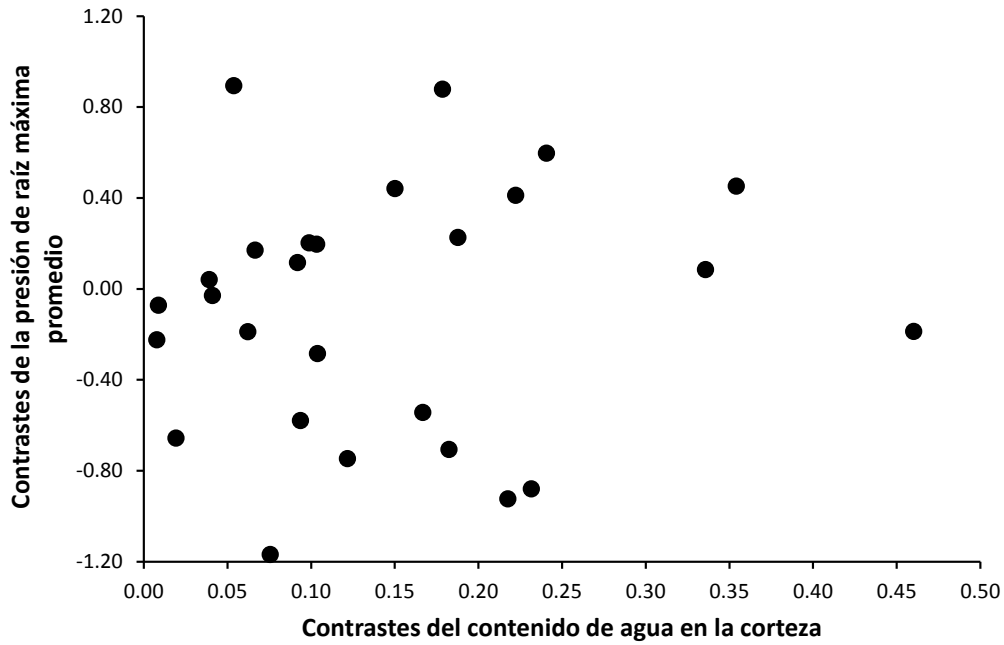


Figura 11. Relación entre los contrastes del contenido de agua en la corteza (CAC) y los contrastes de la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 28 especies arbóreas del bosque tropical seco.

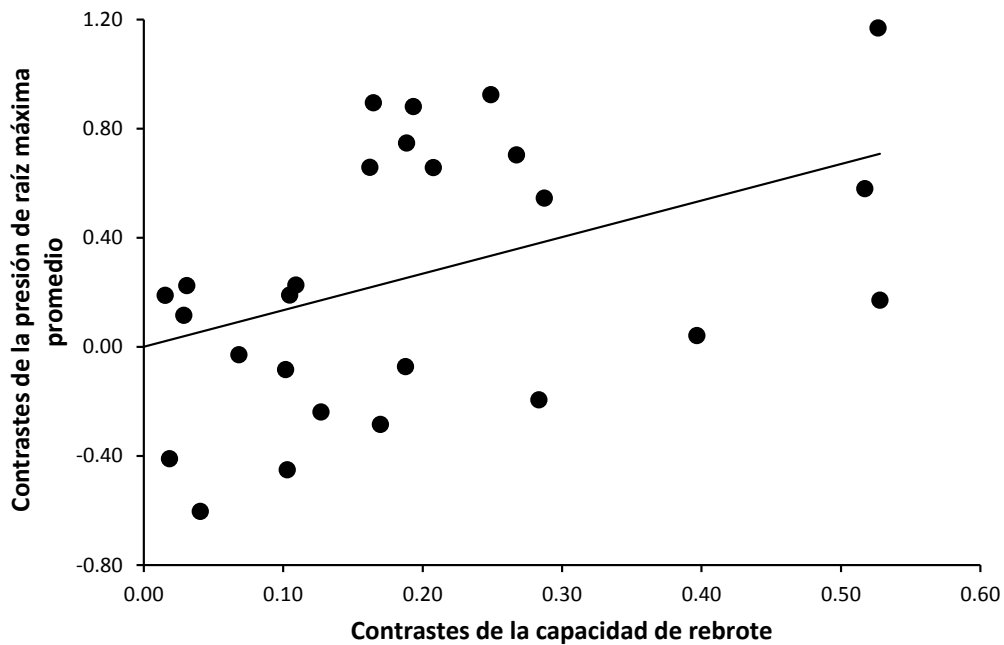


Figura 12. Relación entre los contrastes de la capacidad de rebrote (CR) y los contrastes de la presión de raíz máxima promedio (P_{mp}) de plantas jóvenes de 27 especies arbóreas del bosque tropical seco.

