



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LAS RELACIONES HÍDRICAS A NIVEL
DE LAS HOJAS EN ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL SECO

TESIS

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

PRESENTA:

ALEJANDRA SAC BEL MONSIVÁIS MOLINA

TUTOR PRINCIPAL:

DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, MORELIA, UNAM
DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ENERO 2018



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

ANÁLISIS COMPARATIVO DE LAS RELACIONES HÍDRICAS A NIVEL
DE LAS HOJAS EN ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL SECO

TESIS

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

PRESENTA:

ALEJANDRA SAC BEL MONSIVÁIS MOLINA

TUTOR PRINCIPAL:

DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DR. FERNANDO PINEDA GARCÍA

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, MORELIA, UNAM

DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, ENERO 2018



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora 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 23 de octubre de 2017, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **Maestra en Ciencias Biológicas** de la alumna **MONSIVÁIS MOLINA ALEJANDRA SAC BEL** con número de cuenta **303282196**, con la tesis titulada "**Análisis comparativo de las relaciones hídricas a nivel de las hojas en árboles del Bosque Tropical Seco**", dirigida por el **DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**:

Presidente: Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren
Vocal: Dr. Jorge Alejandro López-Portillo Guzmán
Secretario: Dr. Erick de la Barrera Montppellier
Suplente: Dr. Fernando Pineda García
Suplente: Dra. Mariana Yolótl Álvarez Añorve

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 12 de enero de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por permitirme continuar con mi formación profesional. Así como por otorgarme el apoyo PAEP para participar en el VI Congreso Mexicano de Ecología en León, Guanajuato.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por la beca de manutención recibida durante el periodo 2015-2017 (CVU: 708860).

Al Proyecto de Ciencia Básica SEP-CONACyT 2014-240607, por financiar parte de este proyecto.

Al doctor Horacio Paz Hernández, por su apoyo y guía en el desarrollo de este proyecto.

A los doctores Fernando Pineda García y Erick de la Barrera Montppellier, por aceptar ser parte de mi comité tutorial y por sus contribuciones a este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A la doctora Julieta Benítez, por ser la primera persona en apoyarme para hacer estudios de posgrado. Por su comprensión ante mis decisiones.

Al doctor Horacio Paz, por confiar ciegamente en mí y aceptarme como estudiante en su laboratorio aun teniendo el tiempo y un montón de otros factores en contra. Por su todo su apoyo a lo largo de este proyecto. Por sus enseñanzas en el campo de la ecofisiología.

A los doctores Fernando Pineda, Erick de la Barrera, Jorge López-Portillo, Clara Tinoco y Mariana Álvarez, por aceptar ser miembros de mi jurado, brindarme su tiempo para la revisión de este trabajo, por sus valiosas observaciones y sugerencias para mejorarlo en forma y fondo. Fue una fortuna contar con su apoyo para agilizar el proceso de titulación.

A Flor Vega, por empujarme a tomar decisiones, por su apoyo en campo y en el laboratorio, por sus consejos académicos y por permitirme usar sus datos sobre atributos funcionales, sin los cuales, este trabajo estaría incompleto.

A Eloy Pat, por su apoyo en el laboratorio.

Al personal de la Estación de Biología de Chamela, por las facilidades que me otorgaron para realizar mi trabajo de campo. Por hacer tan agradable mi estancia en la selva.

Al doctor Francisco Mora, por su ayuda con los análisis estadísticos y por su solidaridad para aclarar dudas.

A mis compañeros del laboratorio de Ecología Funcional y Restauración de Bosques, por su aliento, solidaridad y reflexiones en este último tramo de la maestría.

A mis amigos en Morelia: Martín, Gabi, Luis, Luz y Marylin, por su agradable compañía dentro y fuera de la escuela, por sus consejos y sus palabras de aliento.

A Taggert, por su ayuda en el laboratorio. Por infundirme ánimos, autoconfianza y mucho amor.

A mi familia, por apoyarme en mi mudanza a Morelia, por estar siempre que necesito algo, por entender la distancia.

Todos ustedes fueron clave para concretar este proyecto y les agradezco profundamente.

ÍNDICE

LISTA DE FIGURAS.....	i
LISTA DE TABLAS.....	ii
RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	iv
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVO GENERAL.....	7
HIPÓTESIS	7
MÉTODOS.....	9
RESULTADOS.....	18
DISCUSIÓN.....	28
CONCLUSIONES.....	40
LITERATURA CITADA.....	41
ANEXO.....	47

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Curva presión-volumen construida a partir del potencial hídrico de la hoja (ψ_h , MPa) y su contenido relativo de agua (CRA, %) en cada punto de deshidratación.....	3
Figura 2. Relaciones filogenéticas entre las 30 especies de estudio.....	15
Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de los parámetros presión-volumen.....	20
Figura 4. Gráficos de cajas de los parámetros presión-volumen por categoría de sucesión.....	22
Figura 5. Gráficos de cajas de los parámetros presión-volumen por tipo de hábitat.....	23
Figura 6. Parámetros presión-volumen mapeados a lo largo de las relaciones filogenéticas de las 30 especies estudiadas.....	24
Figura 7. Coordinación entre el componente principal 1 (CP1) de los parámetros presión-volumen con los atributos funcionales de la hoja, tallo e individuo.....	39

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Clasificaciones de las especies estudiadas.....	11
Tabla 2. Parámetros presión-volumen calculados para las especies bajo estudio.....	13
Tabla 3. Atributos funcionales utilizados en este estudio.....	14
Tabla 4. Correlaciones de Pearson entre los parámetros de las curvas presión-volumen.	18
Tabla 5. Autovalores y porcentaje de variación de los datos explicado por los primeros componentes principales (CP), y los autovectores indicando la contribución relativa de cada uno de los parámetros considerados en el ACP.....	19
Tabla 6. Resumen estadístico de los modelos lineales mixtos para detectar el efecto del hábitat y la categoría de sucesión sobre los atributos presión-volumen.....	21
Tabla 7. Señal filogenética de los parámetros presión-volumen y el componente principal 1 (CP1).....	25
Tabla 8. Correlaciones de Pearson entre los parámetros presión-volumen con atributos de las estrategias funcionales.....	27

RESUMEN

En este trabajo usamos curvas presión-volumen para calcular el punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}), potencial osmótico a hidratación completa (π_o), módulo de elasticidad (ϵ), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{ppt}), contenido de agua a saturación (CAS) y capacitancia (C) de 30 especies de árboles comunes en el bosque tropical seco (BTS) de la región de Chamela, Jalisco, México. Utilizamos estos datos para: a) explorar la respuesta de las especies a la deshidratación de sus hojas; b) comparar su variación entre ambientes contrastantes en su disponibilidad de agua en el suelo; c) probar su señal filogenética, y d) encontrar patrones de coordinación con otros atributos funcionales asociados con las estrategias de resistencia a la sequía.

Encontramos que las especies del BTS recurren a un continuo de estrategias para mantener sus hojas turgentes. En los extremos de este continuo se distinguen dos mecanismos alternativos: tolerancia y retraso. No hubo evidencia de un patrón general de diferenciación direccional de los parámetros presión-volumen entre ambientes. Solo el CAS mostró señal filogenética. Especies con valores bajos de π_{ppt} y π_o y altos de ϵ tienen hojas que implican un alto costo de construcción, despliegan una menor área de captura de luz por biomasa invertida, tienen tallos más resistentes mecánica e hidráulicamente y retienen sus hojas por más tiempo ante la sequía. Especies con una alta C tienden a tener hojas más grandes, de baja densidad y tallos más vulnerables a la cavitación.

En general, los resultados de este trabajo sugieren que en el BTS coexisten especies con diferentes mecanismos para mantener el funcionamiento de sus hojas durante la desecación, y que éstos mecanismos están fuertemente asociados con otras estrategias para resistir a la sequía de la hoja, del tallo y del individuo.

ABSTRACT

In this work we use pressure-volume curves to calculate turgor loss point (π_{ppt}), osmotic potential at full turgor (π_o), elastic modulus (ϵ), relative water content at turgor loss (CRA_{ppt}), saturated water content (CAS) and capacitance (C) of 30 tropical dry forest (TDF) species of trees in Chamela, Jalisco, México. These data were used to: a) explore the response of species to the dehydration of their leaves; b) compare their variation between contrasting environments in their availability of water in the soil; c) test their phylogenetic signal, and d) find patterns of coordination with other functional attributes associated with drought resistance strategies.

We found that species in the TDF employ a continuum of strategies to maintain turgent their leaves. At the extremes of this continuum, two alternative mechanisms are distinguished: tolerance and delay. There was no evidence of a general pattern of directional differentiation of pressure-volume parameters between environments. Only CAS showed phylogenetic signal. Species with low values of π_{ppt} and π_o and high ϵ have leaves with high construction costs, display a smaller area of light capture by inverted biomass, have more mechanically and hydraulically resistant stems and retain their leaves for a longer time during drought. Species with a high C tend to have larger and less dense leaves and stems more vulnerable to cavitation.

In general, the results of this work suggest that in TDF coexist species with different mechanism to maintain function of their leaves while desiccating, and that these mechanisms seem to be strongly associated with other strategies to resist drought of the leaf, stem and individual.

INTRODUCCIÓN

Importancia y consecuencias de la pérdida de turgencia

La presión de turgencia tiene un papel central en las plantas: proporciona integridad estructural a cada célula y al tejido en general, afecta las condiciones físicas dentro de las células y en consecuencia la función y bioquímica celular, y es un requisito en procesos fundamentales como la expansión celular y la fotosíntesis (Beauzamy et al., 2014; Reece et al., 2015). De ahí que el mantenimiento de la turgencia celular tenga un papel fundamental en la regulación del balance de carbono en las plantas (Mitchell et al., 2013).

La presión de turgencia se genera por la fuerza que ejerce el agua del interior celular al empujar las membranas plasmáticas sobre la pared celular, y por la resistencia mecánica de éstas para prevenir el incremento en el volumen (Brett y Waldron, 1996). La intensidad de empuje del agua está determinada a su vez por la cantidad de osmolitos acumulados en el protoplasto, los cuales provocan la entrada de agua a la célula por ósmosis. La presión que debe ser aplicada para evitar dicha entrada de agua a la célula se conoce como presión osmótica (Kramer, 1983).

La suma de la presión de turgencia y la presión osmótica (en su forma de potenciales de energía: potencial de turgencia y potencial osmótico, Ψ_P y Ψ_S , respectivamente) define el estado energético del agua contenida en las células, órganos o la planta entera, conocido como potencial hídrico (Ψ_W) (Lambers et al., 2008; Kramer, 1983). El potencial hídrico tiene valores siempre negativos, excepto cuando la célula está completamente turgente por lo que Ψ_P y Ψ_S tienen la misma magnitud y la suma entre ellos es cero. Dado que el agua tiende a moverse hacia zonas con potenciales hídricos más negativos, la formación de gradientes de Ψ_W dentro de la planta y en las interfaces suelo-planta y planta-atmósfera es el motor que induce la movilización a lo largo de todos estos sistemas (Kramer, 1983).

La expansión celular ocurre cuando el aumento en la concentración de solutos comunes en el interior celular, como sucrosa y iones de potasio o nitrato, induce el ingreso de agua y el hinchamiento de las células. El hinchamiento incrementa a su vez la presión de turgencia y gracias a la acción conjunta de la relajación de la pared celular es posible la incorporación de nuevos materiales sintetizados a la pared (Atwell et al., 1999; Wolf et al., 2012). En el caso de la fotosíntesis, los estomas se abren por el incremento del volumen y de la presión de turgencia en las células guarda ocasionado por la entrada de agua, el cual es detonado a su vez por la disminución del potencial hídrico en estas células. La disminución del potencial hídrico es resultado de la acumulación de solutos, especialmente

de cloruro de potasio y de malato. La apertura de los estomas permite entonces el intercambio gaseoso entre la planta y la atmósfera (Atwell et al., 1999; Reece et al., 2015).

El crecimiento es particularmente sensible a los cambios en la turgencia celular y generalmente disminuye antes de que haya afectaciones en la fotosíntesis que ocurre en la hoja como respuesta a la sequía (Mitchell et al., 2013). Dada la importancia de la presión de turgencia en las plantas, el potencial hídrico de la hoja en el que se pierde la turgencia (llamado punto de pérdida de turgencia o en inglés, *turgor loss point*, y representado como π_{ppt}), es decir, cuando la presión de turgencia se hace cero ($\Psi_p = 0$) por lo que el potencial hídrico equivale al potencial osmótico $\Psi_w = \Psi_s$ (Bartlett et al., 2012).

El π_{ppt} es considerado como un atributo funcional clave que determina la tolerancia a la sequía pues caracteriza la habilidad de las hojas para mantener sus funciones en condiciones de déficit hídrico. Se ha visto que plantas con π_{ppt} más bajos pueden mantener procesos críticos de la hoja: la conductancia hidráulica (que representa su capacidad de transporte del sistema para entregar agua, permitiendo a los estomas permanecer abiertos para la fotosíntesis), la conductancia estomática y el intercambio gaseoso a potenciales hídricos más negativos de la hoja (Blackman et al., 2010; Brodrigg y Holbrook, 2003; Marèchaux et al., 2015; Scoffoni et al., 2011). A nivel ecológico, el π_{ppt} ha mostrado estar correlacionado con la disponibilidad de agua en el suelo dentro y entre biomas, ocurriendo en valores más bajos en especies que habitan en zonas más secas (Bartlett et al., 2012; Corcuera et al., 2002, Lenz et al., 2006).

Parámetros que influyen en la turgencia: el caso de las curvas presión-volumen

Un método comúnmente usado por los fisiólogos para calcular el π_{ppt} de las hojas es mediante las curvas presión-volumen, las cuales son una descripción gráfica de cómo cambia el potencial hídrico conforme disminuye el contenido relativo de agua (Figura 1). A partir de la gráfica, también es posible obtener otros parámetros involucrados en el mantenimiento de la turgencia que proporcionan información sobre las propiedades estructurales y fisiológicas de las células y los tejidos (Cheung et al., 1975). Por el significado ecológico de dichos parámetros, las curvas presión-volumen han sido utilizadas para entender la fisiología de los cultivos, hacer fisiología comparada de plantas silvestres y estudiar la adaptación ecológica de las plantas a su ambiente (Cheung et al., 1975; Ding et al., 2014).

El principio general de este método es que conforme el contenido relativo de agua disminuye, el potencial de turgencia pierde su capacidad para sostener las paredes celulares hasta el punto en que se hace 0 ($\Psi_p = 0$). Es a este nivel de deshidratación cuando el potencial hídrico de la hoja solo se

sostiene del potencial osmótico (Turner, 1981). En la gráfica, este momento corresponde al punto en el que la línea pasa de curva a recta (Figura 1).

Al extrapolar la recta hacia el intercepto se obtiene el potencial osmótico a turgencia completa (π_o). Este parámetro es producido por la concentración de solutos en la célula, los cuales determinan su capacidad para extraer agua de su entorno al disminuir el potencial hídrico de la célula. La recurrente y estrecha asociación entre este parámetro y el punto de pérdida de turgencia ha derivado en la reciente conclusión de que el π_o es el principal determinante del π_{ppt} (Baltzer et al., 2008; Corcuera et al., 2002; Bartlett et al., 2012; Merchant et al., 2007; Lenz et al., 2006).

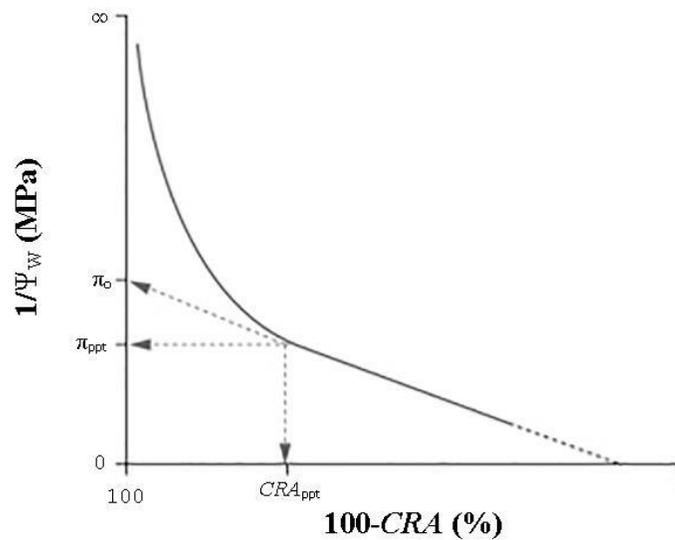


Figura 1. Curva presión-volumen construida a partir del potencial hídrico de la hoja (ψ_h , MPa) y su contenido relativo de agua (CRA , %) en cada punto de deshidratación. La gráfica permite estimar varios parámetros: el potencial osmótico a turgencia completa (π_o , MPa), el punto de pérdida de turgencia (π_{ppt} , MPa) y el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{ppt} , %). El módulo de elasticidad (ϵ , MPa) se obtiene estimando el cambio del potencial de presión ($\Delta\psi_p$, MPa) respecto al cambio en el contenido relativo de agua antes del ppt (ΔCRA , %). La capacitancia absoluta (C , $\text{mol}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) se obtiene estimando el ΔCRA respecto al cambio en el potencial hídrico de la hoja ($\Delta\psi_w$), para un contenido de agua a saturación y un área foliar determinados.

