



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA**

**RESPUESTA DE LOS ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL SECO A PULSOS DE SEQUÍA Y
HUMEDAD. UN ANÁLISIS COMPARATIVO ENTRE ESTRATEGIAS FUNCIONALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

FLOR LIZETH VEGA RAMOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

Cd. Mx. Mayo, 2016



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 INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA**

**RESPUESTA DE LOS ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL SECO A PULSOS DE SEQUÍA Y
HUMEDAD. UN ANÁLISIS COMPARATIVO ENTRE ESTRATEGIAS FUNCIONALES**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

FLOR LIZETH VEGA RAMOS

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

Cd. Mx. Mayo, 2016

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

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 29 de febrero de 2016, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **Maestra en Ciencias Biológicas** de la alumna **VEGA RAMOS FLOR LIZETH** con número de cuenta **302116485**, con la tesis **"Respuesta de los árboles del Bosque Trópicol Seco a pulsos de sequía y humedad. Un análisis comparativo entre estrategias funcionales"**, dirigida por el **Dr. Horacio Armando Paz Hernández**.

Presidente: Dra. Angelina Martínez Yrizar
Vocal: Dr. Fernando Pineda García
Secretario: Dr. Erick de la Barrera Montppellier
Suplente: Dra. Ma. del Consuelo Bonfil Sanders
Suplente: Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"

Cd. Universitaria, D.F., a 29 de abril de 2016



M. del Coro Arizmendi

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

Agradecimientos

Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al CONACYT por otorgarme 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. Rosa Irma Trejo Vázquez y al Dr. Erick de la Barrera Montpellier por sus valiosas observaciones durante la realización de esta tesis

Agradecimientos a título personal:

Primero que a nadie quiero agradecer a quienes han sido el motor de mi vida, y aún en la lejanía están a mi lado todo el tiempo. Mi maravillosa familia que está aquí a mi lado en cada palabra y experiencia. A mi mamá, por amarme tanto, por los consejos, por la fuerza que me transmite y por tolerar las ausencias. A mi padre por el apoyo, el amor y la confianza que día a día me acompañan. A mi hermano, mi compañero de vida y mi gran amigo. Los amo más que a nada en este mundo.

A mi abuela, mi ejemplo de vida, gracias por los momentos de paz y consejo. Gracias a la familia más buena y genial del mundo, los Ramos Martínez a quien debo buena parte de lo que soy; porque a través de los años entiendo que somos más que parientes, compañeros de toda la vida. Gracias A las tías Silvia, Lourdes, Ana, Juana, al tío Carlos por alentarme a ser mejor cada día. A mis primos, compañeros de risa y hermanos de corazón, Allan, Pepito, Randy a mi muñeca Sheila gracias por estar ahí siempre.

Gracias a Juan Alvarado, mi padrino. Gracias por el apoyo. A Jesus Vega, gracias por por estar ahí.

A mi familia cuadrúpeda que me llena de amor y alegría. Paula, Canelo, Ávalon, Sabo, Lilly, Luna, y La Katy que me odia. Son de lo mejor en mi vida.

Al patrón, Horacio Paz porque más que un asesor ha sido en todo este tiempo un gran amigo, un guía, un ejemplo de vida y un apoyo. Gracias por la paciencia, la comprensión y las enseñanzas.

A Erick de la Barrera por sus consejos y ánimos.

A la Dra. Irma Trejo por su tiempo, paciencia y esfuerzo.

A los miembros de mi comité revisor muchísimas gracias. Gracias a la Dra. Angelina Martínez por su ayuda. Y a la Dra. Consuelo Bonfil en especial, por el ánimo y consejos que me ha brindado desde la licenciatura.

Al gran Dr. Fernando “Rojo” Pineda, gran amigo y compañero. Tus enseñanzas, consejos y el tiempo están plasmadas en este trabajo.

Gracias al Chuzz, eres el mejor amigo quejumbroso y apesadumbrado que pude haber tenido en la vida. Tu compañía, tu apoyo, consejos y las risas a lo largo de nuestra amistad han llenado de buena vibra, no sólo Chamela, sino también Morelia y buena parte de mi vida desde la prepa.

A la banda de cuates más guarros, mugrosos y adorables del mundo que están siempre conmigo apoyando mis pasos. Marcus Pokus, la Eufonia, Montu, y la Mary. Pozoles 4 eva!!!

A Chamela, a todo el personal de la Estación de Biología que acogió mis largas estancias y que me enseñó tanto de mi amada selva. Gracias a Jorge Vega por las facilidades para realizar mis experimentos, a Maru, Norma, Delia, Nachita, Doña Eva y Doña Mago y demás personal que hicieron de mi tiempo en la selva momentos muy felices.

Gracias a Rafa Orozco por ayudarme a hacer este trabajo posible.

A los amigos de Chamela, la banda del pasillo de las transformaciones. Martha, Dianita, Freddy, Lalo, Eliza, Bibi, Marisa, Mariana, Ivonne, Carmen, el Christian, Sergio, Carlitos, Ana, Edaín, Liz, Juan Pablo, Taggert, Simón, El Suatón, Nefris, la morra Brendita etc etc...

tanta gente bonita que está involucrada en este trabajo. Gracias por su compañía y por las experiencias.

A la banda más chida de Morelia, Mildrette, Rafita Pulgoso, La Yola, Eloy, Margarita, mi querido Feli, la Chofy, Viris, Angelita, Marinita y Dante. Gracias por las risas y por la amistad que hemos compartido.

Gracias a Leo, por hacer mi vida más fácil en los trámites y por ser tan linda conmigo.

Gracias SieteSoles... no me olvides.

Gracias a quien me lea, este trabajo es para el mundo.

...Porque la vida se ríe de las previsiones, pone palabras donde imaginábamos silencios y súbitos regresos cuando pensábamos que nunca volveríamos a encontrarnos...

El viaje del Elefante

(J.Saramago)

Porque esta es mi revancha... vamos por más.

Indice

Resumen	1
Abstract	3
Introducción y planteamiento del problema	5
Las canículas como fuentes de heterogeneidad en la disponibilidad del agua en los bosques tropicales secos.....	5
Estrategias funcionales para enfrentar la sequía y para aprovechar el agua cuando está disponible.....	7
El éxito ecológico de las estrategias funcionales de árboles en diferentes escenarios de canículas.....	9
Objetivo general	13
Objetivos particulares.....	13
Hipótesis general	13
Hipótesis particulares.....	14
Métodos	16
La región de Chamela, Jalisco.....	17
Experimentos de simulación de canículas con plántulas.....	17
Análisis estadísticos.....	20

Resultados	22
Variación en el desempeño de las especies de árboles sometidas a diferentes pulsos de sequía y humedad.....	22
El efecto del tamaño de las plántulas sobre la respuesta a los pulsos de sequía-humedad.....	27
Efectos de los pulsos de sequía-humedad y la estrategia funcional sobre el desempeño de las especies.....	30
Discusión	43
El tamaño de las plantas afecta el éxito de las especies ante los pulsos de sequía-humedad.....	44
El desempeño de los árboles jóvenes ante escenarios de sequía-humedad depende de su estrategia funcional.....	46
Implicaciones ecológicas de la respuesta de las plantas jóvenes a los pulsos de sequía-humedad	52
Conclusiones	54
Literatura citada	56

Resumen

Los pulsos de sequía-humedad dentro del periodo de lluvias, conocidos como canículas, son fenómenos que causan heterogeneidad en la disponibilidad del agua y afectan severamente el desempeño de las plantas, ya que la sequía ocurre cuando las plantas están bajo procesos metabólicos acelerados. Se sabe bien cuál su efecto en la agricultura, pero prácticamente no se sabe nada de lo que ocurre en los árboles de los bosques que están expuestos a este régimen anual. Este conocimiento es de vital importancia, ya que en diversos escenarios de cambio climático los periodos secos dentro del periodo de lluvias se predice aumentarán en frecuencia o se volverán más severos. Para determinar los efectos de los pulsos de sequía-humedad en las plantas, es conveniente y sencillo hacer uso del enfoque funcional. En los bosques tropicales secos hay tres estrategias funcionales para resistir la sequía que pueden ser categorizadas en tres grupos: tolerantes, plantas muy seguras hidráulicamente con vasos del xilema muy reforzados y maderas duras; evasoras, plantas con respuestas rápidas de pérdida de hojas ante la sequía y almacenes de agua en tallos y raíces; y explotadoras, plantas con tasas de crecimiento elevadas.

En el presente estudio se sometió a 18 especies de árboles jóvenes del bosque tropical seco de Chamela, Jalisco, a cuatro escenarios de heterogeneidad en la disponibilidad del agua, o pulsos de sequía-humedad, controlando los riegos en una aproximación experimental en un terreno común a pulsos de sequía-humedad: a) un tratamiento control con riego continuo, b) siete periodos de sequías cortas frecuentes, c) cuatro periodos de sequías largas poco frecuentes, y d) una sequía prolongada (un periodo de 180 días de sequía). Se monitoreó la supervivencia y el crecimiento en diámetro y la altura de cada individuo al final de cada tratamiento.

En el análisis GLM mixto para la supervivencia, tomando en cuenta la influencia del tamaño inicial de las plantas al inicio del experimento, fueron significativos los factores tratamiento ($X^2=27.05$ $p<0.0001$), grupo funcional ($X^2=38.4$ $p<0.0001$) y la interacción entre ambos ($X^2=36.2$ $p<0.0001$). Los árboles del grupo de las evasoras tienen la tasa de mortalidad más alta de los tres grupos funcionales, mientras que las tolerantes la más baja. Entre más largo se vuelve en periodo seco en los pulsos de sequía-humedad más alta es la tasa de mortalidad de los tres grupos, aunque en los dos escenarios que presentan los niveles más fuertes de sequía los árboles del grupo de las evasoras se ven más desfavorecidos. En cuanto al crecimiento en diámetro de los tallos, el análisis mostró que fueron significativos los factores tratamiento ($F= 39.58$ $p <0.0001$) y grupo funcional ($F= 71.72$ $p<0.0001$), así como la interacción de ambos ($F= 371$ $p =0.0073$). Los árboles del grupo de las evasoras tiene una tasa relativa de crecimiento mucho más baja que los otros dos grupos funcionales, y con respecto a los pulsos de sequía-humedad, las tasas de todos los individuos disminuyen de acuerdo con el nivel de sequía al que fueron sometidos. En el crecimiento en altura de los individuos fue significativo efecto del tratamiento ($F= 111.63$ $p<0.0001$) y la interacción tratamiento por grupo funcional ($F=5.72$ $p =0.0005$). En este caso, entre más largo es el periodo de sequía al que se sometieron los árboles, menor es su tasa de crecimiento relativa, y la tasa de crecimiento es mayor en el grupo de las tolerantes que en los otros dos grupos funcionales en la sequía prolongada.

En este experimento, los suelos profundos parecen favorecer tanto la supervivencia como el crecimiento de las plantas gracias a sus raíces profundas, capaces de escapar a la sequía, pero en condiciones de suelos más someros los resultados podrían diferir.

Abstract

Dry spells during the wet season cause heterogeneity in water availability. These phenomena also affect severely plant performance as drought takes place when plants experience accelerated metabolic processes. The effects of dry spells are well understood in agriculture although information about trees in forests that experience this annual regime is almost inexistent. This knowledge is vital as several climate change scenarios predict that dry spells during wet season will increase in frequency and will become more severe. A functional approach is convenient and practical to assess the effects of dry spells on plants. Tropical dry forests plants show three functional strategies to cope with drought and can be categorized into groups: tolerant, plants with high hydraulic safety, reinforced xylem vessels and dense wood; avoiders, plants with a quick leaf shedding response to drought and water storage in stem and roots; and exploiters, plants with high growth rates.

In this study young plants of 18 tropical dry forest species of Chamela (Jalisco) were submitted to one of four scenarios of water availability heterogeneity (dry spell pulses) by controlling watering in a common garden experiment: (a) continuous watering (control treatment); (b) seven periods of frequent short droughts; (c) four periods of infrequent long droughts; and (d) one prolonged drought (180 days). Survival and growth in diameter and height were monitored at the end of each treatment cycle.

Survival was analyzed with a mixed general linear model (GLM) in which initial plant size effect was considered. Treatment ($X^2=27.05$ $p<0.0001$), functional group ($X^2=27.05$ $p<0.0001$) and the interaction between both factors ($X^2 = 36.2$ $p<0.0001$) were significant. Trees from avoiders group have the highest mortality rates of the three functional groups

while the tolerant group showed the lowest. Mortality rates of the three groups rose as the drought period became longer in the dry spell pulses. Although in the two scenarios with the harshest droughts trees from the avoiders group were the most negatively affected. Growth in diameter analysis showed that treatment ($F=39.58$ $p<0.0001$), functional group ($F=71.72$ $p<0.0001$), and the interaction between both factors ($F=371$ $p=0.0073$) were significant. Trees from avoiders group had lower relative growth rates than those of the other two functional groups. Regarding dry spell pulses, growth rates of all individuals lowered according to the drought level that they experienced. Treatment ($F=111.63$ $p<0.0001$) and the interaction between treatment and functional group ($F=5.72$ $p=0.0005$) had significant effects in plant growth in height. In this case, trees relative growth rates were lower as the drought periods became longer. Relative growth rates were higher in tolerant group than in the other two groups in prolonged drought.

In this study deep soils seem to favor survival and growth as plants are able to escape from drought by means of their deep roots. Results may differ in shallower soil conditions.

Respuesta de los árboles del Bosque Tropical Seco a pulsos de sequía y humedad. Un análisis comparativo entre estrategias funcionales.

INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Las canículas como fuentes de heterogeneidad en la disponibilidad del agua en los bosques tropicales secos de México

En México, sobre todo en la mitad occidental y sur del país, buena parte de América Central y partes del Caribe, la temporada de lluvias en el verano se caracteriza por una distribución bimodal en la precipitación, con máximos en los meses de junio y septiembre, y con elevada variación temporal marcada por períodos recurrentes sin lluvia. La ocurrencia de estas sequías cortas dentro de la época lluvias (también conocidas como canículas, sequías de medio verano o sequías intraestivales) genera pulsos de sequía-humedad para la vegetación (Mosiño y García 1969, Vidal 2005).

Los pulsos de sequía-humedad generan alta heterogeneidad temporal en la disponibilidad de agua y estos pulsos son detonadores en la actividad biogeoquímica y metabólica de los individuos que integran los ecosistemas donde ocurren (Schwinning et al. 2001). La canícula es entonces de gran relevancia para las plantas, ya que los pulsos de humedad determinan fuertemente el establecimiento de los individuos, la supervivencia y el crecimiento (García-Oliva *et al.* 1991, Orellana *et al.* 2009, Engelbrecht *et al.* 2006).

Los efectos negativos de la canícula o sequía intraestival son bien conocidos en la agricultura, dado que la sequía ocurre en plena estación de crecimiento de los cultivos de temporal (Vidal 2005). Se han reportado pérdidas de millones de hectáreas de maíz, frijol, cebada (Reyna-Trujillo 1970, Vega 1998, Conde et al. 2000) e incluso café en la parte oriental de México (Ruiz et al. 2009). Sin embargo, los efectos de las sequías cortas o pulsos de sequía-humedad en la época de lluvias sobre los bosques naturales o manejados son prácticamente desconocidos. La necesidad de conocer y predecir los efectos de la frecuencia e intensidad de las canículas sobre las comunidades naturales de plantas, es aún más clara cuando se consideran los escenarios climáticos futuros que predicen la concentración de lluvia en tormentas y la aparición de periodos cada vez más largos de sequía en la época de lluvias (Salati y Nobre 1991; Malhi y Phillips 2004).

En las comunidades naturales, la ocurrencia de estos fenómenos puede afectar la supervivencia y el crecimiento de las plantas, pues una interrupción drástica del suministro de agua durante la época de crecimiento acelerado puede llevar a las plantas a desbalances hídricos y de carbono severos (Schwinning et al. 2001), especialmente en el estadio de plántulas, cuando sus raíces son poco profundas y sus reservas de agua y carbohidratos son aún bajas (Paz et al. 2015). Se sabe que existe un efecto de las sequías que ocurren después de periodos de alta humedad en la supervivencia de las plántulas pioneras recién emergidas, y dicho efecto difiere entre especies, según la severidad y el tiempo que dure la sequía (Engelbrecht 2006).