Discusión

La prevalencia de la presión de raíz ha sido estudiada en algunas comunidades de plantas y los resultados han variado mucho entre estudios. Ewers et al. (1997) encontraron que sólo cinco de 29 especies (17 %) de plantas trepadoras presentaban presión de raíz en la isla de Barro Colorado, Panamá; mientras que en un estudio realizado con 109 especies de plantas leñosas y trepadoras de distintas regiones tropicales y subtropicales (Costa Rica, México y Florida) se encontró evidencia de presión raíz en 61 especies (56 %; Fisher et al., 1997). Además, el total de las 53 especies de bambúes estudiados presentaban presión de raíz en una región subtropical en el oeste de China (Wang et al., 2011). En el presente estudio se encontró que más del 90 % de las especies de estudio presentaron presión de raíz, lo que sugiere que es un mecanismo de reparación de embolismos prevalente en las especies del bosque tropical seco.

Las magnitudes de presión de raíz registradas en este estudio (hasta 117 kPa en *Heliocarpus pallidus*) se encuentran dentro del intervalo que se ha reportado en la literatura. Los valores más altos (hasta 195 kPa) se encontraron en el bambú *Dendrocalamus latiflorus* en China (Cao et al., 2012), mientras que Fisher et al. (1997) reportaron valores de hasta 148 kPa en la especie trepadora *Cissus sicyoides* en Florida. Además, se han reportado magnitudes de hasta 120 kPa en el bambú *Rhipidocladum racemiflorum* en los bosques tropicales de Panamá (Cochard et al., 1994; Ewers et al., 1997) y de hasta 100 kPa en plantas trepadoras del género *Vitis* (Sperry et al., 1987). Sin embargo, en todos estos estudios se ha observado que la variación interespecífica de magnitud de la presión de raíz es alta pues sólo pocas especies son capaces de producir presiones elevadas y la mayoría

produce magnitudes intermedias o bajas. Este patrón de variación también se observó en este trabajo.

Por otro lado, la variación intraespecífica de la presión de raíz que se encontró en este trabajo fue muy alta. Esta variación fue incluso más elevada que la interespecífica en ocho especies. Cabe señalar que este es el primer estudio en el que se ha estimado la variación intraespecífica de esta variable.

En cuanto al efecto de reparación de embolismos, las magnitudes de presión de raíz producidas por las 10 especies de estudio fueron efectivas para reparar embolismos a alturas teóricas incluso mayores que las alcanzadas por las plantas de estudio. Una presión de raíz de tan solo 1 kPa es suficiente para disolver embolismos hasta a 1.26 m en plantas con diámetro de vaso de 25.5 μm , y hasta a 45 cm en plantas con vasos de 90.7 μm de diámetro. La mayor parte de las especies de plantas que se han estudiado producen presión de raíz suficiente como para reparar embolismos en todo su intervalo de altura. Sin embargo, algunas especies de lianas y bambúes sólo son capaces de reparar embolismos parcialmente (Ewers et al., 1997; Wang et al., 2011; Yang et al., 2012).

Variación filogenética de la presión de raíz

La intensidad de la señal filogenética en atributos funcionales de plantas se ha estudiado mediante métodos muy diversos, los cuales no son comparables entre sí en la mayoría de los casos (Münkemüller et al., 2012). En este trabajo se decidió usar el estadístico λ de Pagel ya que destaca por ser muy robusto en distintos escenarios evolutivos y ante información filogenética incompleta (Freckleton et al., 2002; Münkemüller et al., 2012).