Otro parámetro derivado de las curvas presión-volumen es el módulo de elasticidad (ϵ). De acuerdo con la literatura, este parámetro refleja las propiedades mecánicas de las paredes celulares y determina la tasa de cambio de la presión de turgencia de una célula con respecto a los cambios en el contenido de agua en el simplasto (Koide et al., 1989). Dado que la pérdida de agua implica la disminución en el volumen celular. La capacidad de las células para disminuir su volumen, y con ello la medida en que el potencial hídrico puede disminuir, antes de que alcance el punto de pérdida de turgencia depende de la elasticidad de sus paredes celulares (Lambers et al., 2008). Las células con

paredes elásticas podrían encogerse y seguir manteniendo turgencia a pesar del déficit hídrico. Por el contrario, una célula con paredes celulares más rígidas deja caer su presión de turgencia, y con ello el potencial hídrico, más fuertemente en respuesta a un determinado cambio en el contenido de agua que una célula con paredes menos rígidas (Kramer, 1983). De ahí que la elasticidad de las paredes celulares sea considerada un mecanismo de adaptación al estrés hídrico (Lambers et al., 2008).

La capacitancia (C) es otro parámetro importante derivado de las curvas presión-volumen porque influye en la tasa de deshidratación del tejido. Ésta se obtiene al calcular el cambio en el volumen de agua necesario para que haya un cambio en el potencial hídrico del tejido dado cierto volumen de agua (Koide et al., 1989). Se ha propuesto que la capacitancia está dada por tejidos especializados en la acumulación de agua que están aislados hidráulicamente de aquellos que participan en la transpiración, lo cual permite amortiguar las fluctuaciones diarias del potencial hídrico de las hojas, previniéndolas así del marchitamiento (Canny et al., 2012; Meinzer et al., 2008; Nardini et al., 2010).

Estrategias funcionales de resistencia a la sequía

La disponibilidad del agua es el factor ambiental más importante que determina la riqueza, la composición y los patrones distribución de las especies, así como la dinámica de los bosques tropicales (Engelbrecht et al., 2007; Gentry, 1988). La temporalidad de las lluvias es uno de los principales factores que influyen en la disponibilidad del agua en el suelo (Poorter y Markesteijn, 2008). La longitud del periodo de sequía puede durar varios días en los bosques lluviosos, o extenderse hasta poco más de 8 meses en los bosques secos (Poorter y Markesteijn, 2008). La disponibilidad del agua, en particular durante los periodos de sequía, también está influida por factores espaciales a nivel local, como la topografía y las características del suelo (Engelbrecht et al., 2007).

Esta heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de agua en el suelo en los bosques tropicales tiene importantes repercusiones para el desempeño de las plantas. Está ampliamente documentado que la germinación y el crecimiento de las especies leñosas disminuye e incluso se detiene durante la temporada de sequía, mientras que la tasa de mortalidad aumenta (Chaturvedi et al., 2011; Comita y Engelbrecht, 2009; McLaren y McDonald, 2003; Worbes, 1999). También se ha visto que tanto la proporción en densidad y área basal de tallos muertos de árboles adultos como la mortalidad de las plantas jóvenes aumenta desde sitios húmedos hacia sitios secos del bosque (generalmente dados por diferencias en elevación) (Comita y Engelbrecht, 2009; Segura et al., 2003).

El constante riesgo a la desecación del suelo en estos ecosistemas y el efecto diferencial en la supervivencia y el crecimiento de las plantas durante los pulsos de sequía y humedad (Páramo-Pérez, 2009; Poorter y Markesteijn, 2008; Vega-Ramos, 2016) han llevado a los científicos a preguntarse cuáles son las características funcionales que les permiten a las plantas enfrentar el estrés hídrico. El conocimiento generado hasta ahora sobre las características morfológicas y fisiológicas asociadas con la resistencia al estrés hídrico en plantas leñosas de los bosques tropicales, ha permitido identificar dos grupos principales de mecanismos de resistencia a la sequía: evasión y tolerancia (Tyree et al., 2003; Larcher, 2003; Poorter y Markesteijn, 2008). Estos grupos representan los extremos de un gradiente de variación continua del conjunto de características que están determinados por la disyuntiva entre la capacidad para explotar los recursos y tolerar el estrés (Pinzón-Pérez, 2013).

Las plantas que evaden la sequía tienen tejidos muy sensibles a la deshidratación de manera que tienen características que les permiten mantener el contenido de agua en sus tejidos, ya sea mediante atributos que maximizan el acceso al agua en el suelo o que reducen su pérdida (Freitas, 1997). Ejemplos de estos atributos son raíces profundas, cierre rápido de estomas y baja conductancia estomática al comienzo del estrés hídrico, almacenamiento de agua en los órganos (principalmente tallos y raíces), vasos amplios eficientes en la conducción de agua y el hábito caducifolio de las hojas (Larcher, 2003; Tyree et al., 2003). No obstante, especies que maximizan la conducción de agua son más susceptibles a la cavitación (formación de burbujas en los vasos conductores) debido a la fuerte tensión que genera la caída del potencial hídrico, y con ello, son más vulnerables a la formación de embolismos que interrumpen la columna de agua (Tyree y Sperry, 1989).

Las plantas que toleran la sequía pueden seguir funcionando a pesar de la pérdida de agua y de la caída en el potencial hídrico que esto con lleva. En esta estrategia es central tener un xilema resistente a los embolismos mediante vasos con paredes reforzadas para mantener el transporte de agua, el intercambio de gases y la supervivencia de las células (Tyree et al., 2003). Sin embargo, la seguridad hidráulica implica una baja eficiencia en la conducción del agua. Otros atributos relacionados con la tolerancia son la alta densidad de los tejidos (en tallo, hojas y raíz) y hojas o foliolos pequeños con una baja área foliar específica (Méndez-Alonzo et al., 2012; Pinzón-Pérez, 2013).

Planteamiento del problema

Recientemente se ha generado un cúmulo de conocimiento sobre cómo cambian diferentes atributos fisiológicos, morfológicos y fenológicos asociados con el uso de recursos, en particular del agua, a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua en suelo dados por la topografía (Pineda-García et al.,

2011; Méndez-Alonzo et al., 2013) y por la edad sucesional de la vegetación (por ejemplo Álvarez-Añorve et al., 2012; Lebrija-Trejos et al., 2010; Paz et al., 2015; Pineda-García et al., 2013) en los bosques tropicales secos. Esto nos está ayudando a entender cómo se estructuran las comunidades y qué estrategias funcionales han desarrollado las especies para enfrentar el estrés hídrico en estos ecosistemas.

No obstante, aún no se han explorado los patrones de divergencia para los parámetros presión-volumen entre los ambientes contrastantes generados por dichos gradientes ambientales, a pesar de que son parámetros que están directamente relacionados con el mantenimiento de la turgencia y del estatus hídrico las hojas, y de que nos dan información sobre la tolerancia de las especies frente a la desecación.

Un factor importante de la variación que se observa en varios atributos funcionales se debe a la historia evolutiva de las especies. La tendencia a que especies cercanamente emparentadas se parezcan más entre sí respecto a otras lejanamente emparentadas se conoce como “señal filogenética” (Felsestein, 1985). Por ejemplo, varios atributos funcionales de la hoja de corte estructural (como el área foliar específica, la densidad del tejido y la superficie laminar total) y químico (como contenido de nitrógeno y fósforo) exhiben señal filogenética, aunque se ha visto que ésta es débil (Baroloto et al., 2012).

Finalmente, se ha trabajado poco en determinar cómo es que los parámetros presión-volumen se integran a las estrategias generales de resistencia a la sequía y uso de agua de las especies. Tarea que podría comenzar a abordarse mediante el análisis de sus patrones de coordinación con atributos funcionales clave relacionados con el uso del agua que tengan un amplio significado ecológico, como la densidad de madera (Swenson y Enquist, 2007).

OBJETIVO GENERAL

Analizar la variación en la resistencia al estrés hídrico a nivel de las hojas en múltiples especies del bosque tropical seco y explorar su relación con el ambiente y con otros atributos funcionales.

Objetivos particulares

- Calcular seis parámetros presión-volumen: punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}), potencial osmótico a hidratación completa (π_o), módulo de elasticidad (ϵ), contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{ppt}), contenido de agua a saturación (CAS) y capacitancia (C) para 30 especies leñosas del bosque tropical seco y explorar cómo están interrelacionados entre sí.
- Analizar los patrones de variación interespecífica de los parámetros presión-volumen en función de ambientes hídricos contrastantes.
- Explorar el componente filogenético de los parámetros presión-volumen (señal filogenética).
- Explorar las correlaciones de los parámetros presión-volumen con otros atributos funcionales de la estrategia de resistencia a la sequía y de uso de agua de la misma hoja, a nivel del tallo y del individuo: área foliar, área foliar específica, contenido de masa seca en hojas, densidad de madera, contenido de agua en tallo y velocidad de pérdida de hojas en sequía (caducifoleidad).

HIPÓTESIS

En los bosques tropicales secos la elevada heterogeneidad espacial y temporal en la disponibilidad de agua genera una amplia variación interespecífica en la forma en que las hojas enfrentan el riesgo de pérdida de turgencia, variación que podría estar sujeta al ambiente que éstas habitan, a sus características funcionales y a su historia evolutiva.

Si los parámetros presión-volumen influyen en el desempeño general de la planta, porque intervienen en la realización de funciones básicas como crecimiento celular y fotosíntesis a través del mantenimiento de la turgencia, entonces estos deben estar fuertemente coordinados con los atributos funcionales que controlan el estatus hídrico y la tolerancia ante la sequía en la propia hoja, en otros órganos y en todo el individuo.

PREDICCIONES

A partir del planteamiento anterior esperamos que:

- 1) Los parámetros de las especies de ambientes con menor disponibilidad de agua en el suelo confieran mayor capacidad para mantener la turgencia a niveles más altos de deshidratación de las hojas, tales como un menor π_{ppt} , un bajo ε , o bien una mayor C .
- 2) Al igual que otros atributos funcionales foliares (como el área foliar específica), los parámetros presión-volumen muestren una baja señal filogenética.
- 3) Los atributos foliares que favorecen alta tolerancia a la sequía (bajos π_{ppt} y π_o) presenten una relación positiva con atributos funcionales que permiten una alta tolerancia en el xilema (como la densidad de madera), y una relación negativa con aquellos característicos de una respuesta de evasión (como la caducifoliedad de las hojas).
- 4) Que especies con alta capacitancia en las hojas presenten altos contenidos de agua en otros órganos como el tallo, que sugieran un mecanismo común de retraso del estrés hídrico ante la sequía.

MÉTODOS

Sistema de estudio

Este trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología de Chamela (EBCh), en el estado de Jalisco (19°29'N, 105°01' O). En la región de Chamela, la temperatura media anual es de 25.6 °C y la precipitación media anual es de 800 mm (ambos en el periodo de 1983 a 2015), concentrándose de junio a octubre (Maass et al., 2017). Sin embargo, hay una gran variación interanual debida principalmente al efecto aleatorio de los patrones de incidencia de los ciclones tropicales en la parte central de la costa (García-Oliva et al., 2002). También hay variación intra-anual pues en la zona también se presentan periodos erráticos de sequía dentro de la temporada húmeda, llamados canículas, que pueden durar poco (en promedio 7 días) o extenderse por un intervalo de tiempo mucho más amplio (en general, cada año tiene un periodo sin lluvias <90 días) (Páramo-Pérez, 2009; Maass et al., 2017).

El paisaje alrededor de Chamela consiste en un mosaico de diferentes tipos de vegetación: fragmentos de bosque tropical seco sin perturbación humana, en los que predomina la selva baja caducifolia, y parches de vegetación secundaria donde antes hubo actividades humanas, principalmente ganadería, y que ahora tienen diferentes edades de abandono (Maza-Villalobos, 2012). Mediante el uso de cronosecuencias, en estos sitios se han realizado diferentes estudios sobre los procesos, patrones y mecanismos ecológicos de regeneración de la vegetación, así como sobre las estrategias funcionales de las especies vegetales asociadas con los diferentes estadios de sucesión secundaria (IBiología, 2006).

Parte del interés de estudiar los procesos asociados a la sucesión secundaria se debe a que las condiciones micro-ambientales cambian a lo largo del gradiente de sucesión. Pineda-García et al., (2013) evaluaron parcelas con diferente edad de sucesión: recientemente abandonadas (0 años de recuperación); barbecho temprano (3-5 años de recuperación), barbecho tardío (8-12 años de recuperación) y bosque conservado. Encontraron que en los sitios recientemente abandonados hay un mayor riesgo de sequía a las plantas respecto al bosque conservado. Conforme disminuye la cobertura del dosel las temperaturas en suelo y aire aumentan de 25.5 a 47.2 °C y de 27.0 a 39.4 °C, respectivamente; la humedad relativa disminuye de 84.1% a 37.0 y el déficit de presión de vapor pasa de 0.6 a 4.5 KPa. Por el contrario, el contenido de agua en el suelo aumenta exponencialmente de 10.3 a 2.3% conforme se cierra el dosel a 30%.

La irregularidad del relieve de Chamela y las diferencias en la capacidad del suelo para retener agua provocan que, durante las lluvias, la disponibilidad de este recurso sea máxima en las

partes bajas de las cuencas, cerca de los cauces de los ríos; en cambio, en la temporada de sequía, la disponibilidad de agua en suelo es mínima en las cimas de las cuencas debido a que la radiación solar da lugar a una alta evapotranspiración, sobre todo en los sitios más expuestos (Segura et al., 2003). La cantidad de agua en suelo superficial (10 cm de profundidad), medida a través de su potencial hídrico, puede ir desde -0.41 a -1.2 MPa en los sitios de baja elevación, hasta menos de -9.0 MPa en las cimas de las cuencas y las laderas (Méndez-Alonzo et al., 2013).

Por un lado, este gradiente de disponibilidad de agua está estrechamente asociado con un gradiente en el contenido de nutrientes del suelo y de disponibilidad de materia orgánica, con los valores más altos en las partes bajas de las cuencas (Segura et al., 2003). Por otro lado, se ha visto que la distribución de las especies cambia conforme a este gradiente de humedad en el suelo (Balvanera et al., 2011), de manera que el primer patrón destacable es la existencia de dos tipos de vegetación predominante.

La selva baja caducifolia (SBC) se establece sobre las cimas de lomeríos y cerros y consiste en un bosque denso, de 4-15 metros de alto, con un sotobosque bien desarrollado en las pendientes; la mayor parte de los árboles con diámetros a la altura del pecho menores a diez centímetros (Durán et al., 2002). En cambio, la selva mediana subperennifolia (SMS) se distribuye en valles amplios asociados a ríos y arroyos principales. Tiene un follaje más obscuro y mantiene parcialmente las hojas durante la época de sequía. La densidad del bosque es menor y abundan árboles de tallo grueso y de 20 metros de altura, aunque algunos alcanzan los 30 m (Durán et al., 2002).