En las regiones del bosque tropical seco de nuestro país dichos pulsos de sequía-humedad son fenómenos prevalecientes, cuya frecuencia y duración varía mucho entre años y parece ser errática (Orellana et al. 2009). Por ejemplo, Páramo-Pérez (2009) definió a un período

de sequía como los días con un contenido de agua del suelo menor al 5%, y reportó entre 11 y 20 eventos de sequía en la época de lluvias con duración de 3 a 30 días, en tanto que Orellana et al. (2009) han reportado duraciones de hasta 90 días. En principio tanto la frecuencia como la duración de estos eventos pueden tener efectos importantes en el crecimiento y la supervivencia de las plantas del trópico, tal como proponen Engelbrecht et al. (2006). A la fecha se cuenta con algunas evaluaciones experimentales de la resistencia de los árboles tropicales a un período de sequía abrupta, y se sabe que las respuestas de las especies varían ampliamente en mortalidad y crecimiento; desde las que soportan muy bien la sequía, hasta las que sufren mortalidad total (Tyree et al. 2002; Engelbrecht et al. 2006; Pineda-García et al. 2012). Sin embargo, en los bosques tropicales alejados del ecuador, las plantas frecuentemente se enfrentan a múltiples períodos de sequía y humedad, y no se conoce prácticamente nada sobre el destino de los árboles en escenarios donde, por ejemplo, ocurren muchas sequías cortas consecutivas o bien cuando ocurren unas cuantas, pero de larga duración.

La dificultad principal para analizar este fenómeno, estriba en la necesidad de monitorear durante muchos años el destino de las plantas, y en discriminar el efecto de las canículas del de otros factores ambientales. Un avance en esta dirección puede lograrse manipulando la frecuencia y duración de las sequías en condiciones experimentales. Hasta donde se sabe esta aproximación experimental no ha sido aún abordada en la literatura.

Estrategias funcionales para enfrentar la sequía y para aprovechar el agua cuando está disponible

Se sabe que los árboles del bosque tropical seco poseen una serie de caracteres morfológicos y fisiológicos que les permiten resistir la condición estresante de la sequía, mismos que se

expresan en un continuo de estrategias funcionales, que incluyen tolerar fisiológicamente la sequía, retrasar la misma, o evadirla (Nielsen y Orcutt 1996, Tyree et al. 2003, Larcher 2003).

La capacidad para retrasar e incluso evadir la sequía se asocian con la capacidad de desarrollar raíces profundas, de desarrollar y utilizar almacenes de agua en los tejidos de la planta, a la existencia de mecanismos de restricción estomática, y a la caída de las hojas en respuesta a la sequía (Tyree 2003). La tolerancia, por otro lado, se asocia con la resistencia del xilema a la cavitación, fenómeno que describe la vulnerabilidad de los conductos vasculares a formar embolismos que interrumpen la columna de agua (Tyree y Sperry 1989, Tyree 2003).

En las especies tropicales se ha observado un amplio intervalo de variación, tanto en los caracteres que se asocian con la evasión como con la tolerancia. Así pues, la vulnerabilidad a la formación de embolismos varía entre las especies en un factor de 15 veces (Markesteyn et al. 2010; Méndez-Alonzo et al. 2012), la velocidad de caída de las hojas en respuesta a la sequía varía en un factor de 11, y los almacenes de agua en los tallos varían en un factor de cinco veces (Borchert et al. 1994; Méndez-Alonzo et al. 2012; Pineda-García et al. 2012; Spear et al. 2015). Esto sugiere una gran diversidad en las estrategias de resistencia a la sequía de las especies leñosas del trópico (Markesteyn et al. 2011; Méndez-Alonzo 2012; Pineda-García et al. 2015).

En estudios previos se ha sugerido que estos atributos covarían y que existe una disyuntiva funcional entre tolerar y evadir la sequía. Las especies que presentan un xilema con alta resistencia a la cavitación tienden a presentar vasos delgados y tejidos densos, con poco almacén de agua y alta retención de las hojas, en tanto que las especies con baja resistencia

a la cavitación presentan vasos amplios, tejidos con alto almacén de agua y una rápida disminución del área foliar (superficie transpiratoria), que les permite escapar de la sequía (Markesteyn et al. 2010, Mendez-Alonzo et al. 2012). Se ha propuesto que esta disyuntiva entre tolerar y evadir la sequía puede a su vez implicar una disyuntiva entre la capacidad de tolerar la sequía y la de explotar el agua durante los pulsos de humedad cuando ésta se encuentra disponible. Esto se debe a que los vasos estrechos, que confieren seguridad hidráulica, restringen fuertemente el flujo de agua necesario para la fotosíntesis, en tanto que los vasos amplios, si bien no confieren seguridad, permiten una alta eficiencia en la conducción del agua, que permite mantener elevadas tasas de fotosíntesis (Santiago et al. 2004, Pratt et al. 2007, Meinzer et al. 2008, Pineda-García 2015). Esto conlleva a que durante los pulsos de agua, las especies evasoras sean más capaces de explotar el agua de manera eficiente que las tolerantes. Debido a que ambas estrategias para enfrentar la sequía representan costos en la asignación de carbono, ya sea a tejidos densos con alta resistencia a la cavitación, o bien a grandes cantidades de tejido de almacenamiento, con alto costo respiratorio, se espera que ambas estrategias conlleven restricciones en la asignación a tejidos productivos, y por tanto al crecimiento de la planta (Paz et al. 2015). En principio, se esperaría que las especies intermedias, con densidad alta de tejidos, capacidad de almacenamiento de agua y velocidad de pérdida de hojas intermedias, pudieran alcanzar las máximas eficiencias en el uso de agua durante los pulsos de humedad, y traducirlo en altas tasas de crecimiento, al costo de presentar una muy baja resistencia a la sequía y elevado riesgo de muerte por cavitación masiva. La presencia de dichas especies explotadoras, con valores intermedios en el eje de tolerancia vs evasión a la sequía, y además con altas tasas de fotosíntesis y de pérdida de agua por transpiración, así como de crecimiento, ha sido documentada en los bosques tropicales secos, y se han considerado como especies pioneras

u oportunistas (Pineda-García 2015). El continuo de estrategias funcionales, determinado por las disyuntivas mencionadas, ha sido detectado también en un gran número de especies leñosas en México y Sudamérica, utilizando atributos morfo-funcionales de fácil medición, como ejemplo, el contenido de más a seca en hojas, áreas foliares específicas, la velocidad de caída de las hojas entre otros), que son indicadores de las tasas fisiológicas (Poorter y Markensteijn 2008; Pinzón-Pérez 2013). Analizando el espacio morfo-funcional, estos autores detectaron tres estrategias funcionales: 1) especies tolerantes, con tallos muy densos, raíces profundas y hojas pequeñas y densas. En estas especies la seguridad hidráulica es muy alta, ya que los tejidos densos se asocian con vasos de xilema delgados y muy resistentes a la cavitación, sin embargo poco conductivos, 2) especies explotadoras, con tallos no muy duros ni con almacenes de agua, hojas más grandes que maximizan la captura de luz, y alta densidad de raíces finas que facilitan la absorción de agua y nutrientes del suelo. Estas especies son poco resistentes a la sequía, pero muy eficientes en la formación de masa, lo cual las hace excelentes competidoras. 3) especies evasoras, con tejidos poco densos, con alto contenido de agua, que indican alta eficiencia hidráulica y alto riesgo de cavitación, con rápida pérdida de hojas ante la sequía y con almacenes de agua y carbohidratos no estructurales en las raíces y(o) los tallos, que sugieren una alta habilidad para evadir o retrasar tempranamente a la sequía (Pineda et al. 2012).

Estos grupos funcionales así definidos describen sólo los patrones más extremos en los ejes de covariación, ya que la distribución de las especies a lo largo de dichos ejes indica que existe un continuo de estrategias funcionales en las plantas del bosque tropical seco.

El éxito ecológico de las estrategias funcionales de árboles en diferentes escenarios de canículas

Un aspecto sorprendente en los bosques tropicales es la aparente coexistencia o mezcla de especies con estrategias funcionales contrastantes en un mismo sitio o ambiente (Borchert 1994; Pineda-García et al. 2011; Pineda-García et al. 2012 Méndez-Alonzo et al. 2013; Letcher et al. 2015). Este patrón de diversidad con una escasa señal de segregación funcional entre ambientes, sugiere que otros factores, como la variación temporal en precipitación o sequías (particularmente elevada en bosques tropicales secos) puede favorecer la coexistencia de estrategias funcionales contrastantes, que se ven favorecidas en años con distintos regímenes en los pulsos de humedad-sequía (Kelly et al. 2008, Páramo-Pérez 2009). Esta propuesta cobra fuerza al tomar en cuenta que las disyuntivas funcionales detectadas entre las especies parecen restringir la habilidad de los árboles para resistir la sequía, o bien su habilidad para explotar el agua y crecer durante los pulsos de lluvia. De acuerdo con la elevada convergencia en las restricciones fisiológicas detectadas las especies explotadoras, por ejemplo, sólo podrían ser exitosas y reclutarse de manera masiva en años con alta precipitación y sequías poco frecuentes y poco duraderas. En tanto, las especies evasoras podrían ser desfavorecidas en años con sequías frecuentes y cortas, ya que podrían sufrir desbalances de carbono como consecuencia de la inversión repetida en tirar y producir nuevas hojas. En contraste, las especies evasoras podrían ser favorecidas con respecto a las tolerantes en años con sequías poco frecuentes pero prolongadas, ya que las primeras escapan rápidamente a la sequía, en tanto que las segundas pueden llegar a sufrir cavitación masiva y colapso hidráulico. En este estudio ponemos a prueba la hipótesis de que las sequías cortas y frecuentes favorecen distintas estrategias funcionales de árboles, que las sequías prolongadas. Para abordar esta hipótesis estudiaremos 18 especies que representan una gama amplia de estrategias; desde las tolerantes a la sequía, hasta las que la evaden.

Conocer el impacto de las canículas sobre el desempeño, la distribución y la abundancia de las especies arbóreas del bosque tropical seco es sin duda de gran relevancia, no sólo para entender los procesos que mantienen la diversidad de árboles, sino también para hacer predicciones sobre las respuestas del bosque a escenarios climáticos futuros. Sin embargo, la capacidad de predecir el éxito relativo de las especies y la composición funcional de los bosques, depende fuertemente del entendimiento de los mecanismos fisiológicos implicados. En este contexto, de nuevo, entender la interacción entre los escenarios de canículas y la respuesta de las estrategias funcionales de los árboles resulta un esfuerzo estratégico. Esto tiene una relevancia clara cuando se consideran escenarios climáticos futuros, debido a que la concentración de lluvia en tormentas y la aparición de períodos cada vez más largos de sequía, aún en la época de lluvias, son predichas por modelos de cambio climático global (Salati y Nobre 1991; Malhi y Phillips 2004). Según predicciones y escenarios de simulación para Mesoamérica y nuestro país, se espera que los periodos de sequía durante la época de lluvias se hagan más severos, dado una reducción en el primer pico de lluvias, que generalmente ocurre entre junio y julio. Así pues el periodo seco entre agosto y septiembre se hace mucho más seco y cálido (Peralta et al. 2008, Rauscher et al. 2008). Las condiciones de sequía en el bosque tropical seco pueden ser aún más severas en años donde se presenta el fenómeno climático de "El Niño" ya que el periodo de sequía intraestival se hace más seco y más largo (Lifetime et al. 1999, Engelbecht et al. 2006, Peralta 2008).

Comúnmente en la literatura ecológica se han hecho inferencias acerca del éxito potencial de las especies en distintos escenarios de sequía, con base en los atributos funcionales de las mismas (Poorter y Markesteijn 2008; Méndez-Alonzo et al. 2012). Sin embargo, se ha

puesto poco esfuerzo en poner a prueba la relación entre las estrategias funcionales para enfrentar la sequía y el desempeño real de las especies en el campo (Tyree et al. 2002). Esta importante tarea está aún pendiente en muchas comunidades vegetales, y resulta fundamental para poder entender el valor adaptativo de lo que reconocemos como estrategias, y de la utilidad de los atributos funcionales para poder predecir el éxito de las especies en escenarios ambientales diversos. El presente estudio logrará avances importantes en este vacío crítico de información, al evaluar el desempeño de plántulas de múltiples especies, representativas de un amplio rango de estrategias funcionales, ante escenarios experimentales de canículas en campo.

Uno de los determinantes principales del éxito de reclutamiento de las plantas en ambientes naturales, donde sufren distintos factores de estrés, es su tamaño (White y Harper 1970, Levitt 1980, Blum y Sullivan 1997). Típicamente las plantas con mayor tamaño pueden sobrevivir con más éxito a la sequía, ya que al tener raíces más profundas pueden tener acceso al agua a mayor profundidad, y poseen una mayor cantidad de reservas de agua que facilitan el retraso del estrés hídrico. Sin embargo, los organismos pequeños no son versiones en miniatura de los grandes; por ejemplo, las plantas grandes tienen tasas de crecimiento relativo menores que las pequeñas, debido a que la asignación a tejidos no productivos, como el soporte, aumenta con el tamaño del individuo (Larcher 2003). Entonces, dos especies pueden diferir en su éxito ante la sequía, simplemente debido a que desarrollan tamaños o portes muy diferentes, y no debido a su fisiología o estrategia funcional. Por tal razón, el estudio de las ventajas ecológicas de las diferentes estrategias funcionales de plantas requiere de explorar y discernir los efectos intrínsecos del tamaño en la supervivencia, el crecimiento y el funcionamiento de las plantas. En este estudio se

realiza un análisis comparativo de la supervivencia y crecimiento de múltiples especies ante la sequía, explorando primero los efectos debidos al tamaño y aquellos debidos a las diferencias funcionales o estrategias.

OBJETIVO GENERAL

Determinar el efecto de los pulsos de sequía-humedad en el éxito ecológico de árboles del trópico seco y su interacción con la estrategia funcional

Objetivo particular:

Detectar experimentalmente el efecto de diferentes regímenes de sequía-humedad (duración y frecuencia) en la supervivencia y el crecimiento de plántulas de tres grupos funcionales de especies de árboles del bosque tropical seco: tolerantes a la sequía, evasoras a la sequía, y explotadoras de recursos.

HIPÓTESIS GENERAL

Los pulsos de sequía-humedad son un fenómeno climático que afecta fuertemente la supervivencia y el crecimiento de los árboles en el trópico seco de manera negativa, debido a que una interrupción en la disponibilidad de agua cuando las plantas están creciendo aceleradamente puede provocarles desbalances hídricos severos.

Hipótesis particulares

Las sequías cortas dentro de los periodos de lluvia afectan de manera diferencial a las especies, dependiendo de la estrategia funcional de las mismas. Las sequías prolongadas favorecerán a las especies que evaden rápidamente vía la pérdida de área foliar, mientras que se desfavorecerán las especies que toleran o afrontan la sequía por riesgo de falla

hidráulica si la sequía se hace demasiado larga. Por el contrario, las sequías frecuentes y cortas favorecerán más a las especies con alta tolerancia fisiológica y lenta respuesta de evasión, debido a que mantienen un bajo riesgo de muerte por falla hidráulica masiva y bajo riesgo de agotamiento de reservas de carbono, mientras que las evasoras se desfavorecerán ya que emplean grandes cantidades de carbono en la recuperación del área foliar. Las especies con alta capacidad para explotar recursos, pero con baja tolerancia y baja asignación a reservas, serán favorecidas solo en ambientes con bajo riesgo de sequía o ausencia de pulsos de sequía-humedad en donde pueden tener mayores tasas de crecimiento.