Ríos et al. (2014) calcularon el estadístico λ para tres atributos ecofisiológicos de lianas y árboles relacionados con la adaptación a las condiciones lumínicas (tasa máxima fotosintética, tasa de respiración oscura y área foliar específica), y no encontraron evidencia de señal filogenética ($\lambda < 0.001$, o no significativo). En otro estudio se encontró una señal filogenética de intensidad de moderada a fuerte ($0.41 \leq \lambda \leq 0.83$) en la masa de la semilla, el diámetro máximo a la altura del pecho, la resistencia de la madera y el grosor de la hoja, mientras que el área foliar, el área foliar específica y el contenido de clorofila de la hoja tuvieron una señal filogenética débil ($\lambda \leq 0.33$; Yang et al., 2014). En este trabajo se encontró un valor de $\lambda = 0.79$, lo que sugiere que hay una señal filogenética fuerte en la magnitud de la presión de raíz. Así por ejemplo, dos familias poco relacionadas como las Boraginaceae y las Burseraceae presentaron presiones de raíz muy distintas (1.71 kPa y 12.89 kPa, respectivamente), en tanto que las especies dentro de cada familia presentaron presiones de raíz muy similares. No obstante, es recomendable realizar nuevos trabajos en los que se represente mejor a las familias que contaron con pocas especies de estudio para determinar si se mantiene el patrón observado de señal filogenética fuerte en la presión de raíz.

Correlaciones funcionales

Los patrones de coordinación de la presión de raíz con otros atributos que afectan la respuesta a la sequía son otra posible causa de variación en las magnitudes de este mecanismo de reparación de embolismos. Una hipótesis central en este trabajo es que la presión de raíz es menor tanto en especies con maderas duras y densas, como en especies con maderas blandas con altos contenidos de agua en el xilema y parénquima. En esta

hipótesis se espera además que las especies con maderas de densidad intermedia, usualmente con altas tasas de crecimiento y demanda hidráulica pero con poca capacidad de mantener la seguridad hidráulica, sean las que tengan los valores máximos de presión de raíz. Los resultados de este trabajo sugieren que la hipótesis planteada fue cierta entre las especies estudiadas del bosque tropical seco. Se encontró una función envolvente con forma de campana invertida en la que las especies de maderas con densidad intermedia podían presentar las magnitudes más altas de presión de raíz, mientras que las magnitudes más bajas se encontraron en las especies con maderas de densidad alta o baja, es decir, la función encontrada representa el límite biofísico de la relación entre ambas variables. Las especies con maderas de densidad intermedia se caracterizan por operar cerca de su límite hidráulico y dependen en gran medida de su capacidad para explotar los recursos de forma eficiente (Pineda-García et al., 2011; Pinzón-Pérez, 2013), por lo que son muy susceptibles a sufrir cavitación y embolismos más frecuentemente y por ende dependen más de la presión de raíz. Es posible que las plantas de madera con densidad intermedia que no presentaron magnitudes altas de presión de raíz cuenten con otros atributos que les permitan hacer frente a la sequía, como un control estomático eficiente, raíces profundas, etc., por lo que resulta interesante que en futuros trabajos se explore la relación de la presión de raíz con estos atributos. La estrategia funcional de las especies con maderas de densidad alta consiste en tener vasos angostos, los cuales son poco susceptibles a sufrir cavitación, y tener hojas con alto contenido de masa seca, además de raíces que son capaces de penetrar más profundamente en el suelo y aprovechar la humedad del suelo de estratos que las plantas de las otras estrategias funcionales no pueden aprovechar (Markesteyn et al., 2011b; Méndez-Alonzo et al., 2012; Pinzón-Pérez, 2013). Entonces estas plantas con densidad de madera alta no requieren de magnitudes altas de presión de raíz pues no sufren

tantos eventos de cavitación como las de densidad intermedia. Por otro lado, las especies con madera de densidad baja se caracterizan por tener vasos con diámetros grandes que son más susceptibles a sufrir embolismos. A pesar de su mayor susceptibilidad, sus reservas de agua les permiten desacoplarse del estrés hídrico del suelo (Goldstein et al., 1998; Stratton et al., 2000; Pineda-García et al., 2013), es por ello que las plantas con esta estrategia probablemente no requieren de magnitudes tan altas de presión de raíz.

Los atributos de la madera y de la corteza se encuentran íntimamente relacionados en las especies de los bosques tropicales secos. Por ejemplo, la densidad de la madera y el diámetro de los vasos se correlacionan significativamente ($r > 0.58$) con la densidad y el contenido de agua de la corteza (Rosell et al., 2013; Poorter et al., 2014). Partiendo de esta interrelación y de las ventajas que ofrece el tener reservas de agua en los tejidos, se esperaba que las especies con menor contenido de agua en la madera y la corteza tuvieran las magnitudes de presión de raíz más altas. Sin embargo, no se encontró una relación significativa entre estas variables. Se observó únicamente que las especies que produjeron las presiones de raíz más altas tenían contenidos bajos de agua en el xilema y la corteza, pero no se distinguió otra tendencia en los datos. Es probable que los mecanismos que controlan el uso de las reservas de agua en la madera y la corteza funcionen independientemente de los mecanismos de acumulación de osmolitos en la raíz.