En la región se han registrado unas 227 especies de árboles y la familia con más especies es Leguminosae, con 23.4% de toda la flora (Lott y Atkinson, 2002). Seleccionamos 30 especies de plantas leñosas nativas de esta región pertenecientes a 13 diferentes familias (Tabla 1). La nomenclatura botánica de las especies se estandarizó acorde con The Plant List (versión 1.1; <http://www.theplantlist.org/>). Dado que nuestro interés fue averiguar si los parámetros presión-volumen cambian entre las especies en función del ambiente hídrico generado por la sucesión secundaria y la topografía, utilizamos los siguientes criterios para clasificar a las especies. Respecto a la sucesión, consideramos las especies tardías (presentes sólo en el bosque maduro o conservado) y las especies secundarias (especialistas y de etapas intermedias) que están en ambientes más secos. En cuanto al tipo de hábitat consideramos especies de la selva baja caducifolia (ambiente más seco), especies en la selva mediana subcaducifolia (ambiente más húmedo), y especies generalistas, que pueden encontrarse en ambos tipos de hábitat. La asignación de categorías para cada especie la hicimos basándonos en Solís-Magallanes (1980), Lott (2002), Ramos-López (2009), Pinzón-Pérez (2013) y en la experiencia del doctor Horacio Paz en la zona de estudio (Tabla 1).

Tabla 1. Clasificaciones de las especies estudiadas.

Especie	Familia	Categoría sucesión	Hábitat
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl	Anacardiaceae	tardía	selva baja
<i>Spondias purpurea</i> L.	Anacardiaceae	secundaria	selva baja
<i>Crescentia alata</i> Kunth	Bignoniaceae	secundaria	selva baja
<i>Handroanthus chrysanthus</i> (Jacq.) S.O.Grose	Bignoniaceae	tardía	selva baja
<i>Roseodendron donnell-smithii</i> (Rose) Miranda	Bignoniaceae	tardía	selva mediana
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) Bertero ex A.DC.	Bignoniaceae	tardía	selva mediana
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	secundaria	generalista
<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	Burseraceae	tardía	selva baja
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae	tardía	selva mediana
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	Caricaceae	tardía	generalista
<i>Ipomoea wolcottiana</i> Rose	Convolvulaceae	tardía	selva baja
<i>Hura polyandra</i> Baill.	Euphorbiaceae	secundaria	selva mediana
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	Leguminosae	secundaria	selva baja
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	Leguminosae	secundaria	generalista
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	Leguminosae	secundaria	selva baja
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	Leguminosae	tardía	selva baja
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Leguminosae	tardía	selva mediana
<i>Gliciridia sepium</i> (Jacq.) Walp.	Leguminosae	secundaria	selva baja
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	Leguminosae	secundaria	selva baja
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	Leguminosae	secundaria	selva baja
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr.	Leguminosae	secundaria	selva baja
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	Leguminosae	tardía	selva baja
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	Malvaceae	tardía	selva baja
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Malvaceae	secundaria	generalista
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Malvaceae	tardía	selva baja
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Meliaceae	tardía	generalista
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae	tardía	selva mediana
<i>Piranhea mexicana</i> (Standl.) Radcl.-Sm.	Picrodendraceae	tardía	selva baja
<i>Ruprechtia pallida</i> Standl.	Polygonaceae	tardía	selva baja
<i>Recchia mexicana</i> Moc. & Sessé ex DC.	Surianaceae	tardía	selva baja

Individuos experimentales

Para caracterizar los parámetros presión-volumen de cada especie, se utilizaron plantas jóvenes sembradas en una parcela de la EBCh. Dado que no todas las especies focales se encontraban en la parcela, el estudio se completó muestreando hojas de individuos de 12 meses de edad cultivados en maceta dentro de un invernadero de la misma estación donde las condiciones promedio del aire fueron 21.5° C (48-7.6° C) y 60% (85-41%) de humedad relativa. En ambos sitios se utilizó suelo de la selva y el riego fue continuo, de manera que se muestrearon plantas sin estrés hídrico aparente.

Curvas presión-volumen

Entre septiembre de 2016 y enero de 2017 generamos entre 5 y 6 curvas presión-volumen respectivamente (una por hoja) para cada especie, con la excepción de *Handroanthus chrysanthus* que tuvo solamente 3 curvas. Colectamos una hoja o rama distal de entre 5 y 6 diferentes plantas

jóvenes por especie. En la medida de lo posible, escogimos hojas sanas, maduras, expuestas al sol, sin daño aparente. Al comienzo, se aseguró que las hojas tuvieran un nivel alto de hidratación, utilizando tres métodos distintos, dependiendo de su factibilidad en cada especie: 1) sumergir el peciolo en un recipiente con agua destilada y cortarlo nuevamente bajo el agua, 2) colocar la hoja entre pliegos de papel saturados de agua destilada (en ambos casos, el tiempo mínimo de hidratación fue de 2 horas), y 3) hidratar la planta una noche previa a las mediciones y colectar las hojas antes del amanecer, manteniéndolas en bolsas de aluminio cerradas para evitar su deshidratación.

Para la obtención de las curva presión-volumen de cada hoja seguimos el método de secado sobre una mesa en laboratorio. De acuerdo con este procedimiento, conforme la hoja se seca a temperatura ambiente, se mide su peso en una balanza analítica de 0.0001 dígitos de precisión (Sartorius® TE64), seguido de la medición de su potencial hídrico con una cámara de presión (PMSInstrument® 1505D), siguiendo a Tyree y Hammel (1972). Dicho procedimiento se realiza secuencialmente hasta lograr valores de potencial hídrico con poco cambio entre niveles consecutivos de deshidratación. Obtuvimos la imagen digital de las hojas hidratadas, con un escáner HP® G4050 a 200 dpi y determinamos el área foliar usando el programa ImageJ (Rasband, 1997- 2012). Al finalizar las mediciones, secamos las hojas en un horno a 70°C por 48 hrs para la determinación del peso seco y, con esto obtuvimos el contenido porcentual de agua en cada paso de deshidratación.

Se graficó la masa de agua vs el potencial hídrico de la hoja en cada paso de deshidratación para detectar posibles puntos de sobrehidratación de la hoja (en la gráfica, puntos con diferente contenido de agua pero mismo potencial hídrico) y eliminarlos del análisis. Sin embargo, esto ocurrió con poca frecuencia. Cada curva fue construida graficando 100% menos el contenido relativo de agua contra el inverso del potencial hídrico de cada paso de deshidratación de la hoja (Figura 1). A partir de esta gráfica calculamos seis parámetros presión-volumen (Tabla 2) siguiendo la plantilla de rutina y protocolo propuestos por Sack y Pasquet-Kok (2011).

De acuerdo con este protocolo, el punto de pérdida de turgencia se obtuvo identificando el punto de inflexión donde la curva se convierte en recta, es decir, donde el potencial de presión (Ψ_P) se hace 0 y el potencial hídrico es igual al potencial osmótico; el potencial osmótico a turgencia completa se obtuvo al extrapolar la porción recta de la curva hacia el eje de las Y (intercepto); el módulo de elasticidad se obtuvo como la pendiente entre la tasa de cambio del potencial de presión y la tasa de cambio del contenido relativo de agua antes del punto de pérdida de turgencia; el contenido de agua a saturación por masa seca de la hoja se obtuvo al estimar el máximo de agua a saturación entre la masa seca de la hoja; y la capacitancia absoluta se obtuvo como la pendiente entre la tasa de cambio de la fracción del contenido relativo de agua antes del punto de pérdida de turgencia y la tasa de cambio del potencial hídrico en ese mismo intervalo.

Para cada curva presión-volumen calculamos los siguientes seis parámetros:

Tabla 2. Parámetros presión-volumen calculados para las especies bajo estudio. En la capacitancia, los moles de agua en hoja se obtienen al multiplicar la estimación del contenido de agua a saturación por la masa molar del agua.

Símbolo	Parámetro	Derivación	Unidades
CAS	Contenido de agua a saturación por unidad de masa seca	máximo contenido de agua/masa seca	g/g
π_o	Potencial osmótico a saturación completa	1/intercepto de la fórmula de regresión de la parte lineal de la curva	MPa
π_{ppt}	Potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia	$\Psi_P=0$; $\Psi_h=\Psi_o$	MPa
CRA_{ppt}	Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia	CRA en ppt	%
ϵ	Módulo de elasticidad a turgencia completa	$\Delta\Psi_p/\Delta CRA$	MPa
C	Capacitancia por unidad de área a turgencia completa (capacitancia absoluta)	$\Delta_{(100-CRA)}/\Delta\Psi_h$ antes del ppt*masa de agua* área foliar	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{MPa}^{-1}$

Atributos funcionales

Se consideraron seis atributos funcionales de hojas y tallos asociados con la estrategia de uso de agua y de resistencia a la sequía de cada especie (Tabla 3). De cada uno de estos atributos funcionales utilizamos los valores promedio (datos sin publicar previamente generados por Vega-Ramos) para plantas de edades y condiciones de crecimiento similares a las estudiadas en el presente trabajo y siguiendo los protocolos propuestos por Pineda-García (2007), Pineda-García (2011) y Pinzón-Pérez (2013) y Pérez-Harguindeguy et al., (2013).

Tabla 3. Atributos funcionales utilizados en este estudio. El significado funcional está basado en Lohbeck et al (2013), Pinzón-Pérez (2013) y Pineda-García (2007), Poorter y Markesteijn (2008).

Grupo	Símbolo	Atributo funcional/Símbolo	Unidades	Significado funcional
Hoja	TUF	Tamaño de unidad fotosintética mínima	cm ²	Área mínima de captura de luz, superficie de transpiración y de enfriamiento
Hoja	CMSH	Contenido de masa seca en hojas	g/g	Densidad de las hojas, costos de construcción, retención de nutrientes, tolerancia a la limitación de agua, al daño mecánico y a la herbívora
Hoja	AFE	Cociente entre el área foliar y su biomasa	cm ² /g	Eficiencia para capturar luz por unidad de masa invertida, capacidad fotosintética y de crecimiento, tiempo de vida de la hoja
Tallo	DM	Densidad de madera	g/cm ³	Costos de construcción, tasa de crecimiento, resistencia mecánica del tallo, tasa de mortalidad, resistencia a la cavitación, tolerancia a la sequía
Tallo	CAT	Contenido de agua en tallo	%	Almacenamiento de agua que podría utilizarse para mantener la captura de carbono a pesar del déficit hídrico
Individuo	TRH	Días en los que la planta pierde el 50% de sus hojas bajo sequía progresiva	días	Evasión a la sequía, supervivencia durante la sequía

Relaciones filogenéticas interespecíficas

Generamos un árbol que describe las relaciones filogenéticas entre las 30 especies focales (Figura 2), usando un procedimiento que poda el mega-árbol (PhyloPhylo) más actual generado para las plantas vasculares (Zanne et al., 2014 y actualizado por Qian y Jin, 2016). Para tal fin, se utilizó la función ‘S.PhyloMaker’ con el programa R (disponible en el material suplementario de Qian y Jin, 2016). Este método es capaz de incluir a las especies no contenidas en PhytoPhylo tomando en cuenta su género o familia. Nuestro árbol contenía una politomía en la familia Leguminosae que fue resuelta mediante la función ‘multi2di’ del programa ‘ape’ de R. Esta función rompe las politomías y las convierte en bifurcaciones de manera aleatoria, asignando a las nuevas ramas una longitud de cero.

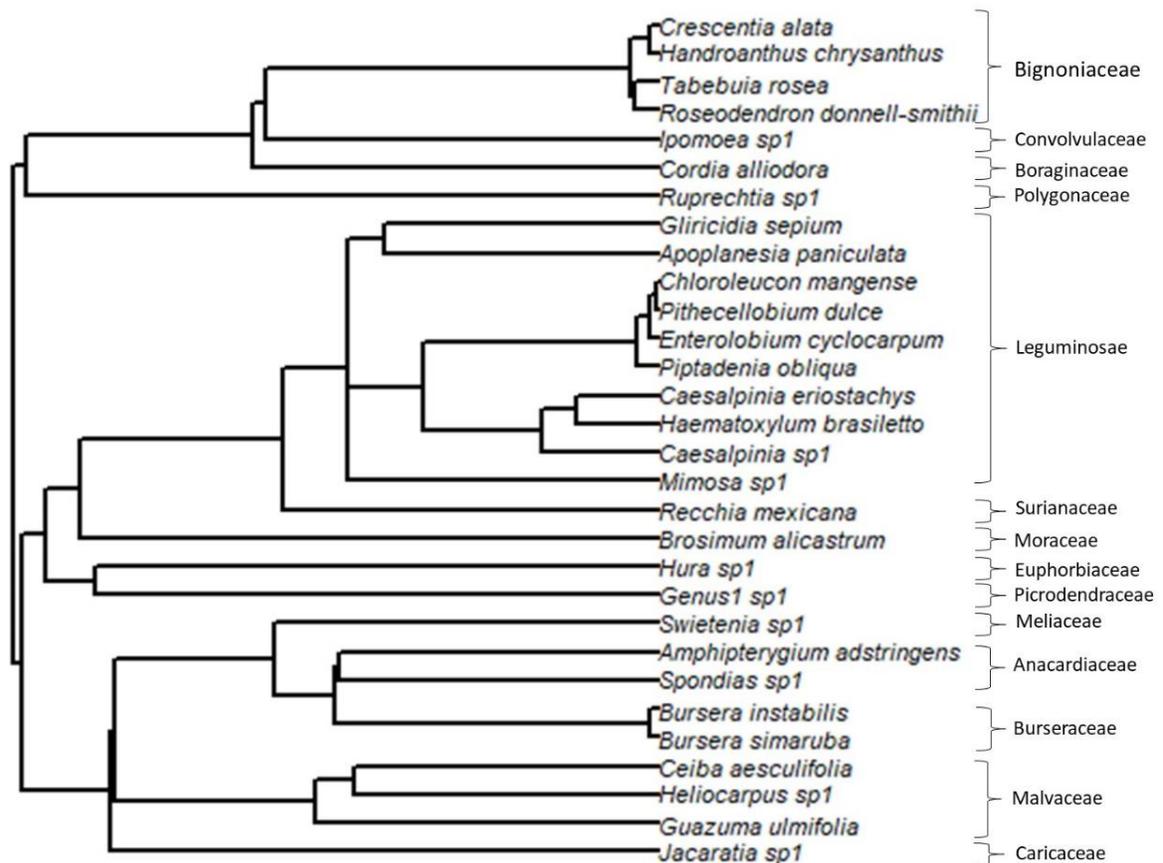


Figura 2. Relaciones filogenéticas entre las 30 especies de estudio. Nótese una politomía en la familia Leguminosae. *Ipomoea* sp1=*Ipomoea wolcottiana*; *Mimosa* sp1=*Mimosa arenosa*; *Caesalpinia* sp1=*Caesalpinia platyloba*; *Hura* sp1=*Hura polyandra*; *Swietenia* sp1=*Swietenia humilis*; *Genus1* sp1=*Piranhea mexicana*; *Spondias* sp1=*Spondias purpurea*; *Jacaratia* sp1=*Jacaratia mexicana*; *Ruprechtia* sp1=*Ruprechtia pallida*; *Heliocarpus* sp1=*Heliocarpus pallidus*.

Análisis estadístico

Para explorar las interrelaciones entre los parámetros de la relación presión-volumen utilizamos primero correlaciones de Pearson y después las sintetizamos mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP), con el programa JMP (2008, SAS) utilizando el valor promedio por especie de cada uno de los seis parámetros presión-volumen. Guardamos los puntajes de los dos primeros ejes del ACP para incluirlos en los posteriores análisis.

Para probar la hipótesis de la existencia de patrones generales de diferenciación de los parámetros presión-volumen entre hábitats y categoría sucesional, realizamos modelos lineales mixtos en los que consideramos a los individuos (es decir, la medición de una hoja) anidados en las especies (efectos aleatorios) utilizando la función 'lme' del paquete 'nlme' del lenguaje de programación R (R Core Team, 2016). Algunas variables fueron transformadas a \log_{10} para cumplir

con los supuestos de normalidad. Para el contenido relativo de agua usamos la transformación “logit” porque esta la variable es una proporción. Los modelos se ajustaron tomando en cuenta la heterogeneidad de varianza entre las especies usando el argumento ‘weights = varIdent(form=~1|"species")’ en la función ‘lme’.

Para determinar si los factores fijos del modelo mixto (hábitat y categoría de sucesión) explicaban significativamente la variación de cada parámetro presión-volumen, los eliminamos uno a uno del modelo completo (que incluye a los dos factores fijos) mediante la función ‘drop1’ y realizamos una prueba de razón de verosimilitud, la cual sigue una distribución χ^2 , para generar los valores de P asociados a cada modelo (Zuur et al., 2009). El modelo obtenido de cada parámetro presión-volumen fue validado mediante la examinación visual de los residuos (normalidad, homogeneidad de varianza).