MÉTODOS

La región de Chamela, Jalisco

El estudio se llevó a cabo en la Estación de Biología Chamela, en el estado de Jalisco, México cuyas coordenadas son 19°30'N, 105°03'W. La topografía predominante de lomeríos bajos, tiene una elevación menor a los 150 m s.n.m. La temperatura media anual es de 24.9°C, con una amplia variación entre la máxima (entre 29° y 32° C) y la mínima (entre 15° y 23°C) (Bullock 1986). El sitio de estudio es un área natural protegida dentro de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala, sin asentamientos ni actividades productivas, por lo que tiene bajo, o nulo impacto humano (Noguera et al. 2003)

La vegetación dominante es el Bosque Tropical Seco, que se caracteriza por árboles la abundancia de especies de tallos delgados, un dosel de baja estatura cuyo máximo son 12 m, y algunos arbustos principalmente (Lott et al. 1987). La diversidad de árboles es de 277 especies distribuidas en 44 familias, de las cuales Fabaceae y Euphorbiaceae son las más diversas con 57 y 26 especies respectivamente (Lott y Atkinson 2002)

El patrón de lluvias es marcadamente estacional y éstas se concentran normalmente entre los meses de junio y octubre. La precipitación media anual es de 780 mm, aunque existe una gran variación interanual, que va desde 452 mm en los años más secos hasta 1393 mm en los más húmedos (García-Oliva et al. 2002). Los patrones de variación se deben principalmente a la incidencia de los ciclones tropicales, por ello son poco predecibles tanto dentro, como entre años (García-Oliva et al. 1991). Asimismo, en esta región las lluvias no ocurren de manera continua, sino que están compuestas por pulsos de humedad y sequía, que también varían de manera errática (García-Oliva et al. 1995).

Experimento de simulación de canículas con plántulas

Se estudiaron plántulas de cuatro meses de edad de 20 especies arbóreas dominantes o prominentes del bosque tropical seco en la región de Chamela, Jalisco. Se eligieron seis especies tolerantes a la sequía, seis evasoras y ocho explotadoras de agua (Cuadro 1). Se colectaron semillas maduras y sanas de 10 árboles de cada especie y se germinaron en camas de arena de río en un invernadero, para trasplantarse a un jardín común en el bosque cuando los cotiledones estuvieron completamente extendidos. La germinación se hizo de manera escalonada, es decir por bloques en los cuáles fue tomado en cuenta el tiempo que tardan en emerger las plántulas, procurar introducir al experimento a todas las especies en un periodo de tres semanas.

El sitio de experimentación es un terreno plano de 19 m x 32 m en el interior del bosque, sin cobertura vegetal y protegido de la lluvia o escurrimientos mediante techo de plástico y zanjas. El terreno cubierto fue subdividido en 20 bloques de 4 x 1 m, y en cada bloque se dispusieron de manera aleatoria seis individuos de cada especie (Fig. 1).

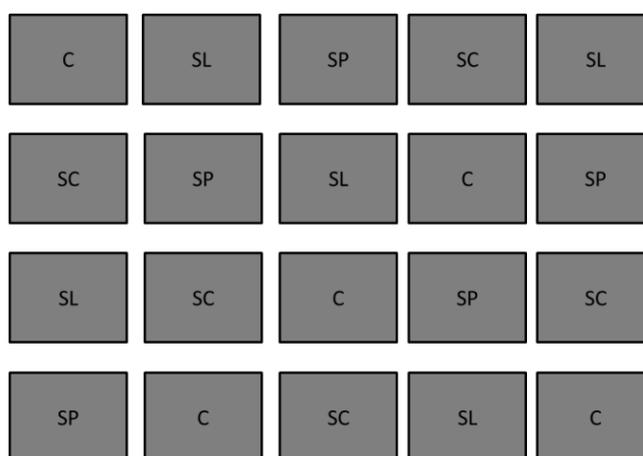


Figura 1. Diseño experimental de la parcela montada en el terreno común en un sitio abierto en el interior del bosque para la simulación de pulsos de sequía-humedad. Letras diferentes simbolizan distintos tratamientos. Control (C), Sequías cortas frecuentes (SC), Sequías largas poco frecuentes (SL), Sequía prolongada (SP).

Sesenta días después del trasplante (mayo de 2014), se aplicaron al azar tres tratamientos experimentales simulando escenarios de pulsos de sequía-humedad registrados en Chamela (Páramo-Pérez 2011), así como un control con riego continuo. Cada tratamiento fue aplicado a cinco bloques: 1) sequías cortas y frecuentes: riego 10 días, no riego 15 días. Se simularon 7 ciclos de pulso de sequía-humedad a lo largo de 175 días; 2) sequías largas y poco frecuentes: riego 10 días, no riego 30 días. Se simularon 4 ciclos a lo largo de 180 días; 3) sequía prolongada: sin riego y hasta que todas las plantas perdieron sus hojas. Se requirieron 175 días para que todas las especies perdieran todas sus hojas; 4) control: riego continuo. Los pulsos de sequía corta frecuente y sequía larga poco frecuente fueron modelados a partir del trabajo de Páramo Pérez (2011), donde se encontró que en años húmedos 15 días es el promedio de sequía intraestival más larga, mientras que en años secos 30 días es el promedio de sequía intraestival. La lluvia simulada durante los pulsos de humedad correspondió a 20 mm de precipitación cada dos días, un valor común registrado en Chamela (García-Oliva et al 1995, Páramo-Pérez 2011).

Al final de cada ciclo de sequía-riego, se monitoreó la supervivencia (asignando el valor 0 cuando un individuo estaba muerto y 1 si estaba vivo) y el crecimiento (altura en cm, y diámetro a la base del tallo en mm). Para corroborar la muerte de los individuos, al final del

experimento se procedió a regar todos los tratamientos de manera continua durante un mes; de esta forma todos aquellos individuos que rebrotaron, fueron registrados como vivos.

Cuadro 1. Lista de especies de plántulas monitoreadas en la parcela experimental de simulación de pulsos de sequía-humedad. El grupo funcional al que pertenecen fue tomado del trabajo de Pinzón-Pérez (2013).

ESTRATEGIA	ESPECIES	FAMILIA
TOLERANTES	<i>Caesalpinia platyloba</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Caesalpinia eriostachys</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Piptadenia constricta</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Pithecelobium dulce</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Haematoxylum brasiletto</i>	<i>Fabaceae</i>
EVASORAS	<i>Rupechtia fusca</i>	<i>Poligonaceae</i>
	<i>Ipomoea wolcottiana</i>	<i>Convolvulaceae</i>
	<i>Ceiba aesculifolia</i>	<i>Malvaceae</i>
	<i>Amphipterigyum adstringens</i>	<i>Anacardiaceae</i>
	<i>Ceiba grandiflora</i>	<i>Malvaceae</i>
	<i>Gliricidia sepium</i>	<i>Fabaceae</i>
EXPLOTADORAS	<i>Bursera instabilis</i>	<i>Burseraceae</i>
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Boraginaceae</i>
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	<i>Malvaceae</i>
	<i>Acacia farnesiana</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Apoplanesia paniculata</i>	<i>Fabaceae</i>
	<i>Cordia elaeagnoides</i>	<i>Boraginaceae</i>
	<i>Swietenia macrophylla</i>	<i>Meliaceae</i>
	<i>Crescentia alata</i>	<i>Bignoniaceae</i>

Análisis estadísticos

El primer paso en el análisis consistió en la exploración de los efectos del tamaño de las plantas (diámetro a la base), sobre las variables de respuesta medidas; la probabilidad de supervivencia, estimada como la proporción de sobrevivientes al final del experimento, y la tasa relativa de crecimiento en diámetro y altura de las plantas vivas al final del experimento, estimada como: $(\ln(\text{valor inicial}) - \ln(\text{valor final})) / \text{días transcurridos}$ (Pérez- Harguindeguy et al. 2013). El efecto general del tamaño sobre la tasa de crecimiento se exploró con regresiones no lineales para cada tratamiento, utilizando como puntos a todas las plantas experimentales. La exploración análoga para la supervivencia, se realizó utilizando un modelo lineal generalizado Logit, modelando la respuesta binaria de cada individuo, vivo o muerto. Además, para entender de manera más fina los efectos del tamaño en cada especie estudiada y la posible interacción con el escenario de canícula, se empleó un modelo lineal generalizado por especie y tratamiento. Posteriormente, para poder separar el efecto del tamaño en la supervivencia y el crecimiento, de los efectos debidos a la estrategia funcional de las especies, se realizaron dos procedimientos. Por un lado para cada especie y tratamiento se estimaron tanto la probabilidad de supervivencia y las tasas de crecimiento en diámetro y altura para un tamaño común de planta, utilizando las regresiones obtenidas en cada caso. El tamaño utilizado fue de 3.5 mm de diámetro, ya que todas las especies presentaron individuos de esa talla. En los casos en que la variable de respuesta no presentó una relación significativa con el tamaño, se utilizaron los valores del tamaño promedio. Entonces, la hipótesis de la interacción entre la estrategia funcional y el tratamiento se probó utilizando los valores de supervivencia y las tasas de crecimiento de las especies para un mismo tamaño de planta. Se utilizaron modelos generalizados mixtos, donde el tratamiento y el grupo funcional fueron

factores fijos, en tanto que el bloque fue aleatorio. Ya que las unidades experimentales del grupo funcional se expandieron dentro de las unidades del tratamiento de canícula, es decir que en los tres tratamientos de pulsos de sequía-humedad y en el control estaban presentes los tres grupos funcionales,, sólo la interacción entre GF y tratamiento se probó utilizando el error residual del modelo, en tanto que los otros factores se probaron utilizando errores estimados con la técnica Restricted Maximum Likelihood REML (Bailey, 2008). En el caso de la supervivencia se empleó un modelo logit, en tanto que para las tasas de crecimiento se empleó un modelo con función identidad y distribución normal (Bailey, 2008). Todos los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico JMP versión 9.0 (SAS Institute, Cary, NC, USA).

Resultados

Variación en el desempeño de las especies de árboles sometidas a diferentes pulsos de sequía y humedad

La supervivencia y las tasas relativas de crecimiento promedio de las especies variaron fuertemente entre los escenarios de pulsos de sequía-humedad simulados (Figuras 2- 4) En el control (no sequía), la supervivencia en general fue muy alta en todas las especies, variando entre 75% y 100% (Fig. 2a), siendo *Ceiba aesculifolia* (Ceas) la especie con la supervivencia más baja. En los escenarios de sequías cortas la supervivencia varió entre 35% y 100%, en las sequías largas entre 45% y 100%, y en la sequía progresiva entre 3% y 100%, dependiendo de la especie (Fig. 2b, 2c). De manera cualitativa, se pudo observar que la variación entre especies al interior de cada grupo funcional parece ser menor en las tolerantes y mayor en las explotadoras (Fig. 2).

Un resultado notable fue que las especies tolerantes en general no sufrieron mortalidad severa, sino hasta el escenario de sequía más larga (sequía prolongada). En este escenario la mortalidad de cuatro de las seis especies tolerantes se incrementó más de 20% y dos prácticamente no sufrieron mortalidad con respecto al control (Fig. 2). En contraste, en las especies evasoras la supervivencia tendió a disminuir de manera progresiva con la longitud de la sequía (Fig 2); en la sequía corta cuatro de las seis especies de este grupo? mostraron decrementos en la supervivencia de más del 20% con respecto al control, siendo *Ceiba aesculifolia* (Caes) la más afectada y *Amphipterigyum adstringens* (Amad) la menos.

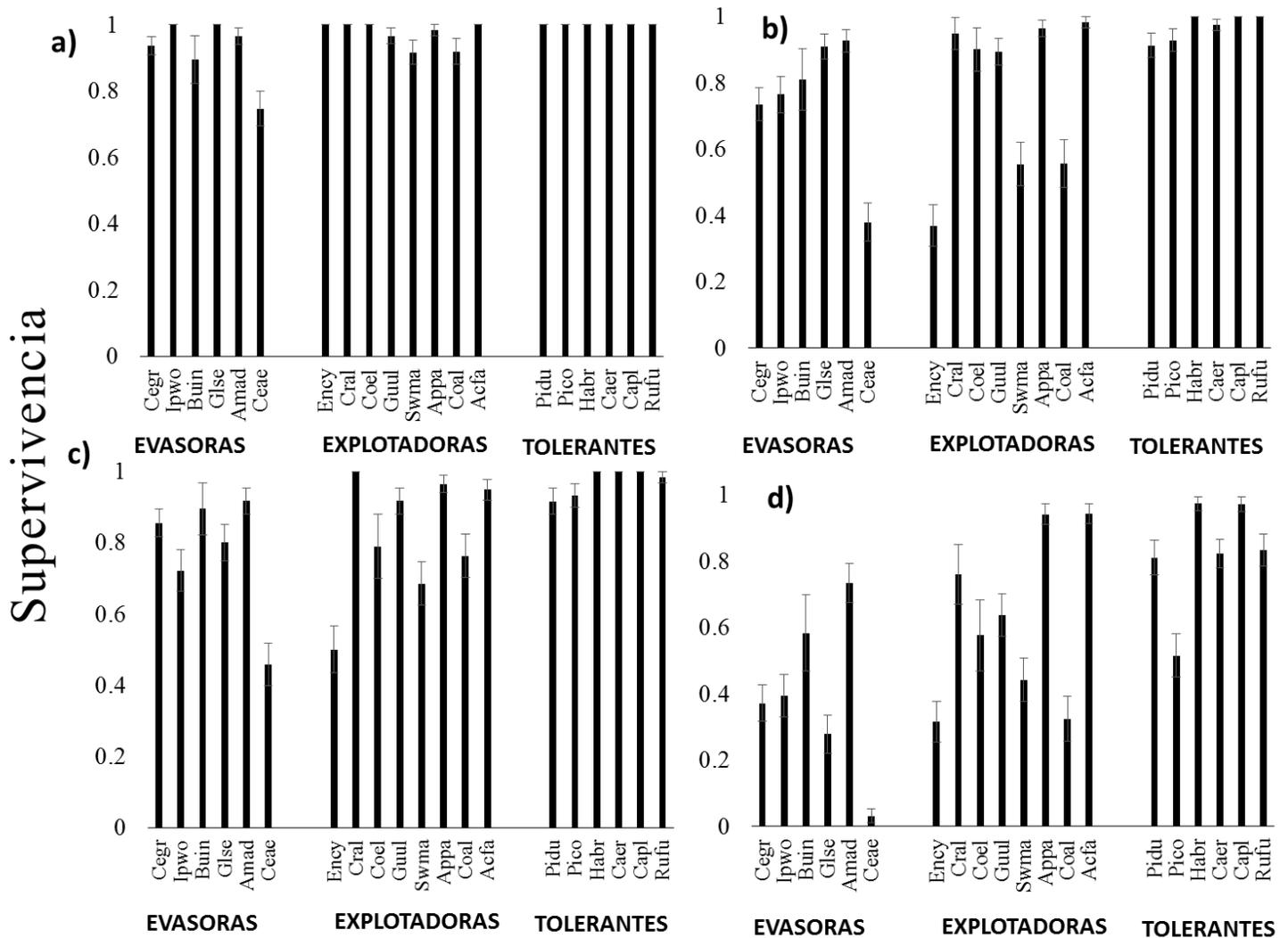


Figura 2. Supervivencia por especie (promedio \pm error estándar) en árboles jóvenes sometidos a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad: a) control; b) sequías cortas frecuentes; c) sequías largas poco frecuentes; d) sequía prologada. Cegr (*Ceiba grandiflora*), Ipwo (*Ipomoea wolcottiana*), Buin (*Bursera instabilis*), Glse (*Gliricidia sepium*), Amad (*Amphipterigyum adstringens*), Ceae (*Ceiba aesculifolia*), Ency (*Enterolobium cyclocarpum*), Cral (*Crescentia alata*), Coel (*Cordia eleagnoides*), Guul (*Guazuma ulmifolia*), Swma (*Swietenia macrophylla*), Appa (*Apoplanesia paniculatta*), Coal (*Cordia alliodora*), Acfa (*Acacia farnesiana*), Pidú (*Pithecelobium dulce*), Pico (*Piptadenia constricta*), Habr (*Haematoxylon brasiletto*), Caer (*Caesalpinia eriostachys*), Capl (*Caesalpinia platyloba*), Rufu (*Rupechta fusca*).