El rebrote depende de los almacenes de carbohidratos no estructurales, principalmente de almidón, de la raíz y el tallo (Poorter et al., 2010; Schutz et al., 2011), por lo que se considera como una estrategia con un costo energético alto en cuanto a la asignación de recursos que requiere para llevarse a cabo (Bellingham y Sparrow, 2000; Lawes y Clarke, 2011). Ya que los carbohidratos no estructurales que se encuentran en la

raíz también funcionan como osmolitos que generan la presión de raíz, en este trabajo se esperaba que las especies con alta capacidad de rebrote presentaran magnitudes bajas de presión de raíz debido a una disyuntiva funcional entre la capacidad de formar nuevo xilema (rebrote) y la capacidad de reparar los embolismos en el tallo. No obstante, la capacidad de rebrote mostró una relación positiva con la presión de raíz; esto podría sugerir que para que haya rebrote es necesario que primero se reparen los embolismos que estén presentes en el xilema. Sin embargo, en el experimento que se llevó a cabo los tallos fueron cortados intencionalmente y no hubo manera de cuantificar qué secciones del tallo se encontraban realmente embolizadas. Cabe la posibilidad de que algunos de los muñones que se dejaron rebrotar presentaran una gran cantidad de vasos embolizados mientras que otros tuvieran un número bajo. Una forma de diseñar un experimento que permita probar si existe una disyuntiva funcional entre la capacidad de rebrote y la presión de raíz sería someter a las plantas a tratamientos de sequía de manera que algunos tallos se embolicen totalmente, y luego regar a las plantas y cuantificar el área que es capaz de rebrotar.

Aunque la filogenia tuvo un efecto importante en la variación de la presión de raíz, las correlaciones funcionales fueron muy consistentes con y sin el control de la filogenia. Sin embargo, hay que recordar que el análisis de contrastes independientes sólo es capaz de detectar tendencias lineales pero no es capaz de probar la hipótesis no lineal de la relación entre la densidad de madera y la presión de raíz.

Los resultados de este trabajo indican que la presión de raíz es un mecanismo de reparación de embolismos con una prevalencia muy alta en las especies del bosque tropical seco, y que su variación se debe en parte a la historia filogenética y en parte a la relación con las estrategias funcionales de las plantas. El ambiente hídrico que experimentaron las

plantas de estudio (potencial hídrico del suelo) no tuvo una relación significativa con la presión de raíz, lo que apoya la idea de que la variación interespecífica de la magnitud de raíz no es producto del ambiente en el que las plantas se encontraban.

De este trabajo se desprenden numerosas preguntas de investigación. Se sabe que la presión de raíz presenta una alta variación interespecífica, por lo que resulta interesante que se realicen nuevos estudios en los que se explore su relación con otros atributos funcionales de respuesta al estrés hídrico.

Conclusiones

-La presión de raíz es un mecanismo de reparación de embolismos prevalente en las plantas jóvenes de las especies arbóreas del bosque tropical seco de la región de estudio.

-Las magnitudes de presión de raíz parecen ser suficientes para reparar los embolismos incluso a alturas superiores que las alcanzadas por las plantas de estudio, sugiriendo que ésta puede ser un mecanismo importante para la reparación continua de embolismos en el xilema después de eventos de sequía.

-La presión de raíz presenta una señal filogenética fuerte.

-Las plantas con densidades de madera intermedias presentan las magnitudes más altas de presión de raíz, apoyando la hipótesis de que este mecanismo de reparación del xilema es más importante entre especies con mayor riesgo hidráulico.

-Las plantas con una alta capacidad de rebrote provocado por un daño artificial presentan las magnitudes más altas de presión de raíz. Sin embargo, no fue posible detectar si hay una disyuntiva funcional entre ambos atributos.