Utilizamos una prueba de razón de verosimilitud (LRT) para determinar la importancia de cada factor en la variación de cada parámetro presión-volumen respecto al modelo completo, mediante la función ‘drop1’ del paquete ‘stats’ de R (Zuur et al., 2009). Reportamos los valores del AIC (Akaike Information Criterion), del LRT (Likelihood Ratio Test) y su valor de P asociado para cada modelo anidado en la Tabla 6. El modelo obtenido para cada parámetro presión-volumen fue validado mediante la examinación visual de los residuos (normalidad, homogeneidad de varianza).

Señal filogenética

La similitud entre valores de los parámetros de las curvas presión-volumen debida a la cercanía filogenética de las especies, se calculó utilizando la lambda de Pagel (λ) como una medida de la señal filogenética. Este estadístico se basa en un modelo de evolución Browniano, que supone que la evolución del atributo resulta de fluctuaciones al azar (Pagel, 1992). Lambda puede tomar valores de 0 a 1, siendo 0 cuando la evolución del parámetro es independiente de la filogenia o ancestría, y 1 cuando el atributo ha evolucionado siguiendo el modelo Browniano, de manera que depende totalmente de la filogenia (hay un efecto filogenético).

Calculamos dicha señal filogenética para cada uno de los parámetros de la relación presión-volumen con el paquete ‘phytools’ (Revell, 2012) creado para el lenguaje de programación R (R Core Team, 2016) y la función ‘phylosig’, que genera un valor de P asociado a una prueba de máxima verosimilitud que prueba la hipótesis nula de que $\lambda=0$, es decir, que no hay señal filogenética porque los valores del parámetro focal están distribuidos al azar en la filogenia de las especies bajo estudio (Keck et al., 2016; Revell, 2011). Para ello, la función realiza 999 repeticiones en las que el valor del parámetro de interés se asigna al azar a cada especie para generar una distribución esperada sin señal

filogenética (el modelo nulo). La significancia del valor de λ para el parámetro se determina al compararlo con una distribución al azar.

Correlaciones entre atributos funcionales

Evaluamos las asociaciones entre los parámetros de los parámetros presión-volumen con los atributos funcionales mediante correlaciones de Pearson usando el promedio de cada atributo por especie. Los parámetros CAS y C requirieron transformación \log_{10} para normalizar la distribución de los datos, la cual se evaluó mediante una prueba de Shapiro-Wilk.

Sin embargo, los valores de los atributos entre las especies no son independientes entre ellos debido a la cercanía filogenética (Felsenstein, 1985). Las diferencias o contrastes entre las especies sí son independientes, ya que todo lo que ha sucedido a partir del ancestro común más cercano entre dos especies es independiente a otros eventos de filogenia (Ortíz, 2107). Para corregir nuestras correlaciones debido a la no independencia filogenética, calculamos los contrastes filogenéticamente independientes para cada par de variables mediante el algoritmo ‘crunch’ del paquete ‘caper’ del lenguaje de programación R (R Core Team, 2016), indicando que la longitud de las ramas se ajustara a 2. En esta función, el intercepto del modelo de regresión lineal es forzado al origen (Garland et al., 1992) lo cual permite el análisis de una evolución correlacionada entre pares de atributos. Calculamos el coeficiente de correlación entre pares de atributos a partir del valor de t derivado de las regresiones forzadas al origen.

RESULTADOS

1. Relaciones entre los parámetros presión-volumen

Las correlaciones mostraron que los parámetros presión-volumen tienen muchas asociaciones entre ellos, a excepción del CRA_{ppt} , que solo se correlacionó con ϵ y C (Tabla 4). La correlación más alta, casi cercana a 1, estuvo entre el π_{ppt} y el π_o , seguida por las correlaciones entre CRA_{ppt} y π_{ppt} con ϵ y C , así como entre ϵ y C . Encontramos valores de correlación intermedios entre π_o y con el CAS y ϵ , así como entre C con CAS y π_o . El resto de las correlaciones fueron menores o iguales a 0.5.

Tabla 4. Correlaciones de Pearson entre los parámetros de las curvas presión-volumen. π_{ppt} =punto de pérdida de turgencia, π_o =potencial osmótico a turgencia completa, ϵ =módulo de elasticidad, CRA_{ppt} =contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia, C =capacitancia absoluta, CAS=contenido de agua a saturación por unidad de masa seca.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ y n.s.: no significativo.

	CAS	π_o	π_{ppt}	CRA_{ppt}	ϵ
π_o	0.66***				
π_{ppt}	0.49**	0.93***			
CRA_{ppt}	-0.23 n.s.	-0.19 n.s.	-0.08 n.s.		
ϵ	-0.43*	-0.66***	-0.50**	0.79***	
C	0.57**	0.53**	0.42**	-0.78***	-0.77***

De acuerdo con el Análisis de Componentes Principales (ACP), el primer componente (CP1) explicó el 62.1% de la variación de los datos y todos los parámetros tuvieron una contribución importante, aunque en menor medida el CRA_{ppt} (Tabla 5). Directamente asociado con el CP1 y con una alta carga estuvieron el π_{ppt} , π_o , CAS y C , mientras que negativamente asociado estuvo el ϵ .

La dispersión de las especies a lo largo del CP1 sugiere una variación continua de estrategias para mantener el punto de pérdida de turgencia de la hoja ante la deshidratación. En un extremo se encuentran características de “retraso” de la pérdida de turgencia: tejidos una alta capacitancia y un alto contenido de agua a saturación, pero con células que tienen bajas concentraciones de osmolitos y puntos de pérdida de turgencia más positivos (Figura 3a). Ejemplos de estas especies son *Amphipterygium adstringens*, *Tabebuia rosea*, *Bursera instabilis* y *Gliricidia sepium* (Figura 3b). El otro extremo de la estrategia presenta características de “tolerancia”: células rígidas que tienen alta concentración de solutos en sus células y un bajo punto de pérdida de turgencia, pero tejidos con un bajo contenido de agua a saturación y una baja capacitancia. Ejemplos de estas especies son *Piranhea mexicana*, *Caesalpinia eriostachys*, *Recchia mexicana* y *Pithecellobium dulce* (Figura 3b).

El segundo componente principal (CP2) explicó casi una cuarta parte de la variación (23.5%) y se asoció positivamente con el CRA_{ppt} , principalmente, seguido del punto de π_{ppt} y el π_o ; en cambio, se asoció negativamente con la C (Tabla 5). La dispersión de las especies a lo largo de este eje sugiere una variación continua en la estrategia de las especies a mantener el contenido relativo de agua en sus hojas antes de perder turgencia.

Tabla 5. Autovalores y porcentaje de variación de los datos explicado por los primeros componentes principales (CP), y los autovectores indicando la contribución relativa de cada uno de los parámetros considerados en el ACP. π_{ppt} =punto de pérdida de turgencia, π_o =potencial osmótico a turgencia completa, ε =módulo de elasticidad, CRA_{ppt} =contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia, C =capacitancia absoluta, CAS =contenido de agua a saturación por unidad de masa seca.

Parámetro	CP 1	CP 2
Autovalores	3.73	1.41
% de variación total de los datos	62.1	23.5
Autovectores		
π_{ppt}	0.73	0.58
CRA_{ppt}	-0.64	0.74
π_o	0.85	0.49
ε	-0.89	0.30
CAS	0.71	0.27
C	0.86	-0.35

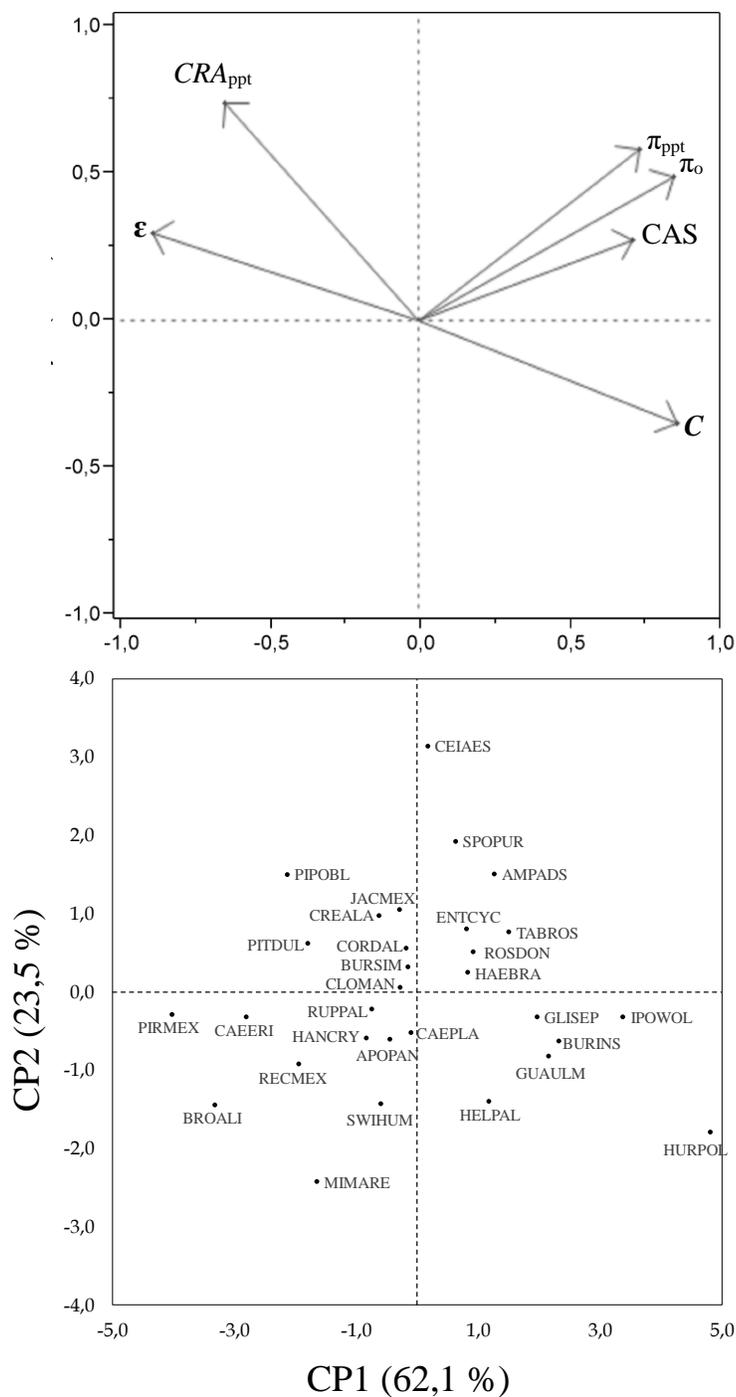


Figura 3. Análisis de componentes principales (ACP) de los parámetros presión-volumen (a) Autovectores (b) Puntajes de las 30 especies a lo largo de los CP1 y CP2. AMPADS-*Amphipterygium adstringens*, AOPAN-*Apoplanesia paniculata*, BROALI-*Brosimum alicastrum*, BURINS-*Bursera instabilis*, BURSIM-*Bursera simaruba*, CAEERI-*Caesalpinia eriostachys*, CAEPLA-*Caesalpinia platyloba*, CEIAES-*Ceiba aesculifolia*, CLOMAN-*Chloroleucon mangense*, CORDAL-*Cordia alliodora*, CREALA-*Crescentia alata*, ENTICYC-*Enterolobium cyclocarpum*, GLISEP-*Gliricidia sepium*, GUAULM-*Guazuma ulmifolia*, HAEBRA-*Haematoxylum brasiletto*, HANCRY-*Handroanthus chrysanthus*, HELPAL-*Heliocarpus pallidus*, HURPOL-*Hura polyandra*, IPOWOL-*Ipomoea wolcottiana*, JACMEX-*Jacaratia mexicana*, MIMARE-*Mimosa arenosa*, PIPUBL-*Piptadenia obliqua*, PIRMEX-*Piranhea mexicana*, PITDUL-*Pithecellobium dulce*, RECMEX-*Recchia mexicana*, ROSDON-*Roseodendron donnell-smithii*, RUPFUS-*Ruprechtia fusca*, SPOPUR-*Spondias purpurea*, SWIHUM-*Swietenia humilis*, TABROS-*Tabebuia rosea*.

2. Variación de los parámetros presión-volumen de las hojas entre hábitat y categoría de sucesión

En ninguno de los parámetros presión-volumen ni de los dos componentes principales de variación encontramos que el hábitat o la categoría de sucesión fueran factores que explicaran significativamente su variación (Tabla 6). Sin embargo, a través del Índice de Información de Akaike (AIC) es posible observar que los modelos que solo incluyen al factor categoría de sucesión son mejores modelos (porque tienen menor valor del índice) que el modelo que incluye a los dos factores (modelo completo) y que el modelo que solo incluye al factor hábitat.

La falta de un patrón general de diferenciación entre especies de ambientes diferentes se refleja también en los gráficos de cajas de los parámetros presión volumen (Figuras 4 y 5), en donde hay una amplia variación de los promedios de las especies al interior de los grupos.

Tabla 6. Resumen estadístico de los modelos lineales mixtos para detectar el efecto del hábitat y la categoría de sucesión sobre los atributos presión-volumen. En todos los casos el número de observaciones fue 167. g.l.=2 en la categoría de sucesión, y g.l.=1 en hábitat. LRT- likelihood ratio test. π_{ppt} =punto de pérdida de turgencia, π_o =potencial osmótico a turgencia completa, ϵ =módulo de elasticidad, CRA_{ppt} =contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia, C =capacitancia absoluta, CAS =contenido de agua a saturación por unidad de masa seca, $CP1$ =componente principal 1.

VARIABLE DE RESPUESTA	FACTORES	AIC	LRT	P
log10(CAS)	completo	-390.38		
	cat_sucesión	-392.35	0.03	0.86
	hábitat	-393.74	0.64	0.73
π_o	completo	-46.83		
	cat_sucesión	-48.56	0.27	0.60
	hábitat	-49.93	0.90	0.64
π_{ppt}	completo	-17.18		
	cat_sucesión	-19.03	0.15	0.70
	hábitat	-20.14	1.04	0.60
logit(cra_{ppt})	completo	47.64		
	cat_sucesión	46.07	0.43	0.51
	hábitat	44.56	0.92	0.63
ϵ	completo	967.83		
	cat_sucesión	966.29	0.46	0.50
	hábitat	965.28	1.43	0.48
log10(C)	completo	-155.92		
	cat_sucesión	-156.39	1.53	0.22
	hábitat	-157.20	2.73	0.26
CP1	completo	519.73		
	cat_sucesión	518.36	0.64	0.42
	hábitat	517.48	1.76	0.41

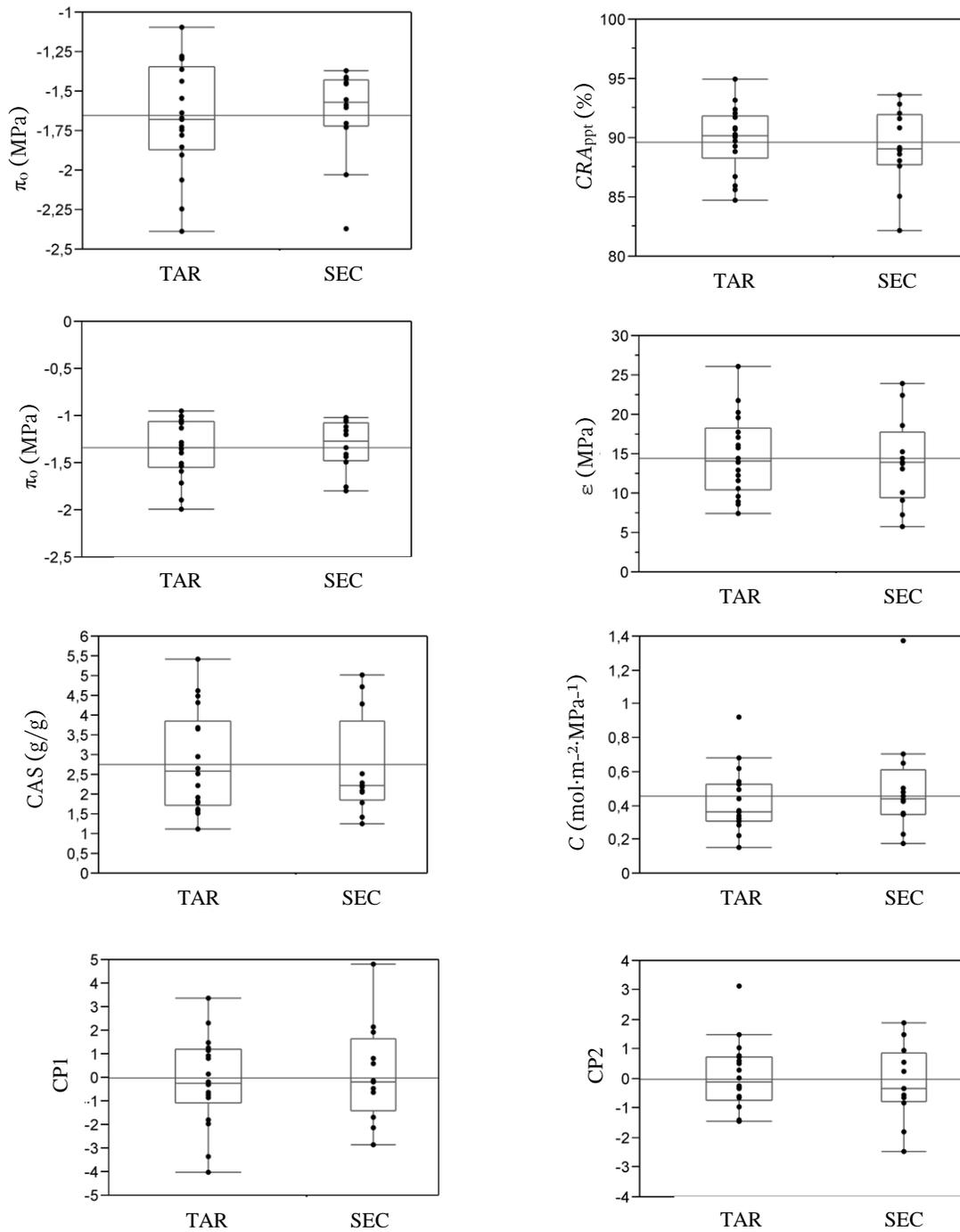


Figura 4. Gráficos de cajas de los parámetros presión-volumen por categoría de sucesión. Los puntos corresponden a los promedios por especie. La línea horizontal corresponde a la media general. TAR: tardía, SEC: secundaria.