Tasa de crecimiento RGR en diámetro

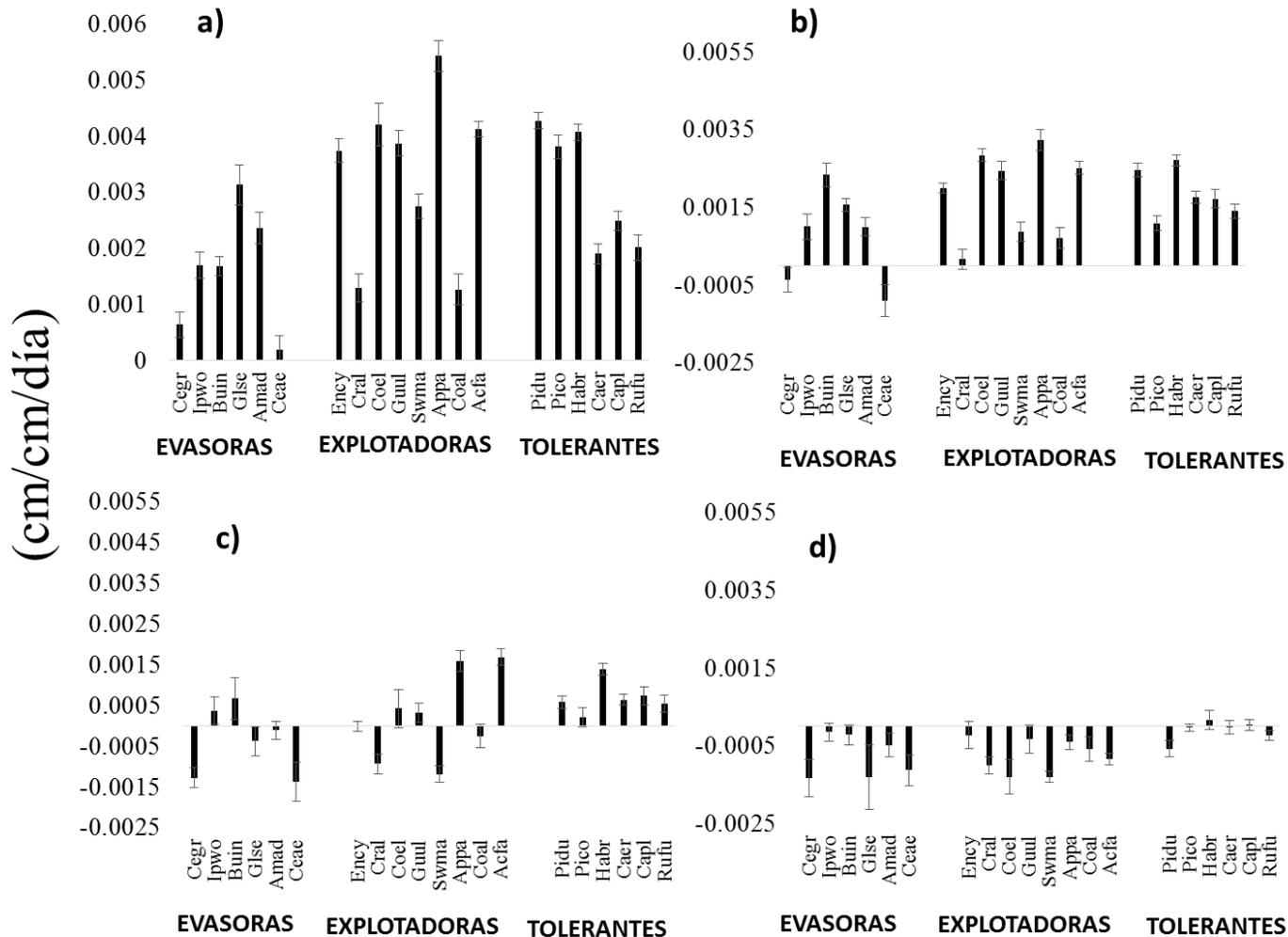


Figura 3. Tasa relativa de crecimiento en diámetro por especie (promedio \pm error estándar) en árboles jóvenes sometidos a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad a) Control; b) Sequías cortas frecuentes; c) Sequías largas poco frecuentes; d) Sequía prologada. Cegr (*Ceiba grandiflora*), Ipwo (*Ipomoea wolcottiana*), Buin (*Bursera instabilis*), Glse (*Gliricidia sepium*), Amad (*Amphiterigyum adstringens*), Ceae (*Ceiba aesculifolia*), Ency (*Enterolobium cyclocarpum*), Cral (*Crescentia alata*), Coel (*Cordia eleagnoides*), Guul (*Guazuma ulmifolia*), Swma (*Swietenia macrophylla*), Appa (*Apoplanesia paniculatta*), Coal (*Cordia alliodora*), Acfa (*Acacia farnesiana*), Pidú (*Pithecelobium dulce*), Pico (*Piptadenia constricta*), Habr (*Haematoxylon brasiletto*), Caer (*Caesalpinia eriostachys*), Capl (*Caesalpinia platyloba*), Rufu (*Rupechtia fusca*).

En condiciones de no sequía, las especies estudiadas desplegaron una gran variación en sus tasas relativas de crecimiento potencial (Fig. 3, 4). La tasa de crecimiento en diámetro varió en un factor de 18 veces entre las especie de crecimiento más lento (*Ceiba aesculifolia*, Ceae) y la más rápida (*Apoplanesia paniculata* Appa), en tanto que en el crecimiento en altura este factor fue de 6.3 (*Ceiba aesculifolia* Ceae y *Gliricidia sepium* Glse, la más lenta y la más rápida, respectivamente).

Las tasas de crecimiento en diámetro en el tratamiento control fueron notablemente mayores en el grupo de las especies explotadoras, aunque algunas especies tolerantes también presentaron tasas de crecimiento altas (*Pithecelobium dulce* Pidu, *Piptadenia constricta* Pico y *Haematoxylon brassiletto* Habr). En el grupo de las evasoras las tasas fueron relativamente bajas en comparación con los otros dos grupos funcionales (Fig 3a). En general las tasas de crecimiento disminuyeron con la longitud de la sequía en todas las especies, presentándose tasas negativas, cuya frecuencia fue aumentando más claramente en las especies evasoras y explotadoras (Figs. 3 y 4). Un comportamiento similar se observó en el crecimiento en altura, aunque la variación es mucho menos amplia considerando que a lo largo del gradiente por sequía, los valores negativos aparecen en su mayoría en el tratamiento de la sequía prolongada (Fig. 4)

Tasa de crecimiento RGR en altura
(cm/cm/día)

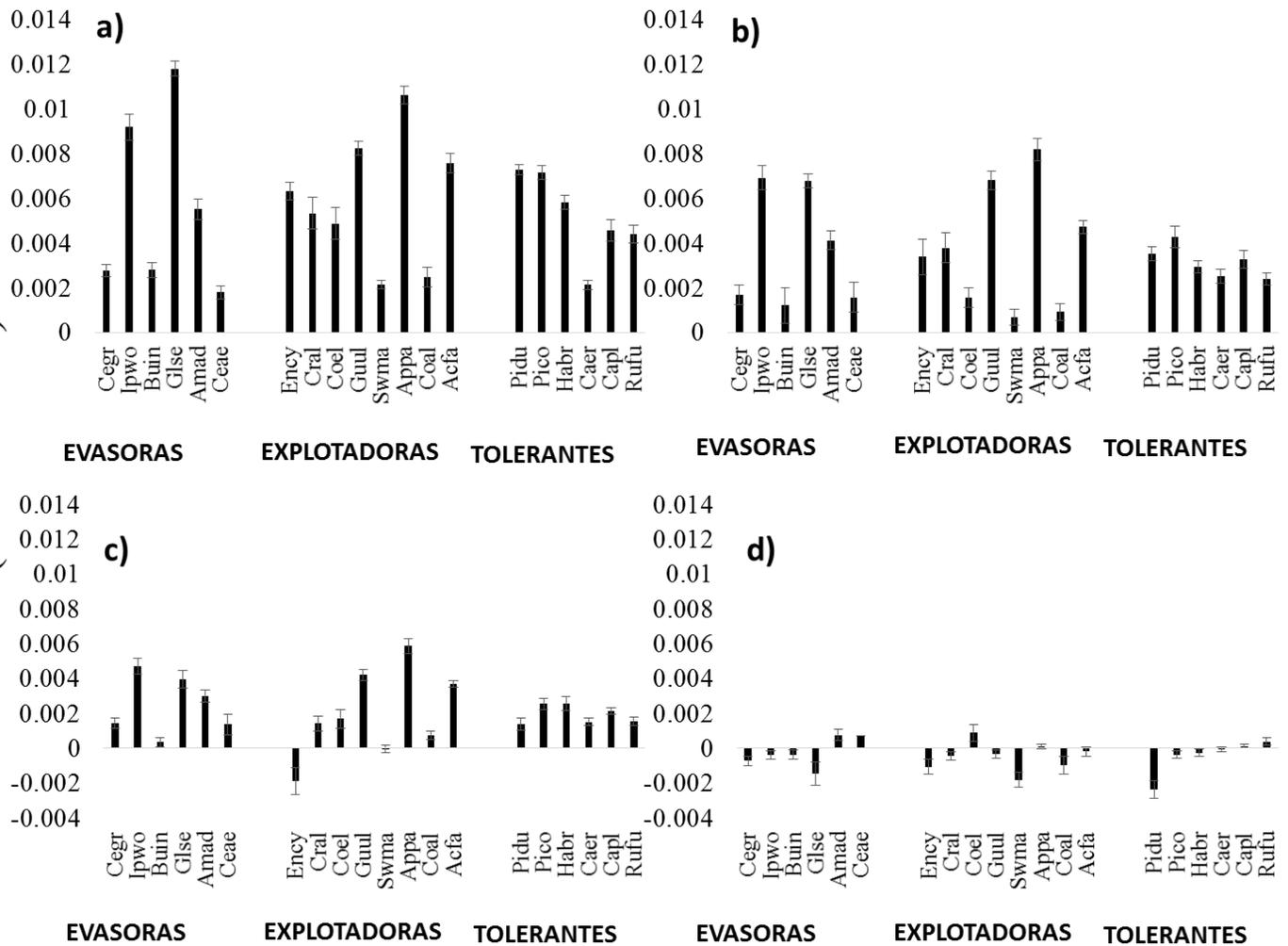


Figura 4. Tasa relativa de crecimiento en altura por especie (promedio \pm error estándar) en árboles jóvenes sometidos a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad: a) control; b) sequías cortas frecuentes; c) sequías largas poco frecuentes; d) sequía proglorlongada. Cegr (*Ceiba grandiflora*), Ipwo (*Ipomoea wolcottiana*), Buin (*Bursera instabilis*), Glse (*Gliricidia sepium*), Amad (*Amphiterigyum adstringens*), Ceae (*Ceiba aesculifolia*), Ency (*Enterolobium cyclocarpum*), Cral (*Crescentia alata*), Coel (*Cordia eleagnoides*), Guul (*Guazuma ulmifolia*), Swma (*Swietenia macrophylla*), Appa (*Apoplanesia paniculatta*), Coal (*Cordia alliodora*), Acfa (*Acacia farnesiana*), Pidu (*Pithecelobium dulce*), Pico (*Piptadenia constricta*), Habr (*Haematoxylon brasiletto*), Caer (*Caesalpinia eriostachys*), Capl (*Caesalpinia platyloba*), Rufu (*Rupechtia fusca*).

El efecto del tamaño de las plantas sobre la respuesta a los pulsos de sequía-humedad

En el análisis exploratorio de la supervivencia y el crecimiento de las plantas de las 20 especies sometidas a cuatro tratamientos de sequía-humedad, se detectó un claro efecto del tamaño con el que las plantas iniciaron los tratamientos (Cuadros 2, 3, y 4).

En el tratamiento control, la supervivencia dependió del tamaño de la planta para los individuos de los grupos de evasoras y de explotadoras, y dicha relación es positiva, es decir que entre mayor es el tamaño de la planta es más probable que sobreviva (Cuadro 2). Esta misma relación se mantuvo en los pulsos de sequía-humedad cortos y largos en el grupo funcional de las evasoras, aunque entre más largo se hace el periodo de sequía menor la pendiente de la relación. En el caso del grupo de las explotadoras, en los pulsos de sequía-humedad la pendiente de la relación entre el tamaño inicial y la supervivencia es negativa (Cuadro 2), es decir que entre más grande sea una planta de este grupo es más probable que no sobreviva. Las relaciones entre tamaño inicial y supervivencia en los grupos de las plantas evasoras y explotadoras se pierden en el tratamiento de la sequía prolongada, que corresponde al nivel de sequía más severa. Asimismo, en el grupo de las tolerantes la relación está presente sólo en el nivel de sequía más severo, y es de signo positivo (Cuadro 2).

Cuadro 2. Coeficientes de la relación entre el tamaño inicial y la supervivencia en árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco, sometidas a cuatro escenarios de pulsos de sequía-

humedad, con respecto a los cuatro tratamientos de pulsos de sequía-humedad y el grupo funcional al que pertenecen. Incluyen las 20 o 18 especies

		Pendiente	X²	P
Control	Evasoras	0.7515	15.24	<.00001
	Explotadoras	0.6165	5.02	0.0251
	Tolerantes	1.3311	1.52	0.2181
Sequía corta	Evasoras	0.2313	13.55	0.0002
	Explotadoras	-0.2969	10.18	0.0014
	Tolerantes	0.126	0.017	0.6816
Sequía larga	Evasoras	0.1281	6.66	0.0098
	Explotadoras	-2.2282	5.2	0.0226
	Tolerantes	-0.279	1.69	0.1936
Sequía prolongada	Evasoras	-0.6021	0.48	0.4895
	Explotadoras	-0.0331	0.35	0.5514
	Tolerantes	0.5805	14.59	<0.0001

En el crecimiento en diámetro, sólo para el grupo de las plantas tolerantes el tamaño inicial tiene una relación positiva con la tasa relativa de crecimiento (RGR) en las sequías cortas, y marginalmente negativa para las sequías prolongadas (Cuadro 3). Sin embargo, en ambos casos, los valores de la pendiente son muy bajos.

Cuadro 3. Coeficientes de la relación entre el tamaño inicial y la tasa de crecimiento relativa en diámetro de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro escenarios de

pulsos de sequía-humedad, con respecto a los cuatro tratamientos de pulsos de sequía-humedad y el grupo funcional al que pertenecen.

		Pendiente	F	P
Control	Evasoras	0.0001285	1.9720	0.1725
	Explotadoras	0.0001277	0.1818	0.6728
	Tolerantes	-0.000094	0.1035	0.7499
Sequía corta	Evasoras	-0.000179	2.0548	0.1641
	Explotadoras	-0.000346	2.4005	0.1321
	Tolerantes	0.000576	0.4598	0.003
Sequía larga	Evasoras	0.0001604	3.0117	0.0945
	Explotadoras	-0.00033	2.4927	0.1249
	Tolerantes	0.0001688	1.4530	0.2375
Sequía prolongada	Evasoras	-0.00044	0.3075	0.5833
	Explotadoras	-0.000098	0.5934	0.4443
	Tolerantes	-0.000412	3.8171	0.0642

El diámetro inicial tuvo un efecto positivo y significativo en la tasa de crecimiento en altura en el grupo de las evasoras en los niveles de sequía nulo, intermedio y severo (control, sequías cortas y sequías largas). En el grupo de las explotadoras la relación entre el diámetro inicial y la tasa de crecimiento en altura (RGR) es significativa sólo para la sequía larga poco frecuente, y es de signo negativo. En el grupo de las tolerantes la relación entre el tamaño inicial y el crecimiento en altura es significativa y de signo negativo sólo en el tratamiento de sequía prolongada (Cuadro 4).

Cuadro 4. Coeficientes de la relación entre el tamaño inicial y la tasa de crecimiento relativa en altura de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidas a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad , con respecto a los cuatro tratamientos de pulsos de sequía y el grupo funcional al que pertenecen.