Literatura citada

- Aerts R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms trade-offs and plant soil-feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50: 29-37.
- Bellingham, P. J. y A. D. Sparrow. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.
- Blomberg, S. P. y T. Garland. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 899-910.
- Brodribb, T. J., D. J. M. S. Bowman, S. Nichols, S. Delzon y R. Burlett. 2010. Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* 188: 533-542.
- Cade, B. S. y B. R. Noon. 2003. A gentle introduction to quantile regression for ecologists. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 412-420.
- Cao, K. F., S. J. Yang, Y. J. Zhang y T. J. Brodribb. 2012. The maximum height of grasses is determined by roots. *Ecology Letters* 15: 666-672.
- Choat, B., S. Jansen, T. J. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon, R. Bhaskar, S. J. Bucci, T. S. Feild, S. M. Gleason, U. G. Hacke, A. L. Jacobsen, F. Lens, H. Maherali, J. Martínez-Vilalta, S. Mayr, M. Mencuccini, P. J. Mitchell, A. Nardini, J. Pittermann, R. B. Pratt, J. S. Sperry, M. Westoby, I. Wright y A. E. Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752-755.
- Cochard, H., F. W. Ewers y M. T. Tyree. 1994. Water relations of a tropical vine-like bamboo (*Rhipidocladum racemiflorum*): root pressures, vulnerability to cavitation and seasonal changes in embolism. *Journal of Experimental Botany* 277: 1085-1089.
- Davis, T. A. 1961. High root-pressures in palms. *Nature* 192: 277-278.
- Dixon, H. H. y J. Joly. 1895. On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 186: 563-576.

- Evert, R. F. 2006. Esau's plant anatomy: meristems, cells and tissues of the plant body: their structure, function and development. 3° edición. John Wiley & Sons, Inc. Hoboken.
- Ewers, F. W., T Améglio, H. Cochard, F. Beaujard, M. Martignac, M. Vandame, C. Bodet y P. Cruiziat. 2001. Seasonal variation in xylem pressure of walnut trees: root and stem pressures. *Tree Physiology* 21: 1123-1132.
- Ewers, F. W., H. Cochard y M. T. Tyree. 1997. A survey of root pressures in vines of a tropical lowland forest. *Oecologia* 110: 191-196.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1-15.
- Fisher, J. B., G. Ángeles, F. W. Ewers y J. López-Portillo. 1997. Survey of root pressure in tropical vines and woody species. *International Journal of Plant Sciences* 158: 44-50.
- Freckleton, R. P., P. H. Harvey y M. Pagel. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160: 712-726.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Patterns of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73: 179-186.
- Garland, T. Jr., P. H. Harvey y A. R. Ives. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41: 18-32.
- Goldstein, G., J. L. Andrade, F. C. Meinzer, N. M. Holbrook, J. Cavelier, P. Jackson y A. Celis. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell and Environment* 21: 397-406.
- Hacke, U. G. y J. S. Sperry. 2001. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 97-115.

- Holbrook, N. M., E. T. Ahrens, M. J. Burns y M. A. Zwieniecki. 2001. *In vivo* observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. *Plant Physiology* 126: 27-31.
- Knight, C. A. y D. D. Ackerly. 2002. Variation in nuclear DNA content across environmental gradients: a quantile regression analysis. *Ecology Letters* 5: 66-76.
- Koenker, R. 2013. quantreg: quantile regression. R package version 5.05. <http://CRAN.R-project.org/package=quantreg>.
- Koenker, R. y G. Basset. 1978. Regression quantiles. *Econometrica* 46: 36-50.
- Lawes, M. J. y P. J. Clarke. 2011. Ecology of plant resprouting: populations to community responses in fire-prone ecosystems. *Plant Ecology* 212: 1937-1943.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2006. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versión 3.02. <http://mesquiteproject.org>.
- Markesteyn, L., L. Poorter, F. Bongers, H. Paz y F. Sack. 2011a. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191: 480-495.
- Markesteyn, L., L. Poorter, H. Paz, L. Sack y F. Bongers. 2011b. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell and Environment* 34: 137-148.
- Martin, A. R., S. C. Thomas y Y. Zhao. 2013 Size dependent changes in wood chemical traits: a comparison of neotropical saplings and large trees. *AoB PLANTS* 5: plt039; doi:10.1093/aobpla/plt039.
- Méndez-Alonzo, R., H. Paz, R. C. Zuluaga, J. A. Rosell y M. E. Olson. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93 2397-2406.
- Midford, P. E., T. Garland, Jr. y W. P. Maddison. 2005. PDAP Package of Mesquite. Versión 1.16.