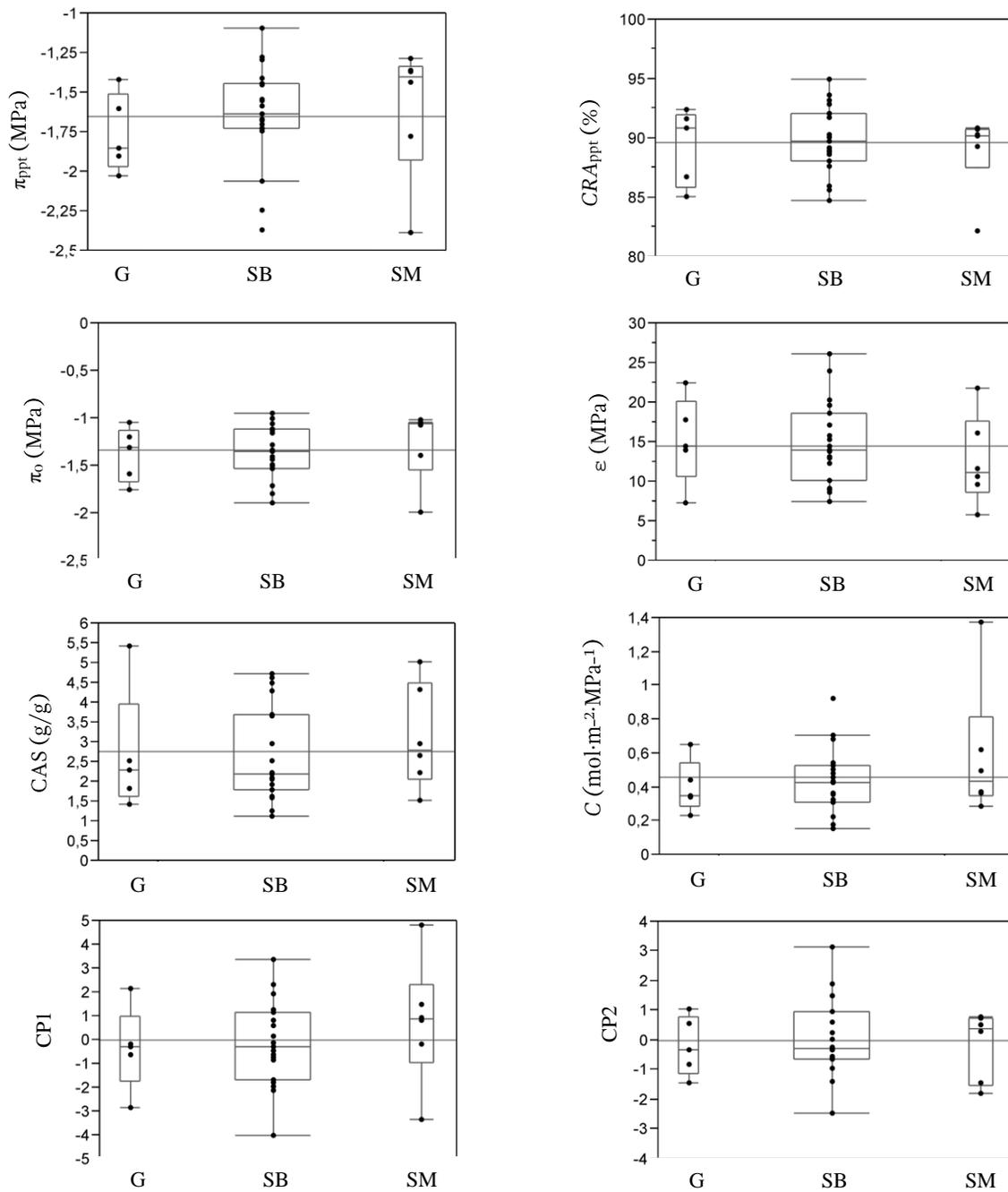


Figura 5. Gráficos de cajas de los parámetros presión-volumen por tipo de hábitat. Los puntos corresponden a los promedios por especie. La línea horizontal corresponde a la media general. G: Generalista, SB: Selva Baja y SM: Selva Mediana.

3. Señal filogenética de los componentes de los parámetros presión-volumen

La mayor parte de los parámetros presión-volumen presentaron valores bajos a intermedios del estadístico lambda, el cual no difirió del valor esperado bajo un proceso de cambio browniano, sugiriendo un bajo nivel de señal filogenética (Tabla 7). En la Figura 6 esto se observa como círculos de diferentes tamaños dentro de grupos cercanamente emparentados. Solo para el contenido de agua a saturación (CAS) detectamos un valor alto de señal filogenética que difirió significativamente del esperado por el modelo nulo ($\lambda=0.92$, $P=0.003$).

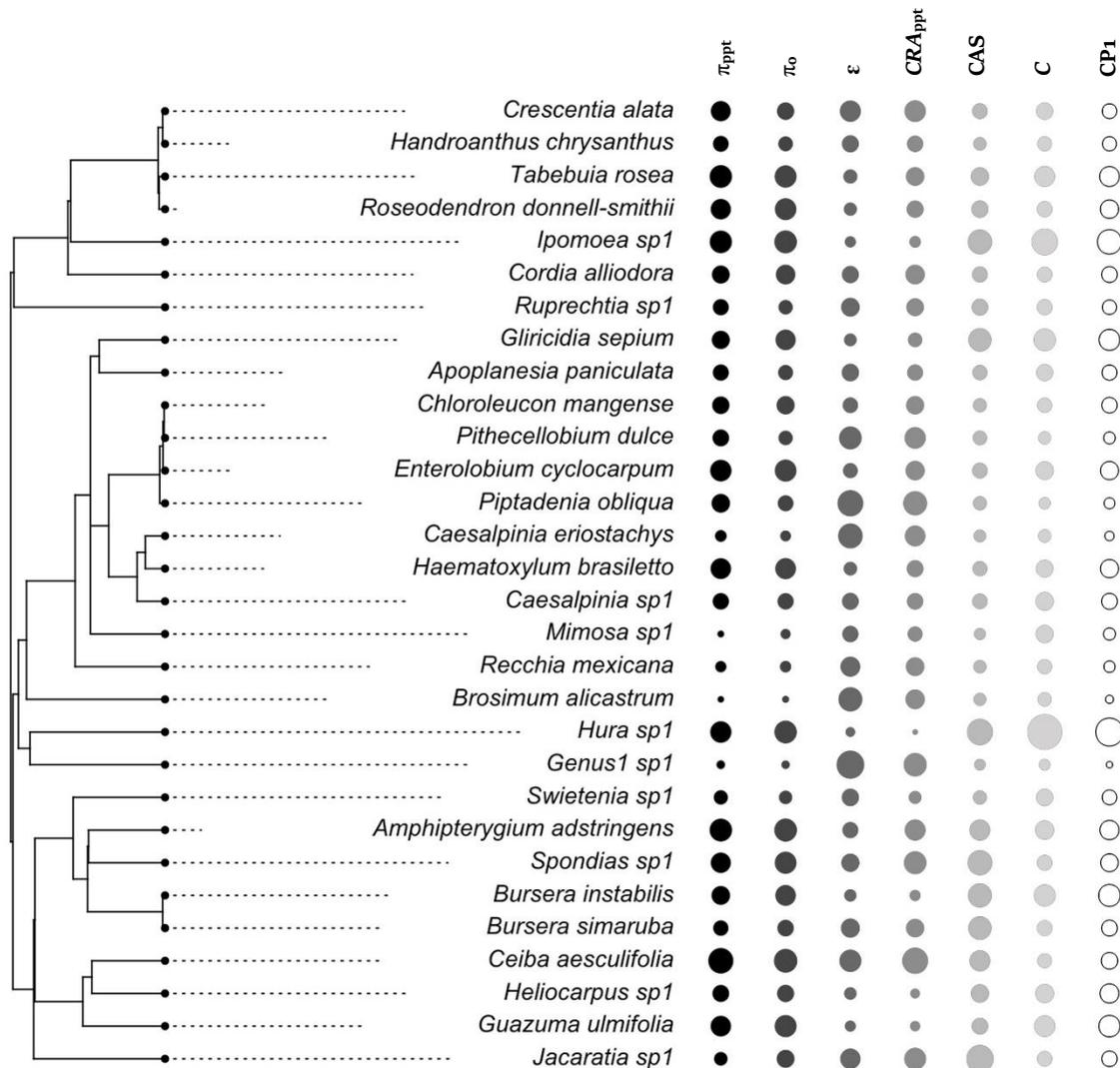


Figura 6. Parámetros presión-volumen mapeados a lo largo de las relaciones filogenéticas de las 30 especies estudiadas. Los círculos indican el valor relativo de cada variable para cada taxón. Colores diferentes indican variables diferentes. Nombre de las especies como en Figura 2.

Tabla 7. Señal filogenética de los parámetros presión-volumen y el componente principal 1 (CP1).
Abreviaturas como en Tabla 6.

Parámetro	λ	$P(\lambda=0)$
π_{ppt}	0.67	0.20
π_o	0.23	0.54
ε	0.00007	1
CRA_{ppt}	0.00007	1
$\log(CAS)$	0.92	0.003
$\log_{10}(C)$	0.00007	1
CP1	0.21	0.56
CP2	0.00007	1

4. Correlaciones con otros atributos funcionales de la hoja, tallo e individuo

La mayoría de los atributos presión-volumen de las hojas mostraron una alta frecuencia de correlaciones altamente significativas con atributos de las hojas, de los tallos y de todo el individuo (Tabla 8. Las correlaciones pareadas simples que fueron significativas pueden consultarse en el Anexo). La única excepción fue el contenido relativo de agua al punto de pérdida de turgencia (CRA_{ppt}), el cual no correlacionó con ningún atributo funcional de hojas, tallos o el individuo. Dichas correlaciones y su nivel de significancia se mantuvieron en su gran mayoría, incluso al utilizar contrastes independientes de la filogenia. En particular, en el análisis de contrastes cuatro casos viraron entre significativos y marginalmente significativos: la correlación que se perdió entre el módulo de elasticidad (ε) y el contenido de masa seca de la hoja (CMSH), y las correlaciones que se volvieron significativas entre el punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}) con el contenido de agua en tallo (CAT), entre el tamaño de la unidad fotosintética mínima (TUF) con el CRA_{ppt} , y entre el componente principal 2 (CP2) de las relaciones presión-volumen con el CAT.

El π_{ppt} y el potencial osmótico a turgor completo de la hoja (π_o) se correlacionaron negativamente con el CMSH, el tiempo de retención de hojas ante la sequía (TRH) y la densidad de madera (DM), pero positivamente con el área foliar específica (AFE). Esto indica que las especies con hojas más tolerantes a la deshidratación (capaces de mantener la turgencia foliar a menor potencial hídrico de la hoja, a través de la acumulación de solutos en las células) tienen tejidos más densos (en hojas y tallos) y los conservan por más tiempo.

El CRA_{ppt} estuvo correlacionado negativamente con el TUF, sugiriendo que especies con hojas o folíolos más grandes tienden a perder la turgencia a niveles mayores de deshidratación del tejido foliar.

El ϵ estuvo correlacionado negativamente con el AFE, es decir, especies que despliegan una mayor superficie de captura de luz en relación con la biomasa invertida, tienden a tener paredes celulares más flexibles.

El contenido de agua a saturación de la hoja (CAS) estuvo correlacionado con todos los atributos funcionales, de manera que especies que contienen más agua en sus hojas en relación a la biomasa invertida, tienen hojas/foliolos más grandes, con bajo contenido de materia seca, y despliegan mayor superficie de captura de luz en relación a la biomasa invertida, tienen tallos menos densos con mayores contenidos de agua y tiran sus hojas más rápido durante la sequía.

La capacitancia (C) absoluta de la hoja estuvo asociada positivamente con el TUF y negativamente con el CSMH y la DM. Esto sugiere que especies cuyas hojas tienen la capacidad para amortiguar los cambios temporales en su potencial hídrico por deshidratación, son hojas con una mayor superficie de captura de luz, tienen poca masa seca y se asocian con tallos menos densos.

El componente principal 1 (CP1) se correlacionó con todos los atributos funcionales de hoja, tallo y el individuo (Tabla 8). Estas correlaciones se mantuvieron prácticamente iguales al controlar el efecto de la filogenia. De acuerdo con estas asociaciones, especies que mantienen turgencia foliar a niveles bajos de potencial hídrico de la hoja, tienen paredes celulares poco elásticas y con elevado potencial osmótico, se asocian con unidades fotosintéticas pequeñas, tejidos densos a nivel de las propias hojas y del tallo, y con individuos que retienen sus hojas por más tiempo. En cambio, hojas con una alta capacitancia acompañados de altos contenidos de agua, y bajo módulo de elasticidad, se asocian con una alta área foliar específica, mayores contenidos relativos de agua en tallo y con individuos que tiran sus hojas más rápidamente ante la sequía.

El componente principal 2 (CP2) solo se correlacionó negativamente con el TRH y positivamente con el CAT.