		Pendiente	F	P
Control	Evasoras	0.0009011	21.5714	<0.0001
	Explotadoras	-0.000264	0.2305	0.6345
	Tolerantes	-0.0000373	0.0053	0.9425
Sequía corta	Evasoras	0.0008707	25.7559	<0.0001
	Explotadoras	-0.000919	2.8390	0.1027
	Tolerantes	-0.000285	0.9125	0.3471
Sequía larga	Evasoras	0.0003844	9.2206	0.0054
	Explotadoras	-0.001255	10.6398	0.0028
	Tolerantes	-0.0002198	1.4303	0.2410
Sequía prolongada	Evasoras	-0.0000784	0.9292	0.3466
	Explotadoras	-0.000122	1.2837	0.2694
	Tolerantes	-0.000901	12.2674	0.0021

Efectos de los pulsos de sequía-humedad y la estrategia funcional sobre el desempeño de las especies

El modelo lineal generalizado mixto detectó que la supervivencia se vio afectada por el tamaño inicial del individuo, por el tratamiento de sequías, por el grupo funcional al que pertenecen las especies, y por la interacción entre estos tres factores (Cuadro 5).

Cuadro 5.- Modelo lineal generalizado mixto para la supervivencia de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidas a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad, en relación al tratamiento de pulsos de humedad-sequía. (Trat.), bloque o tratamiento asignado (BL) y del grupo funcional (GF)

EFFECTOS ALEATORIOS				
	N obs	Varianza	Error estándar	% del total
BL	6	0.0362	0.1901	0.03
Trat (BL)	22	0.0705	0.2655	0.04
Trat (BL, GF)	63	0.1742	0.4173	0.08

EFFECTOS FIJOS				
	GL	X²	P	
Tratamiento	3	36.3	<0.0001	
Grupo Funcional	2	51.7	<0.0001	
Diámetro Inicial	1	0.21	0.6454	
Tratamiento*Grupo funcional	6	22.0	0.0012	
Tratamiento*Diam. inicial	3	27.5	<0.0001	
Grupo funcional*Diam. inicial	2	38.4	<0.0001	
Grupo funcional*Tratamiento*Diam. Inicial	6	36.2	<0.0001	

Nota: Los efectos del tratamiento, del grupo funcional y de la interacción entre estos fueron evaluados comparando las supervivencias esperadas para un mismo tamaño de planta (3.5 mm de diámetro), valor donde todas las especies presentaron individuos vivos.

Al fijar las comparaciones para un mismo tamaño de individuo (3.5 mm de diámetro), se detectó que la probabilidad de supervivencia promedio disminuyó fuertemente conforme

aumentó la duración del período de sequía (Fig. 7), alcanzando una mortalidad del 40% en el tratamiento de sequía prolongada (180 días).

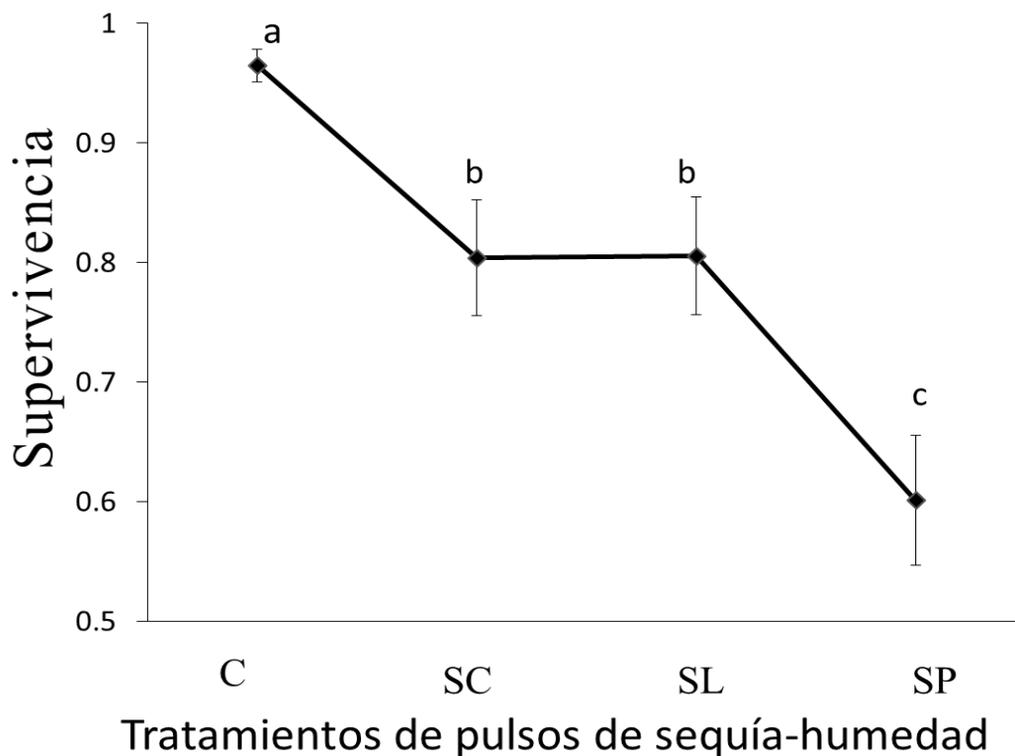


Figura 7. Supervivencia de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a pulsos de sequía-humedad. Control (C), Sequía corta (SC), Sequía larga (SL), Sequía prolongada (SP). Las barras representan el error estándar y las letras diferencias significativas entre tratamientos. Se compararon supervivencias esperadas para individuos de 3.5 mm de diámetro.

Evaluando la supervivencia por grupo funcional, las especies tolerantes a la sequía presentaron la mayor ventaja, alcanzando una supervivencia promedio del 92%, en tanto

que las evasoras y las explotadoras presentaron una supervivencia similar y menor a las tolerantes (62%) (Fig. 8).

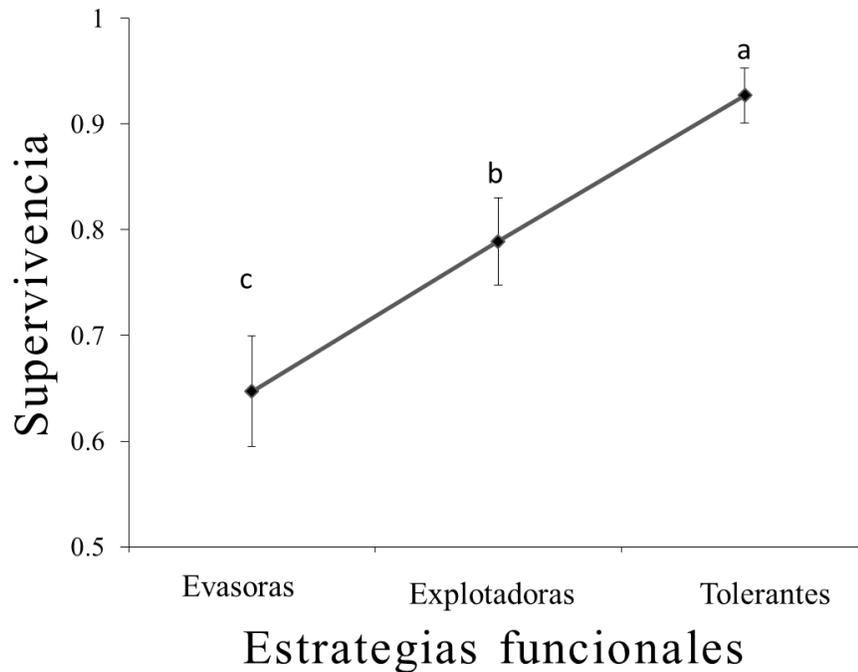


Figura 8. Supervivencia de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a pulsos de sequía-humedad según el grupo funcional al que pertenecen. Las barras representan el error estándar y las letras las diferencias entre los grupos funcionales. Se compararon supervivencias esperadas para individuos de 3.5 mm de diámetro.

Al analizar la interacción entre el tratamiento y el grupo funcional, se detectó que en el control no hubo diferencias significativas en la supervivencia de las plántulas entre los tres grupos funcionales ($X^2 = 1.9386$ $P = 0.1637$). En cambio, conforme el pulso de sequía fue más prolongado, la supervivencia de las especies evasoras disminuyó más drásticamente, seguida de las explotadoras, en tanto que las tolerantes sufrieron el menor cambio (Fig. 9).

La desventaja más notable de las evasoras ocurrió en la sequía prolongada, que tuvieron una supervivencia baja, del 39%, en tanto que las tolerantes fue del 82%, exhibiendo las explotadoras valores intermedios ($X^2 = 71.0572$ $P < 0.0001$) (Fig. 9).

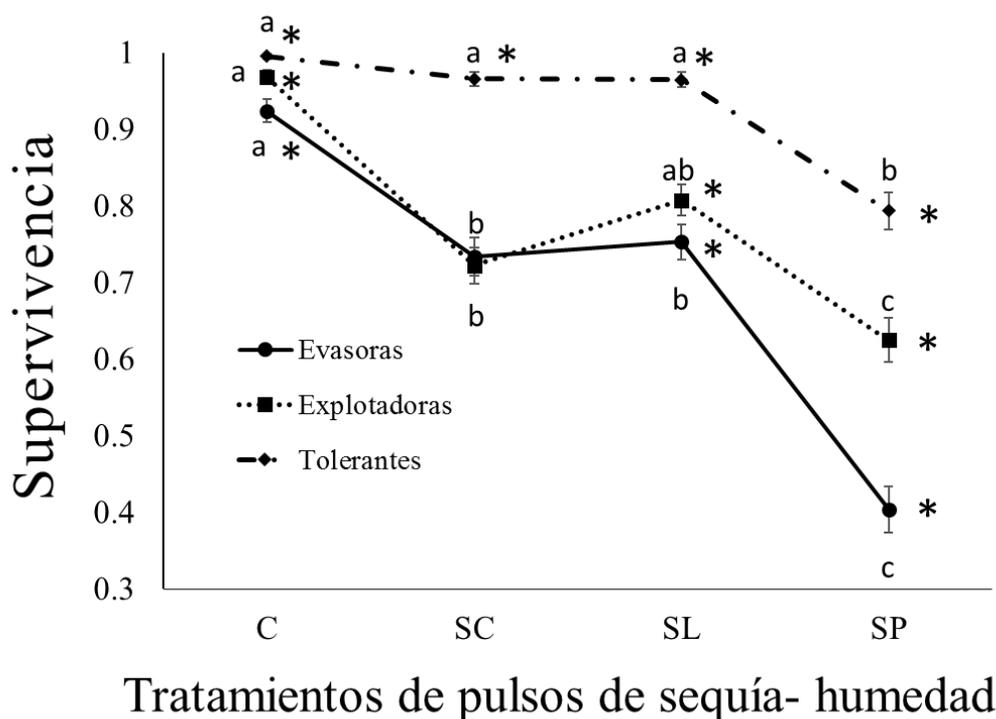


Figura 9. Supervivencia de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro tratamientos de simulación de pulsos de sequía-humedad, de acuerdo con el grupo funcional al que pertenecen. Se comparan supervivencias esperadas para individuos de 3.5 mm de diámetro. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre grupos funcionales en un mismo tratamiento.

Al analizar la tasa de crecimiento relativa en diámetro mediante modelos generalizados mixtos, se detectaron efectos significativos de los pulsos de sequía-humedad, del grupo

funcional, y de su interacción, pero no en el tamaño inicial de la planta (ver el modelo reducido, Cuadro 6). La tasa máxima de crecimiento relativo en diámetro se alcanzó en el tratamiento de no sequía, pero fue disminuyendo hacia las sequías cortas y frecuentes, largas e infrecuentes, hasta alcanzar su mínimo en el escenario de sequía prolongada donde las plantas presentaron un crecimiento promedio negativo (Fig. 11).

Cuadro 6. Modelo lineal generalizado mixto para evaluar el efecto de la duración y frecuencia de los pulsos de sequía-humedad (Trat.), bloque o tratamiento asignado (BL) y del grupo funcional (GF) sobre la tasa relativa de crecimiento en los diámetros árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad.

EFFECTOS ALEATORIOS				
	N obs	Varianza	Error estándar	% del total
BL	6	0.0131842	5.01E-08	1.285
Trat(BL)	22	0.1031031	8.91E-08	10.05
Trat (BL, GF)	63	-0.090427	-2.09E-07	-8.815
EFFECTOS FIJOS				
	N par	GL	F	P
Tratamiento	4	12.01	39.5897	<0.0001
Grupo funcional	3	29.09	71.2492	<0.0001
Tratamiento*Grupo funcional	12	28.88	3.7235	0.0073

Nota: Se muestran los componentes de la varianza de los efectos aleatorios, y las pruebas de hipótesis de los factores fijos, tomando en cuenta los errores correspondientes generados por el algoritmo REML.

Por otra parte, se detectó que las especies evasoras tuvieron la tasa de crecimiento en diámetro más baja, mientras que las que ganaron más diámetro por unidad de tiempo por

día fueron las especies tolerantes y las explotadoras, las cuales no difirieron entre sí (Fig. 11).

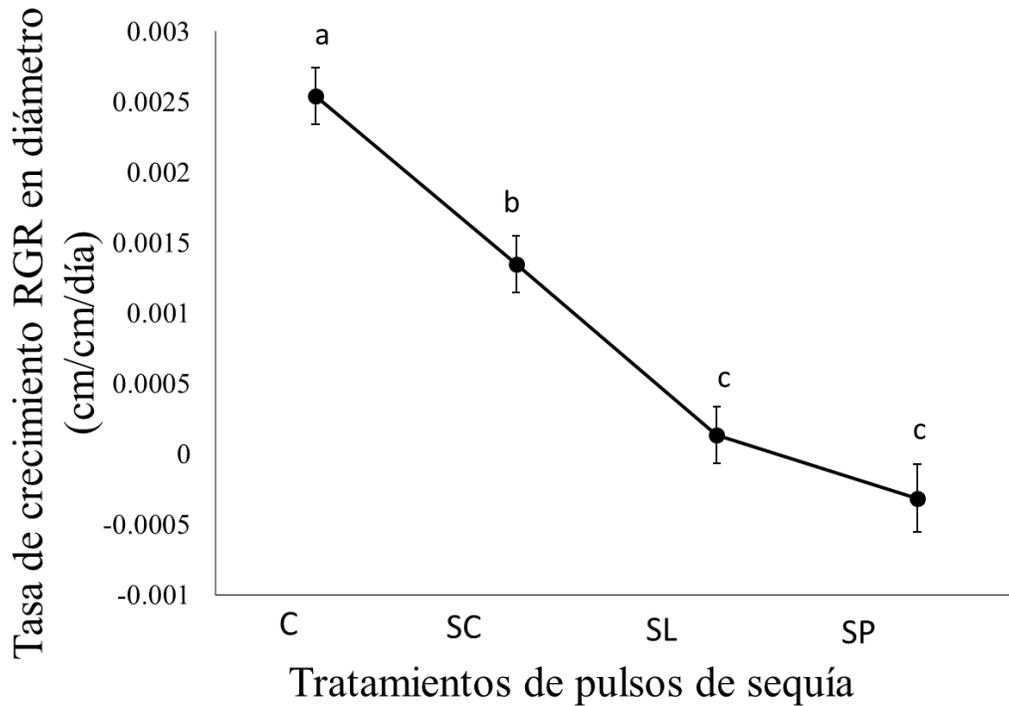


Figura 10.- Tasa de crecimiento relativo por día en los diámetros de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidas a cuatro tratamientos de pulsos de sequía-humedad. Control (C), Sequías cortas y frecuentes (SC), Sequías largas y poco frecuentes (SL), Sequías prolongadas (SP). Las barras de error representan el error estándar de la muestra y las letras las diferencias entre los tratamientos.