- Münkenmüller, T., S. Lavergne, B. Bzeznik, S. Dray, T. Jombart, K. Schiffrers y W. Thuiller. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 743-756.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884.
- Pineda-García, F. 2013. Mecanismos de resistencia a la sequía en plántulas de árboles de la selva seca. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Pineda-García, F., H. Paz y F. Meinzer. 2013. Drought resistance in early and late successional tropical dry forest species: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment* 36 405-418.
- Pineda-García, F., H. Paz y C. Tinoco-Ojanguren. 2011. Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and Environment* 34: 1536-1547.
- Pinzón-Pérez, L. F. 2013. Análisis morfo-funcional de plántulas para selección de especies útiles en la restauración de bosques secos tropicales secundarios. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Poorter, L., K. Kitajima, P. Mercado, J. Chubiña, I. Melgar y H. H. T. Prins. 2010. Resprouting as a persistence strategy of tropical forest trees: relations with carbohydrate storage and shade tolerance. *Ecology* 91: 2613-2627.
- Poorter, L. y L. Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321-331.
- Poorter, L., A. McNeil, V. H. Hurtado, H. H. T. Prins y F. E. Putz. 2014. Bark traits and life-history strategies of tropical dry- and moist forest trees. *Functional Ecology* 28: 232-242.

- Preston, K. A., W. K. Cornwell y J. L. DeNoyer. 2006. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist* 170: 807-818.
- Purvis, A. y T. Garland, Jr. 1993. Polytomies in comparative analyses of continuous characters. *Systematic Biology* 42: 569-575.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena, Austria.
- Revell, L. J. 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217-223.
- Ríos, R. S., C. Salgado-Luarte y E. Gianoli. 2014. Species divergence and phylogenetic variation of ecophysiological traits in lianas and trees. *PLoS ONE* 9: e99871.
- Rosell, J. A., S. Gleason, R. Méndez-Alonso, Y. Chang y M. Westoby. 2013. Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environmental producing bark diversity. *New Phytologist* 201: 486-497.
- Saha, S., N. M. Holbrook, L. Montti, G. Goldstein y G. K. Cardinot. 2009. Water relations of *Chusquea ramosissima* and *Merostachys clausenii* in Iguazu National Park, Argentina. *Plant Physiology* 149: 1992-1999.
- Schutz, A. E. N., W. J. Bond y M. D. Cramer. 2011. Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting *Acacia* saplings in African savanna. *Plant Ecology* 212: 2047-2055.
- Slot, M. y L. Poorter. 2007. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica* 39: 683-690.
- Sperry, J. S. 1983. Observations on the structure and function of hydathodes in *Blechnum lehmannii*. *American Fern Journal* 73: 65-72.
- Sperry, J. S., N. M. Holbrook, M. H. Zimmermann y M. T. Tyree. 1987. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiology* 83: 14-17.

- Stratton, L., G. Goldstein y F. C. Meinzer. 2000. Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in Hawaiian dry forest. *Plant, Cell and Environment* 23: 99-106.
- Tyree, M. T., S. D. Davis y H. Cochard. 1994. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *International Association of Wood Anatomists Journal* 15: 335-360.
- Tyree, M. T., B. M. J. Engelbrecht, G. Vargas y T. A. Khusar. 2003. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* 132: 1439-1447.
- Tyree, M. T., E. L. Fiscus, S. D. Wullschleger y M. A. Dixon. 1986. Detection of xylem cavitation in corn under field conditions. *Plant Physiology* 82: 597-599.
- Tyree, M. T. y J. S. Sperry. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 19-38.
- Wang, F., X. Tian, Y. Ding, X. Wan y M. T. Tyree. 2011. A survey of root pressure in 53 Asian species of bamboo. *Annals of Forest Science* 68: 783-791.
- Webb, C. O. y M. J. Donoghue. 2005. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes* 5: 181-183.
- White, P. R., E. Schuker, J. R. Kern y F. H. Fuller. 1958. "Root pressure" in gymnosperms. *Science* 128: 308-309.
- Yang, J., X. Ci, M. Lu, G. Zhang, M. Cao, J. Li y L. Lin. 2014. Functional traits of tree species with phylogenetic signal covary with environmental niches in two large forest dynamic plots. *Journal of Plant Ecology* 7: 115-125.
- Yang, S. J., Y. J. Zhang, M. Sun, G. Goldstein y K. F. Cao. 2012. Recovery of diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a subtropical woody bamboo species: embolism refilling by nocturnal root pressure. *Tree Physiology* 32: 414-422.

Zanne, A. E., G. Lopez-Gonzalez, D. A. Coomes., J. Ilic, S. Jansen, S. L. Lewis, R. B. Miller, N. G. Swenson, M. C. Wiemann y J. Chave. 2009. Global wood density database. Dryad. <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>.

Zhang, S. B., J. W. Slik, J. L. Zhang y K. F. Cao. 2011. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography* 20: 241-250.