Tabla 8. Correlaciones de Pearson entre los parámetros presión-volumen con atributos de las estrategias funcionales. El tamaño de muestra fue diferente entre los pares de atributos. n indica el tamaño de muestra. CP1: componente principal 1; CP2-Componente principal 2; CMSH-contenido de masa seca en hojas; TUF-tamaño de unidad fotosintética mínima; AFE: área foliar específica; DM: densidad de madera; CAT: contenido de agua en tallo; TRH: tiempo de retención de hojas en sequía. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

		Correlaciones simples					
		HOJA			TALLO		INDIVIDUO
		TUF(log10)	CMSH	AFE(log10)	DM	CAT(log10)	TRH
Parámetros presión-volumen	π_{ppt}	0.29	-0.57**	0.63***	-0.44*	0.26	-0.69***
	CRA_{ppt}	-0.36	0.12	-0.18	0.11	0.00	-0.05
	π_o	0.31	-0.58**	0.66***	-0.55**	0.39*	-0.66***
	ε	-0.31	0.37*	-0.41*	0.28	-0.13	0.23
	CAS(log10)	0.51**	-0.72***	0.70***	-0.82***	0.69***	-0.56**
	$C(\log_{10})$	0.39*	-0.44*	0.33	-0.41*	0.28	-0.23
	CP1	0.44*	-0.56**	0.60***	-0.55**	0.39*	-0.47*
	CP2	-0.04	-0.32	0.35	-0.31	0.27	-0.47*
	n	29	29	29	30	30	25
		Correlaciones basadas en los contrastes independientes					
		HOJA			TALLO		INDIVIDUO
		TUF(log10)	CMSH	AFE(log10)	DM	CAT(log10)	TRH
Parámetros presión-volumen	π_{ppt}	0.32	-0.58**	0.54**	-0.46*	0.38*	-0.66***
	CRA_{ppt}	-0.40*	0.16	-0.51	0.08	0.07	-0.08
	π_o	0.33	-0.52**	0.59***	-0.53**	0.46*	-0.63***
	ε	-0.35	0.33	-0.38*	0.23	-0.09	0.18
	CAS(log10)	0.47**	-0.67***	0.68***	-0.80***	0.71***	-0.49*
	$C(\log_{10})$	0.42*	-0.44*	0.33	-0.40*	0.25	-0.21
	CP1	0.45*	-0.52**	0.53***	-0.51**	0.38*	-0.43*
	CP2	-0.16	-0.22	0.22	-0.29	0.37*	-0.43*
	n	28	28	28	29	29	24

DISCUSIÓN

1. ¿Cómo enfrentan las especies del Bosque Tropical Seco la deshidratación de sus hojas?

El análisis multivariado de los parámetros presión-volumen sugiere que entre las especies del bosque tropical seco existe un continuo de estrategias para mantener las funciones vitales de las hojas durante la deshidratación. Este gradiente va desde especies que apuestan más al mantenimiento de la turgencia mediante la acumulación de osmolitos en sus células y que tienen hojas con un bajo contenido de agua, hasta especies que apuestan más al mantenimiento de la hidratación de las células vía la capacitancia del tejido foliar, y que tienen paredes celulares más elásticas.

La covariación negativa de estos grupos de parámetros a lo largo del mismo eje principal podría estar dada por la disyuntiva que implica destinar espacio a tener paredes celulares gruesas que endurezcan las hojas versus llenar el espacio con citoplasma para llevar a cabo la fotosíntesis (Méndez-Alonzo et al., 2012). Por otro lado, dado que acumular activamente osmolitos en el interior celular implica un gasto de ATP (Connor et al., 2011), las plantas con poca agua en sus células podrían maximizar el efecto del potencial osmótico a un menor costo energético, respecto a plantas con un elevado volumen de agua en sus células.

El primer mecanismo ha sido evidente en los estudios de los parámetros presión-volumen dada la frecuente correlación positiva entre el punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}) con el potencial osmótico a turgor completo (π_o) (Baltzer et al., 2008; Corcuera et al., 2002; Bartlett et al., 2012; Merchant et al., 2007; Mitchell et al., 2008; Lenz et al., 2006). Tal es el grado de asociación entre estos parámetros que incluso se ha utilizado el π_o para predecir el π_{ppt} de un gran número de especies y realizar estudios ecológicos (Bartlett et al., 2012b; Marèchaux et al., 2015 y 2016). Al igual que en esos trabajos, nosotros también encontramos una fuerte correlación positiva entre ambos parámetros (la más fuerte de todas las relaciones entre parámetros presión-volumen), lo cual indica que este mecanismo también opera entre las especies arbóreas del bosque tropical seco.

Al igual que en varios de esos estudios (Niinemets, 2001; Corcuera et al., 2002; Mitchell 2008, Lenz et al., 2006, Sack et al., 2003), nosotros detectamos una correlación negativa entre el módulo de elasticidad (ϵ) con el π_o y con el π_{ppt} . El significado funcional de la relación entre un alto ϵ , con el π_{ppt} y la tolerancia a la sequía ha dado lugar a numerosas hipótesis y aún es motivo de controversia (Bartlett et al., 2012).

Una hipótesis recurrente en la literatura es que un alto módulo de elasticidad permite extraer más agua del suelo por un menor cambio en el contenido de agua de los tejidos respecto a especies con bajo ϵ , pues contribuye a generar gradientes más pronunciados entre el potencial hídrico de la

hoja y el suelo con una pérdida menor de agua (Binks et al., 2017; Fan et al., 1994; Corcuera et al., 2002; Lenz et al., 2006; Niinemets, 2001; Krasser y Kalapos, 2000). Otra hipótesis sugiere que un alto ε contribuye a tener un menor π_{ppt} , lo cual permitiría que los estomas se cerrasen rápidamente con la pérdida de la turgencia y mantuvieran un alto contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{ppt}) (Corcuera et al., 2002). Alternativamente, se ha propuesto que un alto ε provee soporte mecánico para prevenir que células con bajos π_{ppt} y π_{ot} exploten debido a la excesiva presión hidrostática que se generaría por incorporar agua como respuesta al gradiente osmótico (Meinzer et al., 2014).

Sin embargo, un estudio reciente que analizó a detalle esas y otras tres hipótesis (Bartlett et al., 2012) concluye que el módulo de elasticidad no tiene en realidad un efecto directo en la tolerancia de las hojas a la sequía. Adicionalmente, sostienen que un mecanismo que sí podría estar ocurriendo es la reducción de π_o en coordinación con un incremento de ε para disminuir el π_{ppt} al tiempo mientras que se mantiene un CRA_{ppt} constante. Esto permitiría tanto una mayor tolerancia a suelos con bajos potenciales hídricos y prevendría a la célula de encogerse y deshidratarse más allá de umbrales de contenidos relativos de agua que resultarían peligrosos. Además, se ha visto que un alto ε evitaría el encogimiento del tejido foliar en su conjunto, lo cual permitiría que la hoja mantuviera su integridad estructural e hidráulica, y con ello, la conductancia hidráulica especialmente a altos potenciales hídricos de la hoja durante una sequía incipiente (Scoffoni et al., 2014). La relación que nosotros encontramos entre estos cuatro parámetros podría respaldar dichas hipótesis (Tabla 4 y Figura 3).

El segundo mecanismo de respuesta de las hojas ante la deshidratación y que involucra a la capacitancia (C) ha sido menos abordado en literatura. No obstante, sabemos de un estudio reciente en el que hay evidencia de la existencia de estos dos mecanismos alternativos (Binks et al., 2016). Estos autores evaluaron el cambio de los parámetros presión-volumen entre temporadas de disponibilidad de agua y entre grupos de “sensibilidad a la sequía”. Clasificaron a las especies como “sensibles” o “resistentes” según su tasa de mortalidad en un experimento previo de sequía. Aunque no se analizaron las interrelaciones entre parámetros y tampoco se ofrece una interpretación de sus hallazgos, los resultados de dicho estudio muestran que tanto en la temporada seca como en la húmeda, las especies “resistentes” promediaron significativamente valores más bajos de π_{ppt} , π_o y de C respecto a las especies “sensibles”.

De manera interesante, en nuestros patrones de correlación, detectamos que bajos módulos de elasticidad están fuertemente asociados a tejidos con alta capacitancia, y que ambos parámetros están fuertemente asociados con el CRA_{ppt} , es decir, con el nivel de hidratación del tejido. Estas correlaciones fueron las segundas más fuertes en toda la matriz de correlaciones (Tabla 4). De acuerdo con la literatura, la gran elasticidad de las especies que recurren a este mecanismo, le permitiría a la

célula encogerse y mantener la presión de turgencia para seguir creciendo y fotosintetizando conforme disminuye el CRA_{ppt} y el potencial hídrico de la hoja, con la ventaja de que se requeriría una menor inversión de potencial osmótico (Fan et al., 1994; Corcuera et al., 2002; Lenz et al., 2006; Niinemets, 2001; Meinzer et al., 2014).

Adicionalmente, la presencia de reservorios especializados de agua (medidos a través de la capacitancia) les permitiría a estas especies mantener sus funciones, una alta conductancia de la hoja y la hidratación de las células involucradas en el intercambio gaseoso durante la fotosíntesis, en ausencia de una fuente de agua externa, ya sea por el suministro fluctuante del agua desde las raíces o por la demanda de agua durante la transpiración, amortiguando los cambios en el potencial hídrico de la hoja ante la pérdida sostenida del contenido hídrico (Blackman y Brodribb, 2011; Sack et al., 2003; Ogburn y Edwards, 2012).

No obstante, un vacío importante en el estudio funcional de la capacitancia y de los almacenes de agua en las hojas es la evaluación experimental de la contribución de la capacitancia para mantener las funciones básicas de las hojas en individuos antes, durante y después de la sequía, como se ha hecho con la capacitancia del tallo, así como con el potencial osmótico, el punto de pérdida de turgencia y el módulo de elasticidad de la hoja. Es por esto que consideramos que, en mucho, el significado funcional empírico de este mecanismo aún resta por ser explorado.

Finalmente, dado que en entre las especies del Bosque Tropical Seco se expresa una amplia variación en la capacidad de las hojas para almacenar agua (Méndez-Alonzo et al., 2012; Pineda-García et al., 2012), es razonable que el continuo de estrategias que involucran la capacitancia haya sido especialmente evidente, como lo observamos en el análisis multivariado, donde la mayoría de los parámetros covariaron fuertemente a lo largo de un mismo eje principal. Sólo el contenido porcentual de agua en el punto de turgencia no covarió tan claramente con el resto de los atributos, contribuyendo sobre todo al segundo eje principal. La ausencia de correlación de este parámetro con los hábitats o bien con los atributos funcionales de hojas, tallos y el individuo, abre una interrogante interesante a dilucidar en estudios futuros sobre este parámetro.

2. ¿Cómo varían los parámetros presión-volumen entre ambientes contrastantes en la disponibilidad de agua en el suelo?

Contrario a nuestra hipótesis, los parámetros presión-volumen no mostraron evidencia de un patrón de diferenciación entre hábitats hídricos. Nuestros resultados contrastan con trabajos previos que sí han encontrado correlaciones ecológicas entre los parámetros presión-volumen con el tipo de ambiente. Por ejemplo, con aquellos que han evaluado por tipo de suelo (Marèchaux et al., 2015); de

biomas (Bartlett et al., 2012); de ambientes topográficos (Bartlett et al., 2016); por fitoregiones (Corcuera et al., 2002), y por tipo de vegetación (Lenz et al., 2006). El resultado más general es que las especies de sitios con más limitación hídrica pueden mantener turgencia en las hojas a potenciales hídricos más negativos, y tienen células con paredes menos elásticas, sugiriendo que estas características pueden ser una adaptación a la sequía. En nuestro estudio, este no fue el caso para ninguno de los parámetros presión-volumen. Incluso observamos una amplia variación interespecífica dentro de cada ambiente para cada uno de los parámetros analizados (Figuras 4 y 5). Esto sugiere la coexistencia de una diversidad de estrategias para enfrentar el riesgo a la pérdida de turgencia al interior de cada ambiente.

Respecto a las correlaciones ecológicas con el gradiente sucesional, nuestros resultados también divergen de los de un estudio realizado en el bosque tropical húmedo en donde se detectaron valores menos negativos de π_{ppt} en especies de etapas tempranas de la sucesión (demandantes de luz) respecto a las tardías (tolerantes a la sombra) (Marèchaux et al., 2016). Los autores explican que esto va de acuerdo con la evidencia previa de una coordinación entre la tolerancia a la sombra y a la tolerancia a la sequía.

A diferencia de los bosques tropicales húmedos, donde las especies están adaptadas a gradientes de luz vertical y horizontal que explican la dinámica de sucesión y la coexistencia de las especies, en los bosques tropicales secos, el gradiente a lo largo de la sucesión de temperatura, humedad relativa del aire y suelo y de déficit en la presión de vapor (que se acentúan durante la temporada de sequía) son los factores que dirigen los procesos ecológicos (Lebrija-Trejos et al., 2010; Pineda-García et al., 2012).

Se ha visto que en las etapas tempranas dominan las especies con atributos que les permiten controlar la carga de irradiación solar, favorecen el enfriamiento por convección mediante hojas compuestas con folíolos pequeños y delgados, y mantienen la integridad estructural de las hojas mediante tejidos densos (Lebrija-Trejos et al., 2010; Álvarez-Añorve et al., 2012). Es sorprendente, sin embargo, que dichas diferencias en la morfología funcional y en la capacidad de enfrentar el sobrecalentamiento de las hojas no se expresen en las relaciones hídricas de las mismas.

De nuevo, la amplia variación entre especies de cada hábitat sucesional sugiere en primera instancia que hay diferentes formas en que las hojas pueden enfrentar el problema de déficit hídrico, particularmente en los sitios sucesionales tempranos. Por el momento, este es el primer estudio que investiga posibles patrones generales de diferenciación de los parámetros presión-volumen en el gradiente sucesional del bosque tropical seco, y no es posible hacer generalizaciones.

Un factor en esta falta de diferenciación entre hábitats hídricos y sucesionales es que en nuestro estudio usamos una clasificación de las especies simplemente tomando en cuenta su

ocurrencia, pero no su dominancia o éxito relativo en cada ambiente (tipo de bosque o sucesional). Un paso adelante, sería ponderar los parámetros promedio en cada hábitat, tomando en cuenta la dominancia relativa de las especies, es decir, usando la métrica conocida como "Community weighted means", sensu Grime (1998).

3. ¿Cómo varían los parámetros presión-volumen a lo largo de la filogenia?

Nuestra predicción respecto a la existencia de una señal filogenética débil no se cumplió para los parámetros presión-volumen evaluados en este estudio. La excepción fue el contenido de agua a saturación (CAS), aunque en este caso la señal fue muy alta (Tabla 7). Llama la atención que si bien en el π_{ppt} y π_o , las especies cercanamente emparentadas tienden a parecerse entre sí, la distribución de estos parámetros a lo largo de la filogenia no fue significativamente diferente de lo que se esperaría por azar (Tabla 7).

Hasta donde sabemos, pocos son los estudios que han calculado la señal filogenética para uno o varios parámetros presión-volumen. Por ejemplo, Pei-Li et al., (2012) no detectaron señal filogenética para el punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}), el potencial osmótico a turgencia completa (π_o) y el módulo de elasticidad (ϵ) en 12 especies de un bosque tropical seco de China. Liu et al., (2015) tampoco detectaron señal filogenética para el π_{ppt} , al utilizar 27 especies del género *Magnolia* que habitan en diferentes regiones de China. Caso contrario es el estudio de Sedio et al., (2012) en donde sí hubo detección de señal filogenética para el π_{ppt} entre 20 especies del género *Psychotria* de un bosque tropical semi-decíduo, aunque ésta fue intermedia.

Hay evidencia de que el nivel de señal filogenética dentro de una comunidad es una función de la escala taxonómica, es decir, de qué grupos se incluyen en el estudio (Cavender-Bares et al., 2006). De manera que la señal filogenética puede aparecer si se amplía la escala filogenética (por ejemplo, si se incluye a todas las angiospermas). Por el contrario, cuando se trabaja con comunidades definidas por un solo linaje filogenético es común encontrar sobredispersión filogenética.

Sin embargo, la ausencia de una señal filogenética contundente, al menos en el punto de pérdida de turgencia, tanto en comunidades diversas filogenéticamente (Pei-Li et al., 2012) como en aquellas más reducidas a uno o pocos linajes (Liu et al., 2012; Sedio et al., 2012), indica que es un atributo que no ha estado influido fuertemente por las relaciones evolutivas entre los taxa y sugiere que se trata de un rasgo con una alta labilidad evolutiva.

No obstante, dado que la interpretación sobre los factores ecológicos y los mecanismos evolutivos que moldean los atributos de las especies están en muchos casos influidos por la amplitud o estrechez taxonómica de las comunidades estudiadas (Cavender-Bares et al., 2006), recomendamos

que en próximos trabajos se represente mejor a las familias que contaron con pocas especies en este estudio y se incluyan un mayor número de especies, para determinar si se mantiene el patrón observado de no señal filogenética en los parámetros presión-volumen.

La variación interespecífica en los parámetros presión-volumen de las hojas han sido ampliamente estudiadas en diferentes biomas (Bartlett et al., 2012), pero qué tanto estos parámetros están sujetos a herencia filogenética y parentesco entre especies es casi desconocido (Marèchaux et al., 2015). El presente estudio es muy novedoso en ese sentido.