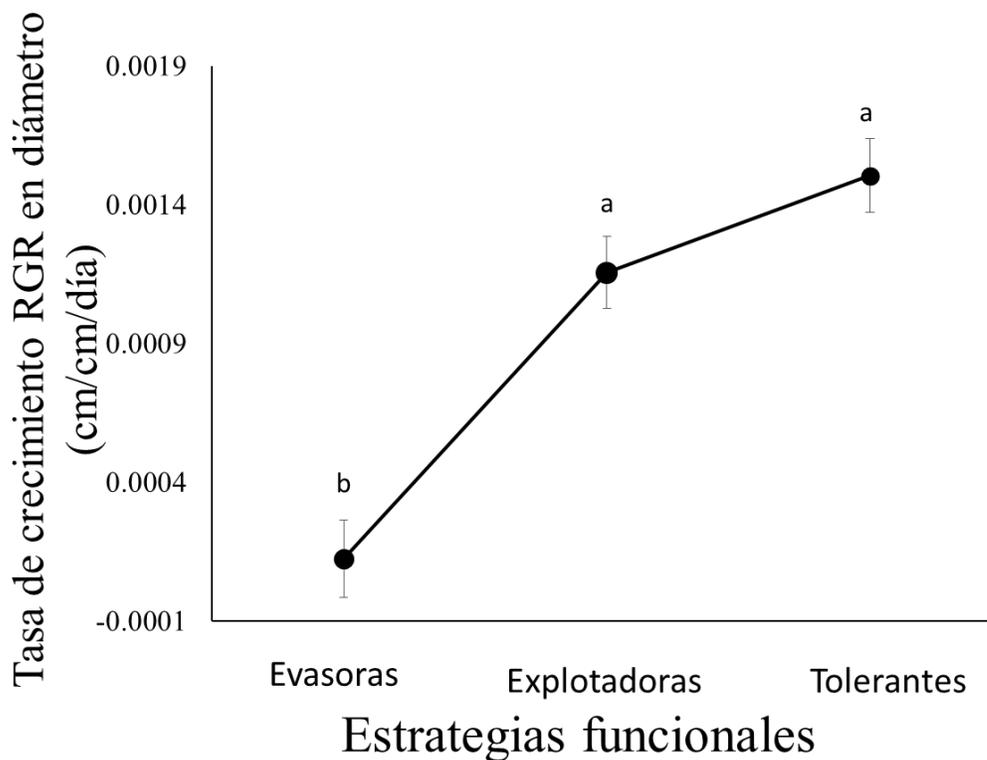


Figura 11- Tasa de crecimiento relativo por día en diámetro (RGR) árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro tratamientos de pulsos de sequía-humedad en relación al grupo funcional de la especie. Las barras de error representan el error estándar y las letras las diferencias entre los grupos funcionales.

Al explorar la interacción entre tratamiento y grupo funcional, se detectó que el patrón de descenso de la tasa relativa de crecimiento en diámetro a lo largo de los tratamientos, varió entre grupos funcionales (Fig. 12). En los tratamientos control, sequía corta y sequía larga las especies tolerantes y explotadoras crecieron a tasas similares ($P > 0.20$ en todas las comparaciones), y mayores que las especies evasoras ($P < 0.0001$ en todas las comparaciones). Este patrón se rompió en el escenario de sequía prolongada, en donde la

tasa de crecimiento disminuyó más severamente para las explotadoras que para las tolerantes ($P < 0.01$), alcanzando las primeras valores más bajos y similares al de las evasoras (Fig. 12).

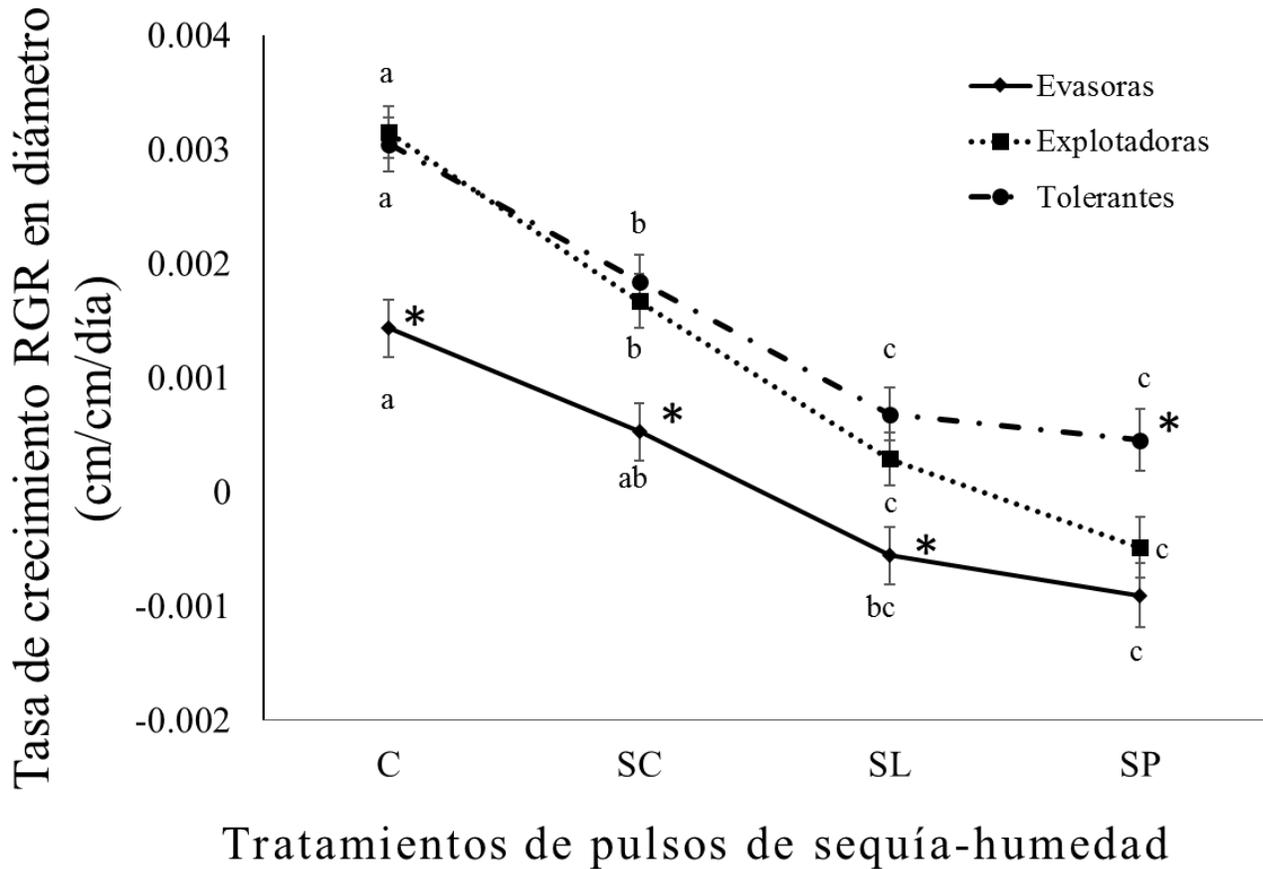


Figura 12. Tasa de crecimiento relativa del diámetro en árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidas a cuatro tratamientos de simulación de pulsos de sequía-humedad, atendiendo el grupo funcional al que pertenecen –plantas Evasoras, Explotadoras y Tolerantes. Se comparan las supervivencias esperadas para individuos de 3.5 mm de diámetro. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre grupos funcionales en un mismo tratamiento

Al igual que para el diámetro, los valores promedio de la tasa relativa de crecimiento en altura disminuyeron fuertemente con la duración del pulso de sequía (Cuadro 7, Fig. 13), alcanzando valores negativos en la sequía prolongada. Sin embargo, en este caso los grupos funcionales no difirieron significativamente entre sí (Cuadro 7, Fig. 14), observándose una amplia variación debido a una fuerte interacción entre el grupo funcional y el tratamiento de sequía (Cuadro 7, Fig. 15).

Cuadro 7. Modelo lineal generalizado mixto para evaluar la duración y frecuencia de la canícula (Trat.), el bloque (BL) y la estrategia funcional (GF) sobre la tasa relativa de crecimiento en altura de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidas a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad.

EFFECTOS ALEATORIOS				
	N obs	Varianza	Error estándar	% del total
Bloque	6	0.0004	0.0004	7.2
Tratamiento(Bloque)	22	0.0001	0.0001	2.4
Tratamiento (Bloque, Grupo Funcional)	63	6.0003	0.00001	11.6
EFFECTOS FIJOS				
	N par	GL	F	P
Tratamiento	4	8.2	112.63	<0.0001
Grupo funcional	3	32.2	2.23	<0.1237
Tratamiento*Grupo funcional	12	29.6	5.72	0.0005

Nota: Se muestran los componentes de la varianza de los efectos aleatorios, y también las pruebas de hipótesis de los factores fijos, tomando en cuenta los errores correspondientes generados por el algoritmo REML.

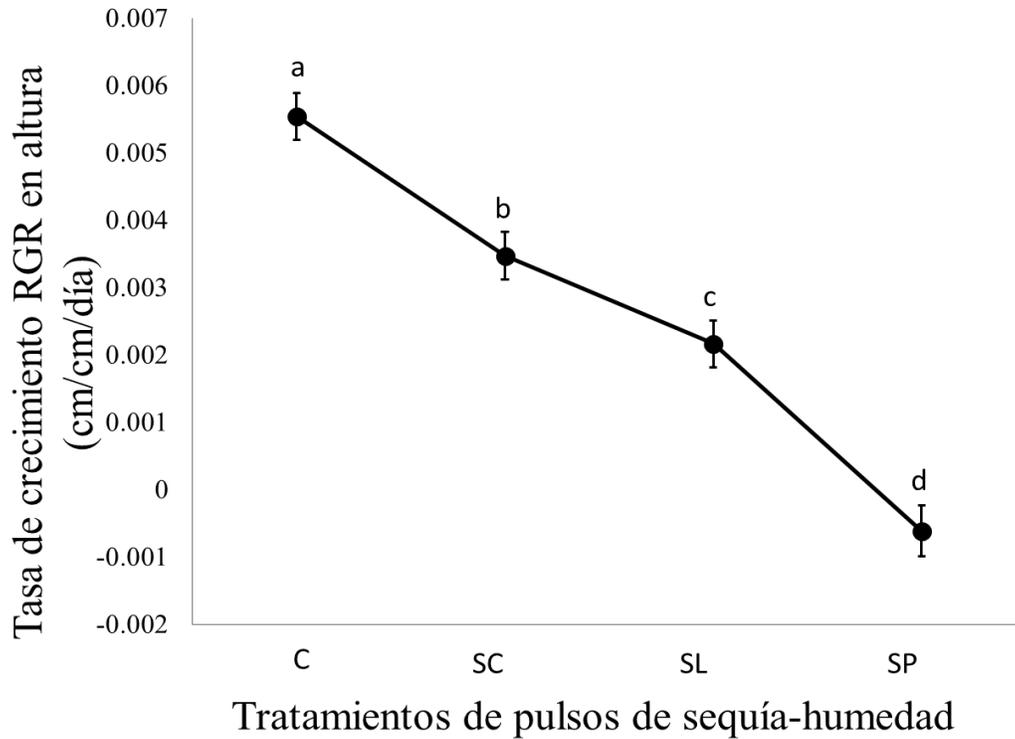


Figura 13. Tasa de crecimiento relativo por día en la altura árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro tratamientos de pulsos de sequía-humedad. Control (C), Sequías cortas y frecuentes (SC), Sequías largas y poco frecuentes (SL), Sequías prolongadas (SP). Las barras de error representan el error estándar de la muestra y las letras las diferencias entre los tratamientos.

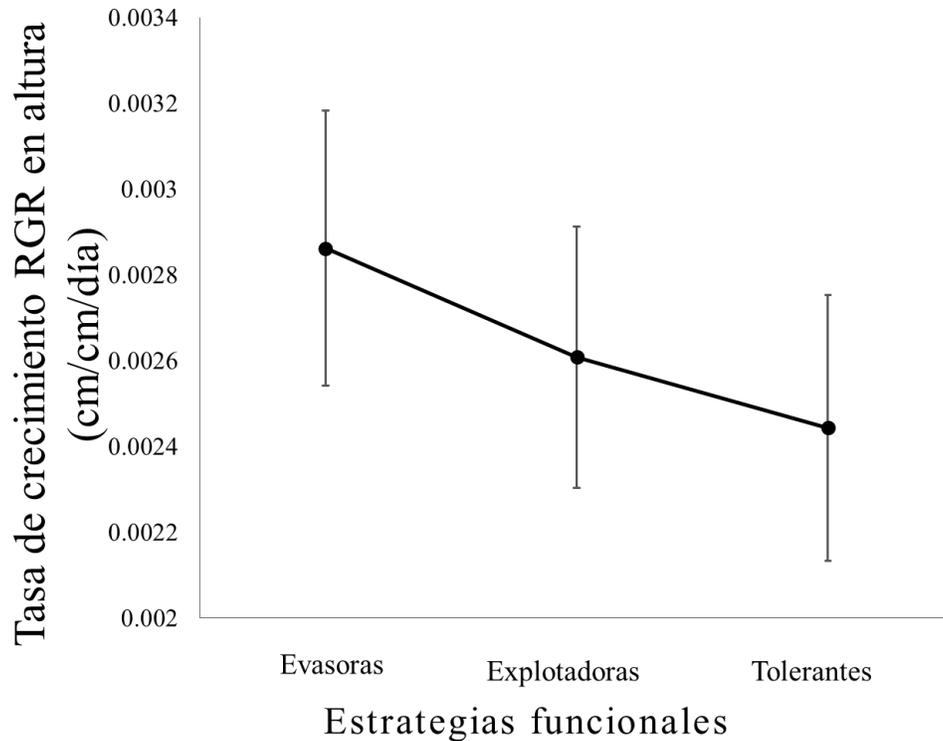


Figura 14. Tasa de crecimiento relativo por día en altura (RGR) de árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro escenarios de pulsos de sequía-humedad agrupados según el grupo funcional al que pertenecen. Valores promedio \pm error estándar.

La tasa de crecimiento en altura disminuyó con la duración del pulso de sequía, presentando valores muy similares para los tres grupos funcionales en el control, la sequía corta y la sequía larga (Fig. 15). Sin embargo, los valores difirieron en la sequía prolongada, siendo más altos para el grupo de las tolerantes y más bajos para el grupo de las explotadoras y evasoras ($P < 0.0002$) (Fig. 15). Esta marcada ventaja de las tolerantes sobre las explotadoras y evasoras fue similar en ambas variables del crecimiento (diámetro basal y altura). Un resultado notable fue que las especies tolerantes vieron menos disminuido su crecimiento al aumentar la severidad de la sequía, resultando en una disminución porcentual del 85% y 97% en el

diámetro y la altura, en tanto que las evasoras alcanzaron valores hasta del 160%, 120%, respectivamente; estos porcentajes están dados a partir de la comparación con el control..

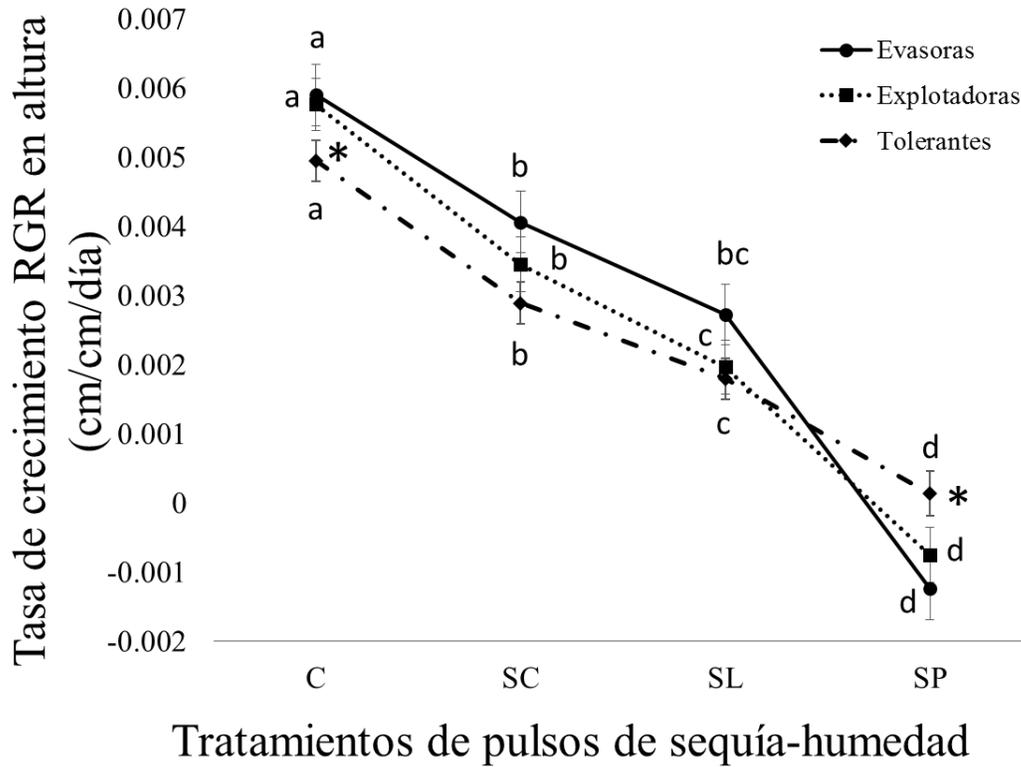


Figura 15.- Tasa de crecimiento relativa en altura para árboles jóvenes del Bosque Tropical Seco sometidos a cuatro tratamientos de simulación de pulsos de sequía-humedad, a) Control; b) Sequías cortas frecuentes; c) Sequías largas poco frecuentes; d) Sequías prolongadas atendiendo el grupo funcional al que pertenecen –plantas Evasoras, Explotadoras y Tolerantes. El símbolo (*) indica diferencias significativas entre grupos funcionales en un mismo tratamiento

Discusión

Las consecuencias de los pulsos de humedad y sequía sobre los procesos del ecosistema son poco conocidas, y requieren tanto de la caracterización temporal y espacial de la disponibilidad del agua para las plantas, así como de sus consecuencias sobre el desempeño de las mismas. Sin embargo, algunas observaciones fenológicas en Chamela sugieren la existencia de umbrales, por ejemplo que sólo precipitaciones mayores a 100 mm son capaces de disparar procesos como la formación de nuevas hojas en los árboles adultos del bosque y que precipitaciones menores no alcanzan a recargar el suelo (Bullock 2002). Se conoce el efecto de los pulsos de sequía humedad sobre los flujos de nutrientes en el suelo del bosque tropical seco de Chamela, tales como el fósforo, carbono y nitrógeno (Anaya-Merchant 2007, Murray-Tortarolo 2011), pero en campo no hay información acerca del desempeño de los árboles jóvenes, de quienes depende el futuro ecosistema.

Los resultados del presente estudio indican que distintos escenarios de pulsos de sequía-humedad afectan de manera importante el desempeño de las plantas jóvenes de especies arbóreas (reduciendo su supervivencia promedio hasta en un 40%, y su tasa de crecimiento en un factor de 10 veces). Ya que estos pulsos de sequía-humedad se presentan en la mayoría de los bosques tropicales secos del mundo (Hastenrath 1984, Magaña et al. 1999, Peralta-Hernández et al. 2008), y en Chamela, Año con año (Páramo-Pérez 2011) lo anterior sugiere que los regímenes de variación temporal en la disponibilidad de agua en los bosques tropicales pueden ser un motor importante en el éxito del reclutamiento de los árboles.

Un aspecto notable fue la amplia variación en la sensibilidad de las especies a estos pulsos, desde las que fueron afectadas muy poco aún en el escenario más severo (e.g., reducción de supervivencia con respecto al control del 5% en *Caesalpinia platyloba*), hasta especies con

mortalidad masiva (reducción de supervivencia con respecto al control del 72% en *Ceiba aesculifolia*). Otras especies disminuyeron su tasa de crecimiento moderadamente (*Haematoxylum brasiletto* 80%), y algunas más lo disminuyeron notablemente (*Swietenia macrophylla* checar nombre de la especie 140%) con respecto al tratamiento control. Si bien es posible especular que diversos atributos fisiológicos de las plantas pueden ser responsables de dicha variación, nuestros resultados indican que al menos dos atributos (el tamaño inicial de las plantas al comienzo del experimento y el grupo funcional al que pertenecen) son factores importantes que explican parte de dicha variación.

El tamaño de las plantas afecta el éxito de las especies ante los pulsos de sequía-humedad

La propuesta en el presente trabajo de que durante las primeras fases de vida de las plantas, su tamaño puede afectar el desempeño, particularmente en condiciones estresantes, se basa en una idea ampliamente aceptada en la literatura ecológica (Harper 1970; Leishman y Westoby 1994, Ackerly 1996). Las plantas más grandes pueden tener mayor probabilidad de sobrevivir ante condiciones estresantes, como la sequía, ya que poseen raíces más profundas, mayores cantidades de almacenes de agua y carbohidratos y metabolismo menos acelerado; al mismo tiempo crecen menos rápido, debido a una creciente disminución de la asignación a tejidos productivos como las hojas con respecto a los de soporte (White y Harper 1970, Levitt 1980, De Steven 1994, Markesteijn y Poorter 2009).

En este estudio detectamos que el efecto del tamaño de las plantas antes de enfrentarse a los pulsos de sequía-humedad depende no sólo de la intensidad de la sequía, sino también del grupo funcional al que pertenece, es decir de su estrategia fisiológica para enfrentar los pulsos

de sequía-humedad. Por ejemplo, en el grupo de plantas evasoras, el iniciar enfrentar la falta de agua con un tamaño más grandes favoreció la supervivencia en los escenarios con sequía de muy baja a moderada (control, sequía corta y sequía larga), aunque esta ventaja desapareció en el escenario de sequías prolongadas. En este grupo funcional, caracterizado por la acumulación de reservas de agua y carbohidratos (Pineda-García 2013), un efecto positivo del tamaño sugiere que un aumento en las reservas confiere mayor capacidad para sobrevivir a la sequía. Entender por qué dicha ventaja se perdió en la sequía más extrema resulta intrigante, y algunos mecanismos posibles se discutirán más adelante, cuando analicemos los mecanismos funcionales con más detalle.

En contraste, en el grupo de las tolerantes el tamaño inicial sólo fue importante en el escenario de sequía más prolongada, siendo irrelevante en sequías menos intensas. Este resultado sugiere que bajo sequías bajas a moderadas en plantas con elevada resistencia a la cavitación y bajas reservas, el tamaño inicial no es importante. En cambio ser más grande puede ser favorable en condiciones de sequía prolongada, ya que plantas de mayor tamaño generalmente tienen raíces más profundas, relación particularmente importante para las especies tolerantes (Paz et al. 2015). En síntesis, nuestros resultados indican que ser más grande no confiere de manera universal una mayor supervivencia ante la sequía, e incluso puede ser desventajoso dependiendo de la estrategia fisiológica de las plantas y de la intensidad de la sequía.

En el caso del crecimiento, nuestros resultados sugieren que el tamaño inicial de las plantas tiene muy poco efecto sobre la tasa de crecimiento de los individuos que lograron sobrevivir al final del experimento. Se conoce muy bien que existe una relación intrínseca negativa entre la velocidad de crecimiento de las plantas y su tamaño, determinada por una creciente

asignación de biomasa a tejidos no productivos (Lambers et al. 2008). En nuestro estudio dicha relación prácticamente no se expresó, y de hecho detectamos relaciones positivas en unas cuantas combinaciones de estrategia funcional y tratamiento. Es posible que la ausencia de relaciones entre el tamaño inicial y la tasa de crecimiento en nuestro estudio, refleje tasas de mortalidad más fuertes en aquellas plantas que crecen a tasas potenciales de crecimiento más aceleradas, fenómeno conocido como la disyuntiva entre crecer y sobrevivir, detectado en distintas comunidades vegetales (Wright et al. 2010).

El desempeño de los árboles jóvenes ante escenarios de sequía-humedad depende de su estrategia funcional

Al controlar estadísticamente la variación debida al tamaño inicial mediante modelos lineales generalizados, fue posible evaluar los efectos del grupo funcional y el tratamiento de sequía, de una manera más clara. Esto fue particularmente importante para los casos en que la supervivencia, que sí fue afectada fuertemente por el tamaño inicial de las plantas.

En condiciones de no sequía las plantas de los tres grupos funcionales tuvieron supervivencias similares, y tasas de crecimiento potenciales distintas, donde las explotadoras y las evasoras son igualmente rápidas, y las tolerantes son las más lentas en la respuesta a la sequía. Dicho resultado concuerda con las diferencias esperadas de acuerdo a las tasas fisiológicas reportadas en estudios previos para plantas de estos grupos (Poorter y Markensteijn 2008; Pineda-García et al. 2015). Por supuesto, como era de esperarse, la supervivencia y la tasa de crecimiento de los tres grupos funcionales disminuyeron conforme la longitud del pulso de sequía fue aumentando.

En su conjunto, nuestros resultados apoyan las hipótesis específicas propuestas en este trabajo de que el efecto de los escenarios de sequía-humedad en las especies arbóreas del bosque tropical seco depende del grupo funcional al que pertenecen, es decir de la estrategia funcional de las especies para resistir la sequía y aprovechar los pulsos de agua. Sin embargo, las ventajas o desventajas detectadas en los grupos funcionales en los distintos escenarios no concuerdan las predicciones propuestas.

Una primera predicción del presente estudio fue que las especies evasoras tendrían menos éxito que los otros grupos en escenarios de sequías cortas y frecuentes, ya que la rápida pérdida de hojas ante la sequía y la nueva producción foliar ante el pulso de agua podrían conducir a estas plantas al agotamiento de sus reservas, a desbalances de carbono y eventualmente a la muerte por inanición ya que si bien se está produciendo tejidos fotosintético para ganar carbono ante cada pulso, la demanda de este es mucho mayor a la producción (McDowel et al. 2008). Las otras plantas menos responsivas, principalmente las tolerantes, tendrían ventaja al seguir funcionando y crecer bajo deshidratación. Esta predicción resultó verdadera, ya que en los dos escenarios con pulsos repetidos de sequía (sequías cortas y frecuentes y sequías largas poco frecuentes), la supervivencia de las especies evasoras fue menor que en las tolerantes, e incluso que las explotadoras, al menos en uno de los escenarios propuestos.

Una segunda predicción del presente estudio fue que en los escenarios de sequías prolongadas las especies evasoras tendrían más éxito que las tolerantes y las explotadoras, ya que las primeras escaparían rápidamente a la sequía, reduciendo el riesgo de muerte aunque comprometiendo el crecimiento. Por el contrario, se esperaba que las especies tolerantes podrían sufrir cavitación masiva al mantener sus hojas por un largo tiempo, aún a niveles

muy elevados de desecación del suelo. Esta hipótesis resultó falsa, ya que en las sequías prolongadas las especies tolerantes sobrevivieron y crecieron más rápido que las evasoras.

Se esperaba también, en otra de las hipótesis planteadas en este trabajo, que las especies con alta capacidad para explotar y utilizar el agua (especies explotadoras) serían las más exitosas en escenarios de no sequía, pues crecen más rápido y pueden ser mejores competidoras (Poorter y Kitajima 2007, Markesteijn y Poorter 2008). En tanto que éxito disminuiría rápidamente con la duración de la sequía, hasta ser el grupo menos exitoso en condiciones de sequía prolongada, debido al creciente riesgo de mortalidad por falla hidráulica masiva, dado un xilema vulnerable con bajos almacenes de agua (Poorter y Kitajima 2007, Pinzón-Pérez 2013).

Las elevadas tasas de crecimiento y una mortalidad similar a la de los otros grupos funcionales, sugieren que en condiciones de no sequía, efectivamente las explotadoras podrían ser el grupo más exitoso. Sin embargo, en escenarios de sequía las explotadoras tuvieron un éxito intermedio, siendo las evasoras el grupo menos exitoso en la sequía prolongada.

En síntesis, nuestros resultados parecen sugerir los mecanismos propuestos de respuesta y éxito de los tres grupos funcionales en escenarios de sequías cortas y frecuentes, pero no así en el de sequía prolongada. Las discrepancias más importantes entre las predicciones establecidas y los resultados obtenidos, se refieren al comportamiento de las especies evasoras y tolerantes en los escenarios con sequía prolongada. La ventaja de las evasoras no aumentó en relación a las otras estrategias, por el contrario disminuyó, en tanto que las tolerantes no redujeron su éxito. Este resultado es intrigante y resalta la complejidad de los

factores interactuantes en las respuestas de los grupos funcionales ante la sequía extrema en condiciones de campo, así como la variación entre las especies que pertenecen a un mismo grupo funcional. La comparación de estos resultados obtenidos en el campo, con experimentos de sequía prolongada realizados previamente en invernadero con nueve de las 18 especies que se analizaron en el presente trabajo pertenecientes a los grupos funcionales tolerantes y de las evasoras (Pineda-García et al. 2013), resulta particularmente útil para entender posibles factores involucrados. Al crecer las plantas en macetas y simular la sequía progresiva (180 días), en el estudio de Pineda-García et al. (2013) se detectó el resultado contrario; las especies tolerantes tuvieron mayor mortalidad que las evasoras. Los mismos autores demostraron que las tolerantes, aunque con xilema muy resistente a la cavitación, al final sufrieron cavitación masiva, en tanto que las evasoras sufrieron una mortalidad mínima, manteniéndose sin hojas pero con el tallo turgente. Uno de los resultados más notables en el estudio de Pineda-García et al. (2013) fue que las plantas evasoras, con capacidad de almacenamiento de agua en sus tallos y raíces, fueron capaces de desconectarse de la sequía en el suelo, y mantener altos potenciales hídricos en sus tejidos. Observaciones experimentales indican que las plantas evasoras pueden permanecer vivas y sin hojas por varios años en macetas con suelos completamente secos (obs. personal). Los resultados de la respuesta de las plantas evasoras sugieren que las especies de este grupo tienen una estrategia hidráulica que potencialmente les permitiría sobrevivir por años de sequía. Esto sugiere que la elevada mortalidad de las evasoras detectada en nuestro experimento en campo, pudo deberse a otros factores que hacen sinergia con la sequía prolongada, en particular el ataque por enemigos naturales en las plantas debilitadas por la falta de agua. Esto parece ser consistente con la observación en nuestro experimento de una alta frecuencia de plantas evasoras atacadas por hongos e insectos chupadores de savia en la sequía larga y

prolongada, pero no así en las sequías cortas o del tratamiento control. Bajo estrés hídrico la asignación a compuestos de defensa en las plantas disminuye, haciéndolas más vulnerables al ataque de hongos e insectos (Macdowell et al. 2008). Dicho efecto sinérgico entre sequía y ataque de enemigos naturales ha cobrado tanta relevancia, que actualmente se cree es el mecanismo más importante que liga la relación entre sequía y proliferación de daños por insectos y patógenos en los bosques (Brenes-Arguedas et al. 2009; Jactel et al. 2012). Es posible que la marcada sinergia, especialmente en el caso de las plantas evasoras, se deba a que sus almacenes de agua y carbohidratos no estructurales constituyan paquetes de recursos especialmente atractivos para los enemigos naturales. Durante los periodos de sequía, las defensas producidas a partir de carbono tales como la mayoría de los metabolitos secundarios se ven disminuidas dada la inversión de carbono al reponer los tejidos en los pulsos de humedad. Por ello las plantas evasoras ven disminuídas sus defensas en las sequías (Jactel et al.2012)

La elevada mortalidad de las plantas tolerantes sujetas a sequía prolongada en macetas (70% a 95%), en comparación con la baja mortalidad de este tipo de especies observada en el campo, sugiere que las plantas creciendo en el suelo pudieron escapar a la sequía superficial gracias al desarrollo de raíces profundas. En macetas la cavitación masiva (pérdida del 80% de la conductividad hidráulica) y eventual muerte se alcanzó a un potencial hídrico del suelo de entre -6.0 Mpa y -7.0 Mpa (Pineda-García et al. 2012), en tanto que los potenciales hídricos más bajos a 60 cm de profundidad en el experimento de campo fueron tan sólo de -4 Mpa, profundidad comúnmente alcanzada por plantas de la mayoría de las especies tolerantes después de cuatro meses de trasplantadas (datos no publicados).