4. ¿Cómo se coordinan los parámetros presión-volumen con otros atributos funcionales?

Una hipótesis central en este trabajo fue que los mecanismos que controlan la capacidad de mantener la turgencia y el estatus hídrico en las hojas durante la deshidratación, expresados en los parámetros presión-volumen, estarían coordinados con otros atributos funcionales que intervienen en el mantenimiento del estatus hídrico y la tolerancia a la sequía en las hojas, los tallos y todo el individuo. La alta frecuencia de correlaciones significativas entre el eje multivariado que define las estrategias para mantener funcionalidad de las hojas ante la deshidratación (parámetros presión-volumen), y los atributos funcionales de hojas (área foliar específica y contenido máximo de agua), de los tallos (densidad de madera y máximo contenido de agua), y la fenología del individuo, apoya fuertemente esta hipótesis de coordinación entre órganos.

Predijimos que el punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}) y el potencial osmótico a turgencia completa (π_o) de las hojas serían más negativos en especies que tienen maderas densas, por estar asociadas a vasos más resistentes a la cavitación, que pueden soportar tensiones más elevadas a lo largo de todo su sistema de conducción desde los tallos hasta las hojas. Por esta misma congruencia que debería existir en la resistencia a la cavitación a lo largo de la planta, esperábamos que bajos π_{ppt} y π_o estarían asociados a una mayor caducifoliedad. En los bosques tropicales secos la pérdida de hojas es una estrategia muy común de evasión para evitar sufrir cavitación masiva del tallo, en particular entre las especies que acumulan agua en sus tallos (Borchert, 1994; Méndez-Alonzo et al., 2013). Tener hojas capaces de alcanzar potenciales hídricos muy bajos comprometería entonces la seguridad hidráulica del xilema en especies que evaden rápidamente el estrés hídrico tirando sus hojas (es decir, que tengan un bajo TRH).

Nuestros resultados, tanto las correlaciones pareadas, como las correlaciones entre el continuo de estrategias foliares (eje multivariado) y los atributos funcionales de hojas, tallos e individuo apoyan dicha predicción y sugieren que las estrategias o mecanismos asociados con la

tolerancia a bajos potenciales hídricos del tejido foliar (sequía fisiológica) están coordinados con atributos que favorecen una alta tolerancia en el xilema.

Se ha propuesto que la relación entre el π_{ppt} y el π_o con atributos estructurales de otros órganos parece ser producto de las disyuntivas biofísicas asociadas con la densidad de los tejidos (Mitchell et al., 2008). Dado que la capacidad de almacenamiento y de transporte de agua en el xilema con frecuencia están negativamente correlacionados con la densidad de la madera (Borchert, 1994; Schwinning y Ehleringer, 2001), es posible que las especies con una mayor densidad de madera atraviesen por fluctuaciones diarias más pronunciadas en el estado hídrico de las hojas, lo cual requeriría que asignaran más recursos a la osmorregulación para poder mantener la turgencia (Bucci et al., 2004).

Hay evidencia previa que respalda esta hipótesis general. Meinzer (2003) encontró una fuerte correlación positiva entre la densidad de la madera y la magnitud de las fluctuaciones diarias en el potencial hídrico de la hoja entre 27 especies de zonas templadas y tropicales con densidades de madera variables. Por su parte, Stratton et al., (2000) encontraron que el promedio de las fluctuaciones diurnas en el potencial hídrico de la hoja disminuía de manera lineal con el contenido de agua a saturación de la madera, al evaluar seis especies de un bosque tropical seco de Hawaii.

Si las células foliares se mantienen turgentes y fotosintetizando, incluso podrían sostener el crecimiento de la planta durante la sequía, como lo sugieren los resultados de Merchant et al., (2007), al evaluar la respuesta al déficit hídrico en plantas jóvenes de seis especies de eucalipto. Estos autores observaron que todas las especies redujeron su tasa fotosintética y conductancia estomática, pero continuaron creciendo durante el periodo de estrés hídrico. Dado que el ajuste osmótico, y con ello la disminución del π_o y del π_{ppt} , fue una respuesta generalizada entre las especies, los autores proponen la posibilidad de que la osmorregulación haya tenido un papel importante en el crecimiento observado.

Otra hipótesis que se ha planteado consiste en que las especies de maderas duras, por sus sistemas de transporte de agua ineficientes, requerirían de un gradiente de potencial hídrico más fuerte para inducir el flujo del agua desde el suelo hasta las hojas (Bucci et al., 2004). La alta acumulación de osmolitos contribuiría a generar un potencial hídrico en las hojas suficientemente negativo como para generar dicho gradiente (Mitchell, 2008).

El π_o y el π_{ppt} también se correlacionaron con atributos que reflejan una estrategia de conservación de los recursos dentro de la misma hoja: alto contenido de masa seca en hojas (CMSH) y baja área foliar específica (AFE). De hecho, otros trabajos también han detectado estas correlaciones (Liu et al., 2015; Bucci et al., 2004, pero ver Marèchaux et al., 2015 para evidencia en contra). Esto sugiere que la tolerancia a la sequía a nivel de las hojas podría ser importante para asegurar la

persistencia de los tejidos y para favorecer la economía de carbono de la hoja. Dicha coordinación podría tener como consecuencia que las hojas de especies con xilema resistente a la cavitación, pudieran extender por más tiempo la ganancia de carbono y el crecimiento, tanto durante el día como durante los pulsos cortos de sequía que ocurren frecuentemente durante la época de lluvias (Páramo-Pérez 2009).

Llama la atención que el módulo de elasticidad se correlacionó con atributos estructurales de las hojas (AFE y CMSH), pero no con los atributos del tallo o de todo el individuo. Estudios previos respaldan también la coordinación detectada con la estructura de la hoja. Por ejemplo, Niinemets (2001) encontró que el ϵ se correlaciona positivamente con la proporción masa seca/masa fresca, y débilmente con la masa foliar por unidad de área (inverso de AFE), al evaluar 51 especies leñosas de diferentes lugares del mundo. Sack et al., (2003) también encontraron una correlación positiva entre ϵ y la densidad de la materia seca de la hoja.

Una baja área foliar específica se debe en parte a una alta concentración de material proveniente de la pared celular y de compuestos secundarios que protegen contra factores bióticos y abióticos (Lambers y Poorter, 1992), lo cual explicaría las correlaciones del módulo de elasticidad con los atributos estructurales. Por otro lado, la alta inversión en tejidos y compuestos de protección tiene como consecuencia una menor tasa fotosintética por unidad de masa seca de la hoja, pero un incremento en la longevidad de la hoja (Lambers y Poorter, 1992). Por lo tanto, es posible que además de su debatible papel en el mantenimiento de la turgencia, un alto ϵ mejore el balance de carbono y de nutrientes de las hojas, y contribuyendo así a incrementar su longevidad (Bartlett et al., 2012).

Si un alto ϵ permite conservar la integridad de la célula ante la deshidratación, llama la atención que no esté correlacionado con la densidad de madera, un atributo asociado con el soporte estructural. Pei-Li et al (2012) tampoco encontraron evidencia de una relación significativa entre estos dos parámetros, ni con correlaciones simples ni con correlaciones basadas en contrastes independientes. Esta desconexión sugiere que la densidad de las hojas y la densidad de madera responden a mecanismos distintos para conferir integridad a los tejidos. Por tanto, sería interesante averiguar si esta desconexión persiste al analizar el módulo de elasticidad en las hojas y el módulo de elasticidad de los tallos.

Una forma en que las especies enfrentan la limitación de agua en los bosques secos es reduciendo el área foliar que los individuos sostienen, pues esto les permite evadir la transpiración durante los momentos de mayor estrés hídrico en el año (Borchert et al., 1994). Las especies que tiran sus hojas rápidamente tienen un conjunto de atributos hidráulicos que corresponden a un bajo nivel de tolerancia, incluyendo una mayor vulnerabilidad del xilema a la cavitación, una menor densidad de madera y un mayor contenido de agua en el xilema (Méndez-Alonzo et al., 2012).

Durante las frecuentes sequías cortas en los bosques tropicales secos, el almacenamiento masivo de agua en los tallos y la caducifoliedad de las hojas, permitirían que evadieran potenciales hídricos de la planta muy negativos y, probablemente, el riesgo de fallo hidráulico masivo (Pineda et al., 2013). De hecho, en árboles jóvenes se ha visto que las reservas de agua del xilema pueden retrasar los efectos de la sequía del suelo desacoplando el estado hídrico de la planta respecto al estado hídrico del suelo (Pineda et al., 2013).

En estas especies, invertir en hojas con bajos π_o y π_{ppt} que les permitieran soportar los bajos potenciales hídricos de la hoja no representaría alguna ventaja pues tirarían sus hojas rápidamente apenas comenzara el estrés hídrico del suelo. En cambio, las especies tardíamente deciduas, que están caracterizadas por un conjunto de atributos del xilema que indican una estrategia conservativa de explotación de recursos, entre ellos una alta densidad de madera y un bajo contenido de agua en el xilema (Méndez-Alonzo et al., 2013), sí podrían beneficiarse de invertir en hojas con altos contenidos de osmolitos. Las hojas de estas especies tardíamente deciduas tendrían una mayor tolerancia foliar a la deshidratación, respecto a las deciduas, y mantener las funciones de la hoja a pesar del incremento del estrés hídrico en la planta.

Resulta muy interesante que el contenido de agua por masa seca en la hoja a saturación (CAS) mostró correlaciones con todos los atributos funcionales, las cuales se mantuvieron prácticamente iguales incluso al controlar el efecto de la filogenia. Esto refleja la fuerte integración en la estrategia en el uso del agua entre la hoja y el tallo, así como con la respuesta del individuo frente a la sequía. Tres de esas correlaciones fueron positivas: con el tamaño de unidad fotosintética mínima (TUF), el área foliar específica (AFE) y el contenido de agua en tallo (CAT).

En principio, especies que despliegan una mayor superficie fotosintética por unidad de biomasa invertida tienden a ser más activas fisiológicamente: tienen altas tasas de fotosíntesis, respiración y de conductancia (Poorter y Bongers, 2006). Dado que estos procesos requieren la movilización constante de agua a través de la planta, es razonable que un alto AFE esté correlacionada con un CAS elevado. Siguiendo este planteamiento, si las hojas más grandes tienen una mayor demanda evaporativa, necesitarían más agua que las hojas chicas. De ahí la correlación positiva entre TUF y CAS. De hecho, previamente se ha visto que a mayor TUF, menor es el contenido de masa seca en las hojas (Pinzón-Pérez, 2013). Sin embargo, al menos en lo que respecta a nuestro estudio, esta inferencia habrá que tomarla con precaución, pues la correlación positiva entre el CAS y el TUF se pierde al excluir a las especies de la familia Leguminosae (datos no mostrados), las cuales tienen por lo general hojas pinnadas (Champagne et al., 2007). Finalmente, la correlación entre el CAS de la hoja y el CAT sugiere que existe coordinación entre los órganos de la planta respecto a la estrategia de almacenamiento y probablemente de uso de este recurso.

El CAS mostró correlaciones negativas con el contenido de masa seca en hojas (CMSH), la densidad de madera (DM) y el tiempo de retención de hojas en sequía (TRH). Esto refuerza la evidencia previamente documentada de que el almacenamiento de agua en el xilema, en este caso en las hojas, disminuye conforme se incrementa la densidad de los tejidos (Bucci et al., 2004). También refleja el tipo de respuesta de todo el individuo ante el estrés hídrico: especies con alto contenido de agua en sus hojas escapan más rápidamente a la sequía que aquellas con hojas con menos agua, pero más tolerantes, que continúan funcionando por más tiempo.

Predecimos que la capacitancia (C) en las hojas estaría coordinada con el CAT, de manera que esto sugiriera un mecanismo común de retraso del estrés hídrico ante la sequía. Esta predicción no se cumplió pues no encontramos una correlación significativa entre estos dos parámetros. No obstante, para poder probar esta hipótesis justamente, hubiera sido más apropiado explorar la correlación entre la capacitancia de la hoja con la capacitancia del tallo.

La C se correlacionó negativamente con la DM y con el CMSH, lo cual indica de manera general que entre más material inviertan las plantas a la construcción de sus tejidos, menos espacio asignan a tejidos especializados en el almacenamiento de agua. Llama la atención la ausencia de correlación entre la C con el CAT. Se ha propuesto que la DM es un mejor predictor de la capacidad de almacenamiento respecto del contenido de agua a saturación porque refleja propiedades biofísicas del xilema relacionadas con la eficiencia en la recarga y utilización del agua almacenada, así como la cantidad máxima de agua que puede almacenar el tallo (Bucci et al., 2004).

Estas propiedades biofísicas podrían estar determinando la relación significativa que detectamos entre la capacitancia con el contenido de materia seca en las hojas. Además, la capacitancia se correlacionó positivamente con el TUF, relación que se mantuvo al excluir a las leguminosas (datos sin mostrar). Dado que las hojas más grandes tienen una mayor área de recepción de luz y son generalmente más activas fotosintéticamente, es posible que requirieran una mayor capacitancia para amortiguar las fluctuaciones transitorias en el potencial hídrico derivadas de la pérdida de agua durante el intercambio de gases.

Las correlaciones del CP 1 de los parámetros presión-volumen con todos los atributos funcionales incluidos en este estudio, tanto con las correlaciones simples como con los contrastes independientes de la filogenia, reflejan la existencia de una fuerte integración y de una evolución correlacionada entre los mecanismos para enfrentar la pérdida de turgencia a nivel de las hojas con las estrategias para resistir la sequía dentro del mismo órgano (hoja), con otros órganos (tallo), e incluso a nivel de individuo, como se hipotetiza con el espectro “rápido-lento” de economía de la planta (Reich, 2014). Sin embargo, aún resta por explorar si también esta coordinación se mantiene

con los atributos del espectro de economía de la raíz (por ejemplo, longitud de raíz específica o LRE), cómo se asocian y qué disyuntivas reflejan.

Nuestros resultados se suman a la evidencia de que la tolerancia a la sequía a nivel de las hojas, y de manera más amplia la estrategia que enfrenta la pérdida de turgencia mediante un menor π_0 y un alto ε , se correlacionan con atributos que sugieren una economía de recursos lenta, es decir, con aquellos que implican bajas tasas de adquisición y procesamiento de recursos, que reflejan una estrategia de conservación (Figura 7) (Méndez-Alonzo et al 2012; Reich, 2014), pero también, con atributos que reflejan una alta tolerancia a la sequía. En nuestro estudio, esto implicó correlaciones entre el componente principal 1 de los parámetros presión-volumen con un menor CMSH, AFE y TUF, pero mayor DM, menor CAT y mayor TRH. En cambio, la estrategia basada en almacenar agua y liberarla gradualmente para retrasar el efecto de la deshidratación (el otro extremo del eje sintético de co-variación de los atributos presión-volumen), se correlaciona con rasgos de carácter “rápido”, es decir, con aquellos que implican el movimiento y almacenamiento de agua, así como la adquisición y uso de recursos (Méndez-Alonzo et al 2012; Reich, 2014), pero que son menos tolerantes a la sequía.