La habilidad de las plantas para retrasar el efecto del período sin lluvia puede ser especialmente importante para las especies tolerantes, ya que se ha reportado que las especies de bosque tropical seco con tallos densos y duros (indicadores de un xilema tolerante a la cavitación), tienden a desarrollar raíces más profundas, en comparación con las especies evasoras con altos contenidos de agua en sus tejidos, que tienden a desarrollar raíces superficiales (Paz et al. 2015).

El panorama general que sugieren los resultados de este estudio es que las especies de árboles del bosque tropical seco tolerantes sobreviven mejor que las explotadoras y que las evasoras en todos los escenarios de sequía aquí probados. También sugieren que las evasoras son el grupo con mayor mortalidad en todos los escenarios de sequía, y las que presentan las menores tasas de crecimiento. Es importante, sin embargo, tomar en cuenta que estas proyecciones pueden cambiar con la profundidad del suelo en donde crecen las plantas. Nuestro experimento fue realizado en suelo relativamente profundo (0.80 m), típico de pie de ladera o valle, en comparación con los suelos someros (0.10 m - 0.30 m) de muchas otras zonas, como es típico de las laderas y cimas en los paisajes del trópico seco (Galicía et al. 1995). En suelos someros, las ventajas de las especies tolerantes pueden disminuir, ya que no pueden retrasar el efecto de la sequía desarrollando raíces profundas, en tanto que las especies evasoras pueden ser más eficientes explotando y almacenando el agua del suelo superficial en sus tejidos (Schwinning y Ehleringer 2001, Macdowell et al. 2008, Paz et al. 2015). El presente estudio representa entonces evidencia de la interacción entre el escenario de pulsos de sequía-humedad y el grupo funcional de las plantas operando en suelos profundos, pero cómo opera esta interacción en suelos someros está aún por descubrirse.

Implicaciones ecológicas de la respuesta de las plantas jóvenes a los pulsos de sequía humedad

En el presente estudio partimos de la idea de que la coexistencia de especies tolerantes, evasoras y explotadoras en los bosques tropicales secos, podría en parte ser explicada por la heterogeneidad temporal en los regímenes de pulsos de sequía-humedad, que podrían favorecer distintos grupos funcionales en diferentes años (Schwinning y Ehleringer 2001, Kelly et al. 2008, Páramo-Pérez 2011). Nuestros resultados no apoyan esta hipótesis de coexistencia, ya que sugieren que en cualquier escenario de sequías, las especies tolerantes de maderas densas tendrían mayor ventaja en el establecimiento y tenderían a ser dominantes. En este estudio proponemos que, si la dirección de la interacción cambia para suelos someros, la coexistencia de las especies puede entonces depender no sólo de la heterogeneidad temporal en la precipitación, sino también de la topografía y la profundidad del suelo. Un estudio reciente realizado por Méndez-Toribio (2015) en la región de la Depresión del Balsas, apunta en esta dirección; las especies del BTS de maderas duras dominan al pie de las laderas, donde el suelo es profundo, y las especies evasoras, brevi-deciduas con almacenes de agua en tallos y raíces, dominan en las partes altas de las laderas, donde el suelo es somero. La interacción entre los regímenes de precipitación y la topografía en todo caso, aún resta por ser investigada con detalle.

Considerando los escenarios de cambio climático en las regiones del trópico seco, para las que se predice que los periodos secos van a ser más largos y frecuentes, nuestros resultados proyectarían una disminución en la abundancia de las plantas del grupo de las evasoras, y un aumento en la dominancia de las plantas tolerantes a la sequía e incluso de las explotadoras. Lo anterior tiene gran relevancia si se toma en cuenta que hay numerosas especies de árboles

tropicales secos englobadas dentro del grupo funcional de las evasoras, muchas de las cuales tienen importancia económica, cultural y ecosistémica: tal es el caso de varias especies del género *Bursera*, que son aprovechadas por el valor de su resina y madera y del género *Ceiba*, con importancia cultural para la sociedad maya, por ejemplo. Por supuesto, estas proyecciones tienen que ser acotadas con precaución a topografías con suelos relativamente profundos. Más allá de la pérdida funcional que este trabajo predice, esta información tiene relevancia en el contexto de la restauración ecológica, ya que es claro que bajo escenarios de sequías muy severas y suelos profundos, las plantas del grupo de las evasoras tienen probabilidades relativamente bajas de sobrevivir, mientras que puede aumentar el éxito en el establecimiento si se introducen especies de los otros dos grupos funcionales. Para apoyar esta afirmación es necesario ahondar en los mecanismos fisiológicos y los elementos ambientales que generaron estos patrones. De entrada habría que incluir más variables en la aproximación experimental, tales como la profundidad del suelo y la composición del mismo, así como también aumentar el número de especies de cada grupo funcional para representar mejor el continuo de variación que para fines prácticos hemos categorizado en tres grupos.

Conclusiones

Los pulsos de sequía-humedad aplicados a los tres grupos funcionales (tolerantes, evasoras y explotadoras) bajo tres escenarios experimentales tienen efecto diferencial en la supervivencia y el crecimiento de las plantas del bosque tropical seco.

Existe un efecto del tamaño inicial de las plantas al enfrentar la sequía en la supervivencia de las plantas, pero no tiene un patrón único, ya que la dirección del efecto cambia según el grupo funcional y el escenario de sequía-humedad que se esté evaluando. En el crecimiento tanto en diámetro como en altura de las plantas, el efecto siempre es positivo, y no es significativo para todos los grupos funcionales ni en todos los escenarios de sequía-humedad.

La hipótesis de que bajo escenarios de sequías cortas poco frecuentes se desfavorecerían las plantas evasoras por desbalances hídricos y de carbono, mientras que en escenarios de sequías prolongadas se desfavorecerían las plantas tolerantes por falla hidráulica se cumplió parcialmente. Es decir, encontramos que sí se afectan las plantas evasoras, pero no sólo en las sequías cortas, sino en todos los escenarios de pulsos de sequía-humedad, en tanto que en todos los escenarios fueron favorecidas las plantas del grupo de las tolerantes. Las evasoras, contrariamente a la hipótesis planteada, no son las más desfavorecidas en todos los escenarios de sequía-humedad, sino que muestran respuestas intermedias.

Las diferentes estrategias de las plantas, la heterogeneidad espacial, ambiental, profundidad o acumulación de suelo, adicionada a la variabilidad en la disponibilidad de agua a lo largo del año, y en diferentes años, dan como resultado un mosaico en la distribución de las especies, en donde pueden reconocerse algunos patrones de preferencias en el establecimiento.

Los presentes resultados no son concluyentes en cuanto a en qué escenarios de heterogeneidad en la disponibilidad de agua se verán favorecidas las plantas del grupo de las tolerantes, dado que en la aproximación experimental aquí planteada la profundidad del suelo jugó un papel muy importante en el favorecimiento de dicho grupo funcional. Asimismo no se descarta que agentes externos tales como patógenos, hongos e insectos, desfavorecieron a estas plantas, dada su condición vulnerable en los escenarios de sequía.

Literatura citada:

- Ackerly D. D. 1996. *Canopy structure and dynamics: integration of growth processes in tropical pioneer trees*. Pages 619-658 in S.S. Mulker, R.L. Chazdon, and A.P. Smith, eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall London.
- Anaya-Merchant C. A. 2007. *Dinámica del C y N en el mantillo del bosque tropical caducifolio en Jalisco, México*. (PHD dissertation), Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Bailey, R. A. 2008. *Design of comparative experiments* (Vol. 25). Cambridge University Press.
- Brenes-Arguedas, T., Coley, P. D., & Kursar, T. A. 2009. *Pests vs. drought as determinants of plant distribution along a tropical rainfall gradient*. *Ecology*, 90(7), 1751-1761.
- Borchert, R. 1994. *Water status and development of tropical trees during seasonal drought*. *Trees-Structure and Function*, 8(3), 115–125.
- Blum, A., y Sullivan, C. Y. 1997. *The effect of plant size on wheat response to agents of drought stress. I. Root drying*. *Functional Plant Biology*, 24(1), 35-41.
- Bullock, S.H. 2002. *Seasonality, spatial coherence and history of precipitation in desert region of the Baja California peninsula*. *Journal of Arid Enviroments*. 2:169-182
- Conde, C., Ferrer, R. M., y Liverman, D. 2000. *Estudio de la vulnerabilidad de la agricultura de maíz de temporal mediante el modelo CERES–MAIZE*. Gay–García, C. (comp). México: una Visión Hacia el Siglo XXI. El Cambio Climático en México. México, DF Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, US Country Studies Program. pp, 93-110.
- De Steven, D. 1994. *Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama* .*Journal of Tropical Ecology*, 10(03), 369-383.
- Engelbrecht, B. M. J., Dalling, J. W., Pearson, T. R. H., Wolf, R. L., Gálvez, D. A.,

Koehler, T. Kursar, T. a. 2006. *Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings*. *Oecologia*, 148(2), 258–269.

- Galicia L., García-Oliva F. y López-Blanco J. 1995. *Efecto de la estructura jerárquica del relieve en la distribución de las características físicas de los suelos en una cuenca tropical estacional mexicana*. *Investigaciones Geográficas, Boletín*. 53-76. 3: 53–65.

- García-Oliva, F. Ezcurra, E., y Galicia, L .1991. *Patterns of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico*. *Geografiska Annaler*. 73 A (3-4): 179-186.

- Hastenrath, S. 1984. *Interannual variability and annual cycle: Mechanisms of circulation and climate in the tropical Atlantic sector*. *Monthly Weather Review*. 112(6), 1097-1107.

- Jactel, H., Petit, J., Desprez - Loustau, M. L., Delzon, S., Piou, D., Battisti, A., y Koricheva, J. (2012). *Drought effects on damage by forest insects and pathogens: a meta-analysis*. *Global Change Biology*, 18(1), 267-276.

- Kelly, C. K., Bowler, M. G., Pybus, O., y Harvey, P. H. (2008). *Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities*. *Ecology*, 89(4), 962-970.

- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media.

- Leishman M. R., y Westoby. L. (1994). *The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions-experimental evidence from semi-arid species*. *Journal of Ecology*, 82(2), 249–258.

- Letcher, T. M. (Ed.). 2015. *Climate change: observed impacts on planet Earth*. Elsevier.

- Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses (No. Ed. 2). Academic Press.

- Lifetime, P., Timmermann, A., Oberhuber, J., Bacher, A., y Esch, M. 1999. *A frequency in increased El Nino climate model forced by future greenhouse warming*. *Nature*. 398 (June 1982), 1996–1999.

- Lott, E.J. y Atkinson, T.H. 2002. *Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco*. En: Noguera, F.A., Vega-Rivera, J.H., García-Aldrete, A.J., Quesada-Avedaño, M. (eds). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp 83-97
- Magaña, V., Amador, J. A., y Medina, S. 1999. *The midsummer drought over Mexico and Central America*. *Journal of Climate*. 12(6), 1577-1588.
- Malhi, Y. y Phillips, O. L. 2004. *Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 359, 549–555
- Markensteijn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L., y Bongers, F. 2011. *Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits*. *Plant Cell & Environment* 34: 137-148.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., 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(4), 719-739.
- Méndez-Alonzo, R. Paz, H., Zuluaga, R. C., Rosell, J. A., y Olson, M. E. 2012. *Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees*. *Ecology*, 93:2397-2406
- Méndez-Toribio, M. 2015. *Efecto de la topografía y factores ambientales sobre la diversidad de especies y atributos funcionales de la comunidad arbórea de un bosque tropical caducifolio*. Tesis de Doctorado, PCBIOL, UNAM
- Mosiño A.P., García E. 1966. *Evaluación de la sequía intraestival en la República Mexicana, Conferencia Regional Latinoamericana 3*, Unión Geográfica Internacional (1966), pp. 500–516 Ciudad de México, 9-15 de agosto
- Murray-Tortarolo, G.N. 2011. *Fluidos de N y P en la hojarasca de la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco*. (Msc dissertation), Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Nielsen, E. T., y Orcutt, D. M. 1996. *Ecology of Plants Under Stress*. New York ,

John Willey & Sons.

- Noguera, F.A., Vega-Rivera, J.H., García-Aldrete, A.J., Quesada-Avenidaño, M. (eds). *Historia natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Pp 83-97
- Orellana R., Conde, C., y Gay, C. 2009. Atlas Escenarios de cambio climático en la península de Yucatán, Mérida. Centro de Investigación Científica de Yucatán.
- Páramo-Pérez, M. 2009. *Análisis temporal de los eventos de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la selva baja caducifolia* (Msc dissertation), Universidad Nacional Autónoma de México, México).
- Paz, H., Pineda-García, F., & Pinzón-Pérez, L. F. 2015. *Root depth and morphology in response to soil drought: comparing ecological groups along the secondary succession in a tropical dry forest*. *Oecologia*, 179(2), 551-561.
- Peralta-Hernández, a. R., Barba-Martínez, L. R., Magaña-Rueda, V. O., Mathias, a. D., & Luna-Ruíz, J. J. 2008. *Temporal and spatial behavior of temperature and precipitation during the canícula (midsummer drought) under El Niño conditions in central México*. *Atmosfera*, 21(3), 265–280.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., y Urcelay, C. 2013. *New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide*. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.
- Pineda-García F., Paz H. & Tinoco-Ojanguren C. 2011. *Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest*. *Plant, Cell & Environment*. 34, 1536–1547.
- Pineda-García, F, Paz, H., y Meinzer, F. C. 2013. *Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding*. *Plant Cell & Environment*. 36: 405-418.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., y Angeles, G. 2015. *Exploiting water*

versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. Tree Physiology, tpv124.

- Pinzón-Pérez, L. 2013. *Análisis funcional de plántulas para la selección de especies útiles en la restauración de bosques secos tropicales secundarios.* Tesis de Maestría, PCBIOL, UNAM
- Poorter, L. y Kitajima, K. 2007. *Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species.* Ecology, 88, 1000–1011
- Poorter L. y Markesteijn L. 2008. *Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species.* Biotropica 40, 321
- Pratt, R. B., Jacobsen, A. L., Ewers, F. W., & Davis, S. D. 2007. *Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral.* New Phytologist, 174(4), 787-798.
- Rauscher, S. a., Giorgi, F., Diffenbaugh, N. S., y Seth, A. 2008. *Extension and intensification of the Meso-American mid-summer drought in the twenty-first century.* Climate Dynamics, 31, 551–571.
- Reyna-Trujillo, Teresa. 1970. *Relaciones entre la sequía intraestival y algunos cultivos en México.* imprenta: México, UNAM. 78 P
- Ruiz, L. V., Arizpe, N., Orellana, R., y Hernández, J. 2009. *Impactos del cambio climático en la floración y desarrollo del fruto del café en Veracruz, México.* Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América, 34(5), 322-329.
- Schwinning, S. y Ehleringer, J.R. 2001. *Water-use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems.* Journal of Ecology 89: 464-480.
- Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., y Jones, T. (2004). *Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees.* Oecologia, 140(4), 543–550.
- Spear, E. R., Coley, P. D., y Kursar, T. A. 2015. *Do pathogens limit the distributions of tropical trees across a rainfall gradient?* Journal of Ecology, 103(1), 165-174.
- Vega, J. R. 1998. *Zonificación agroecológica del maíz de temporal en los valles*

centrales de Oaxaca I. Determinación del potencial productivo. TERRA, 16(3).

- Tyree, M. T., y Sperry, J. S. 1989. *Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. Annual Review of Plant Biology, 40(1), 19-36.*
- Tyree, M., Vargas, G., Engelbrecht, B. M., y Kursar, T. A. 2003. *Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest tree seedling, Licania platypus (hemsl) Fritsch. Journal of Experimental Botany 53: 2239-2247.*
- White, J., y Harper, J. L. 1970. *Correlated changes in plant size and number in plant populations. The Journal of Ecology, 467-485.*
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H., Falster, D. S., Garnier, E., Hikosaka, K., y Poorter, H. 2005. *Assessing the generality of global leaf trait relationships. New Phytologist, 166(2), 485-496.*