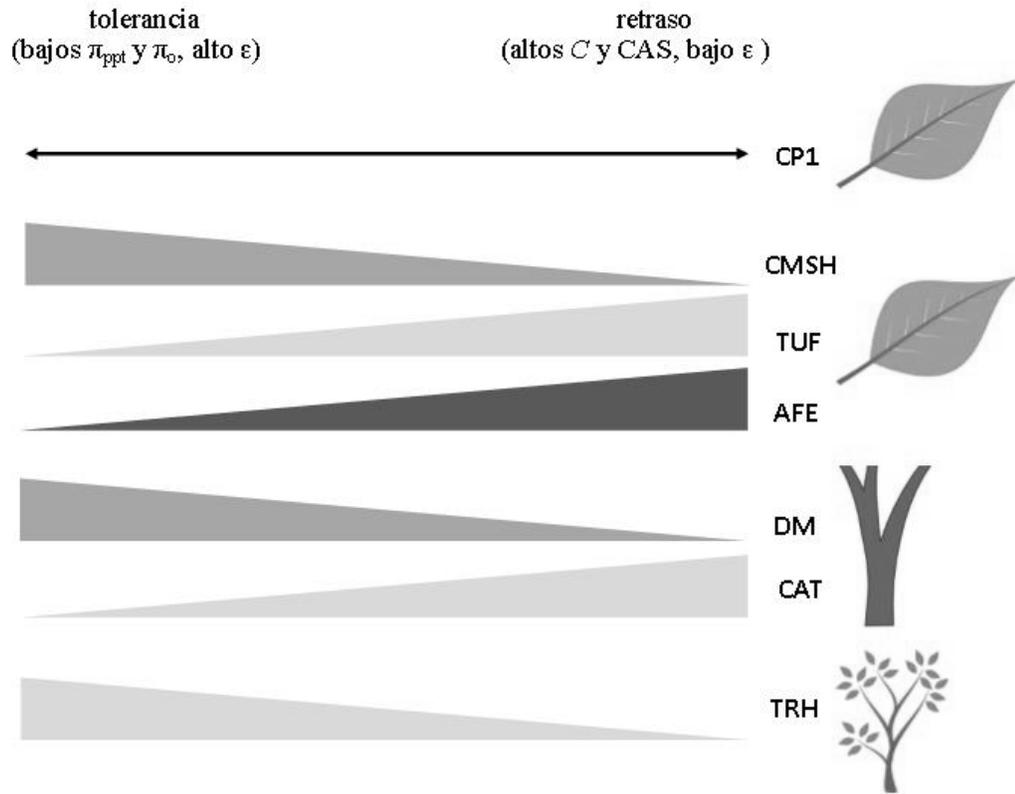


Figura 7. Coordinación entre el componente principal 1 (CP1) de los parámetros presión-volumen con los atributos funcionales de la hoja, tallo e individuo. La intensidad de color del triángulo indica el nivel de significancia (gris fuerte: $P < 0.001$; gris intermedio: $P < 0.01$; gris claro: $P < 0.05$). La punta de los triángulos corresponde al extremo hacia donde disminuye el atributo. CP1-PV: componente principal 1 de los parámetros presión-volumen; π_{ppt} : punto de pérdida de turgencia; π_o : potencial osmótico; ϵ : módulo de elasticidad; CAS-contenido de agua a saturación; CPMH-contenido de masa seca en hojas; TUF: tamaño de unidad fotosintética mínima; AFE: área foliar específica; DM: densidad de madera; CAT: contenido de agua en tallo; TRH: tiempo de retención de hojas en sequía.

CONCLUSIONES

- Las especies del bosque tropical seco emplean un continuo de estrategias para mantener la turgencia de sus hojas. En los extremos de este continuo podemos distinguir a dos mecanismos alternativos: a) tolerancia, que consiste en la acumulación de solutos y tener células rígidas y b) retraso, que se basa en tener reservorios de agua en la hoja y paredes celulares flexibles.
- Existe una amplia variación de los parámetros presión-volumen al interior de cada ambiente contrastante en su disponibilidad de agua en el suelo analizado, lo cual podría favorecer la coexistencia de especies con diferentes estrategias para enfrentar el riesgo de pérdida de turgencia de las hojas.
- Los parámetros presión-volumen evaluados no presentaron señal filogenética. La excepción fue el contenido de agua a saturación en relación a la masa seca (CAS), en el que encontramos una señal filogenética fuerte.
- Las correlaciones simples y basadas en los contrastes independiente sugieren la existencia de una fuerte coordinación, así como de una evolución correlacionada, entre los mecanismos para enfrentar la pérdida de turgencia a nivel de las hojas con las estrategias para resistir la sequía dentro de la misma hoja, con el tallo y a nivel de individuo.
- Especies que tienen un bajo punto de pérdida de turgencia (π_{ppt}) y de potencial osmótico (π_o) y un alto módulo de elasticidad (ϵ) tienen hojas con altos costos de construcción, despliegan una menor área de captura de luz por biomasa invertida, tienen tallos más resistentes mecánica e hidráulicamente y retienen sus hojas por más tiempo ante la sequía.
- Especies con una alta capacitancia (C) tienden a tener hojas más grandes, de baja densidad y tallos más vulnerables a la cavitación.
- El mecanismo de tolerancia para mantener turgencia se correlacionó con atributos que reflejan una economía de recursos lenta: bajas tasas de adquisición y procesamiento de recursos. El mecanismo de retraso o evasión para mantener turgencia se correlacionó con rasgos de carácter “rápido”, que implican el movimiento y almacenamiento de agua, así como la adquisición y uso de recursos.

LITERATURA CITADA

- Álvarez-Añorve, M. Y., Quesada M., Sánchez-Azofeifa G. A., Avila-Cabadilla L. D. y Gamon J. A. (2012) Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99, 816-826.
- Atwell B., Kriedemann P. y Turnbull C. (1999) *Plants in action: adaptation in nature, performance in cultivation*. Macmillan Publishers. Australia. 664 pp.
- Baltzer J. L., Davies S. J., Bunyavejchewin S. y Noor N. S. M. (2008) The role of desiccation tolerance in determining tree species distributions along the Malay-Thai Peninsula. *Functional Ecology* 22, 221-231.
- Balvanera P., Quijas S. y Pérez-Jiménez A. (2011) Distribution patterns of tropical dry forests trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica* 43(4), 414-422.
- Baraloto C., Hardy O. J., Paine C. E. T., Dexter K. G., Cruaud C., Dunning L. T., Gonzalez M.-A., Molino, J.-F. Sabatier D., Savolainen V. y Chave J. (2012) Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* 100, 690-701.
- Bartlett M. K., Scoffoni C., Ardy R., Zhang Y., Sun S., Cao K. y Sack L. (2012b) Rapid determination of comparative drought tolerance traits: using an osmometer to predict turgor loss point. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 880-888.
- Bartlett M. K., Zhang Y., Yang J., Kreidler N., Sun S.-W., Lin L., Hu Y.-H., Cao K.-F. y Sack L. (2016) Drought tolerance as a driver of tropical forest assembly: resolving spatial signatures for multiple processes. *Ecology* 97, 503-514.
- Bartlett M.K., Scoffoni C. y Sack L. (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters* 15, 393-405.
- Beauzamy L., Nakayama N. y Boudaoud A. (2014) Flowers under pressure: ins and outs of turgor regulation in development. *Annals of Botany* 114, 1517-1533.
- Binks O., Meir P., Rowland L., da Costa A. C. L., Vasconcelos S. S., de Oliveira A. A. R., Ferreira L., Christoffersen B., Nardini A. y Mencuccini M. (2016) Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. *New Phytologist* 211, 477-488.
- Blackman C. J., Brodribb T. J. y Jordan G. J. (2010) Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist* 188, 1113-1123.
- Blackman C.J., y Brodribb T.J. (2011) Two measures of leaf capacitance: insights into the water transport pathway and hydraulic conductance in leaves. *Functional Plant Biology* 38, 118-126.
- Borchert R. (1994) Soil stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Journal of Ecology* 82, 101-113.
- Brett C.T. y Waldron K. W. (1996) *Physiology and Biochemistry of plant cell walls*. Segunda edición. Chapman & Hall. Gran Bretaña. 256 pp.
- Brodribb T.J. y Holbrook N.M. (2003) Stomatal Closure during Leaf Dehydration, Correlation with Other Leaf Physiological Traits *Plant Physiology* 132, 2166-2173.
- Bucci S. J., Goldstein G., Meinzer F. C., Scholz F. G., Franco A. C. y Bustamante M. (2004) Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: from leaf to whole plant. *Tree Physiology* 24(8), 891-899.
- Canny M., Wong S.C., Huang C. y Miller C. (2012) Differential shrinkage of mesophyll cells in transpiring cotton leaves: implications for static and dynamic pools of water, and for water transport pathways. *Functional Plant Biology* 39, 91-102.
- Cavender-Bares J., Keen A. y Miles B. (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology* 87, S109-S122.

- Champagne C.E., et al., (2007) Compound leaf development and evolution in the legumes. *The Plant Cell* 19, 3369-3378.
- Chaturvedi R.K., Raghubanshi A. S. y Singh J. S. (2011) Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 22, 917-931.
- Cheung Y.N.S., Tyree M.T., y Dainty J. (1975) Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian Journal of Botany* 53, 1342-1346.
- Comita L. S. y Engelbrecht B. M. J. (2009) Seasonal and spatial variation in water availability drive habitat associations in a tropical forest. *Ecology* 90 (10), 2755-2765.
- Connor D. J., Loomis R. S. y Cassman K. G. (2011) *Crop ecology: productivity and management in agricultural systems*. Cambridge University Press. Segunda edición. 562 pp.
- Corcuera L., Camarero J. y Gil-Pelegrín E. (2002) Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trees* 16, 465.
- Ding Y., Zhang Y., Zheng Q.S. y Tyree M.T. (2014) Pressure-volume curves: revisiting the impact of negative turgor during cell collapse by literature review and simulations of cell micromechanics. *New Phytologist* 203, 378-387.
- Durán E., Balvanera P., Lott E., Segura G., Pérez-Jiménez A., Islas A. y Franco M. (2002). Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera F.A., JH Vega Rivera, AN García Aldrete y M. Quesada (editores). Instituto de Biología, UNAM. p. 43-472.
- Engelbrecht, B. M. J., Comita L. S., Condit R., Kursar T. A., Tyree M. T., Turner B. L. y Hubbell S. P. (2007) Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature* 447, 80-82.
- Fan S., Blake T. J. y Blumwald E. (1994) The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Physiologia Plantarum* 90, 408-413.
- Fan Z.-X., Zhang S.-B., Hao G.-Y., Ferry Slik J.W. y Cao K.-F. (2012) Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology* 100, 732-741.
- Felsenstein J. (1985) Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 25(1), 1-15.
- Freitas H. M. O. (1997). Drought. En: *Plant Ecophysiology*. Prasad M. N. V. (editor). John Wiley & Sons, Inc. 542 pp.
- García-Oliva F., Camou A. y Maass J.M. (2002) El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera FA, Vega-Rivera JH, García Aldrete AN, y M Quesada Holbrook N. M. 1995. *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*. *Plants stems: Physiology and functional morphology*. Gartner B. L. (editora). Academic Press, Estados Unidos. p. 157
- Garland T., Harvey P. e Ives A. (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41, 18-32.
- Gentry A. H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of Missouri Botanical Garden* 75, 1-34.
- Grime J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910.
- IBiología. (2006). *Informe de Actividades*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Keck F., Rimet F., Bouchez A. y A Franc. (2016) Phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution* 6, 2774-2780.
- Koide R.T., Robichaux R.H., Morse S.R y Smith C.M. (1989) Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. En: *Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation*. Pearcey, R., Mooney, H.A., Rundel, Philip (editores). Chapman and Hall. 161-183 p.
- Kramer P. J. (1983) *Water relations of plants*. Academic Press. Estados Unidos de América. 493 pp.
- Krasser D. y Kalapos T. (2000) Leaf water relations for 23 angiosperm species from stepp grasslands and associated habitats in Hungary. *Community Ecology* 1(2), 123-131.

- Lambers H. y H. Poorter. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23, 187-261.
- Lambers H., Chapin III F. S. y Pons T. L. (2008) *Plant Physiological Ecology*. Segunda edición. Springer. 623 pp.
- Larcher W. (2003) *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer. Berlín, Alemania. 513 pp.
- Lebrija-Trejos E., Pérez-García E., A., Meave J. A., Bongers F. y Poorter L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91, 386-398.
- Lenz T.I., Wright I.J. y Westoby M. (2006) Interrelations among pressure-volume curve traits across species and water availability gradients. *Physiologia Plantarum* 127, 423-433.
- Liu H., Xu Q., He P., Santiago L.S., Yang K. y Ye Q. (2015) Strong phylogenetic signals and phylogenetic niche conservatism in ecophysiological traits across divergent lineages of Magnoliaceae. *Scientific Reports* 5, 12246.
- Lohbeck M., Poorter L., Lebrija-Trejos E., Martínez-Ramos M., Meave J. A., Paz H., Pérez-García E. A., Romero-Pérez I. E., Tauro A. y Bongers F. (2013) Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94, 1211-1216.
- Lott E. (2002). Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera F.A, JH Vega Rivera, AN García Aldrete y M. Quesada (editores). Instituto de Biología, UNAM. p. 43-472.
- Lott E. y Atkinson T.H. (2002). Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: *Historia Natural de Chamela*. Noguera F.A, JH Vega Rivera, AN García Aldrete y M. Quesada (editores). Instituto de Biología, UNAM. p. 43-472.
- Maass, M., Ahedo-Hernández, R., Araiza, S., Verduzco, A., Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V.J., Parker, G., Pascual, F., García-Méndez, G., Sarukhán, J. (2017) Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: management implications under extreme hydrometeorological events. En prensa. *Forest Ecology and Management*.
- Marêchoux I., Bartlett M. K., Sack L., Baraloto C., Engel J., Joetzer E. y Chave J. (2015). Drought tolerance as predicted by leaf water potential at turgor loss point varies strongly across species within an Amazonian forest. *Functional Ecology* 29, 1268-1277.
- Marêchoux I., Bartlett M., Gaucher P., Sack L. y Chave J. (2016). Causes of variation in leaf-level drought tolerance within an Amazonian forest. *Journal of Plant Hydraulics* 3, e-004.
- Maza-Villalobos S. (2012) *Patrones, procesos y mecanismos de la comunidad regenerativa de un bosque tropical caducifolio en un gradiente sucesional*. Tesis de Doctorado. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. 136 pp.
- McLaren K.P. y McDonald M. A. (2003) The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183(1-3), 61-75.
- Meinzer F. (2003) Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia* 134, 1-11.
- Meinzer F. C., Woodruff D. R., Marias D. E., McCulloh K. A. y Sevanto S. (2014) Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso- and anisohydric conifer species. *Plant, Cell and Environment* 37, 2577-2586.
- Meinzer F.C., Woodruff D.R., Domec J-C., Goldstein G, Campanello P.I., Gatti M.G. y Villalobos-Vega R. (2008) Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* 156, 31-41.
- Méndez-Alonzo R., Paz H., 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-Alonzo R., Pineda-García F., Paz H., Rosell J. A. y Olson M. E. (2013) Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. *Trees* 27, 745-754.
- Merchant A., Callister A., Arndt S., Tausz M. y Adams M. (2007) Contrasting Physiological Responses of Six Eucalyptus Species to Water Deficit. *Annals of Botany* 100(7),1507-1515.
- Mitchell P. J., O'Grady A. P., Tissue D. T., White D. A., Ottenschlaeger M. L. y Pinkard E. A. (2013) Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality. *New Phytologist* 197, 862-872.
- Mitchell P.J., Veneklaas E.J., Lambers H. y Burgess S.S.O. (2008) Leaf water relations during summer water deficit: differential responses in turgor maintenance and variation in leaf structure among different plant communities in south-western Australia. *Plant, Cell & Environment* 31, 1791-1802.
- Nardini A., Raimondo F., Lo Gullo M. y Salleo S. (2010) Leafminers help us understand leaf hydraulic design. *Plant, Cell & Environment* 33, 1091-1100.
- Niinemets Ü. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* 82, 453-469.
- Ogburn R. M. y Edwards E. J. (2012) Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant, Cell & Environment* 35, 1533-1542.
- Ortiz M. A. (2017) Evolución del nicho ecológico y morfología en pinos piñoneros. Tesis de doctorado. Instituto de Biología, UNAM. 94 pp.
- Pagel M. D. (1992) A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biology* 156, 431-442.
- Páramo-Pérez M. (2009). Análisis temporal de los eventos de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la Selva Baja Caducifolia. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. 885 pp.
- 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, 551-561.
- Pei-Li Fu, Yan-Juan Jiang, Ai-Ying Wang, Tim J. Brodribb, Jiao-Lin Zhang, Shi-Dan Zhu y Kun-Fang Cao. (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 110 (1),189-199
- Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P. et al., (2013) New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3), 167-234.
- Pineda-García F., Paz H. y C. Tinoco-Ojanguren. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and Environment* 34, 1536-1547.
- 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 and Environment* 36, 405-418.
- Pineda-García, F. (2007) Morfología de plántulas en la selva seca de Chamela: divergencias entre pares congénéricos especialistas a hábitats húmedos vs. secos. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM. 90 pp.
- Pinzón-Pérez L.F. (2013) Análisis morfo-funcional de plántulas para la selección de especies útiles en la restauración de bosques secos tropicales secundarios. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, UNAM. 71 pp.
- Poorter L. y Markesteijn L. (2008) Seedling Traits Determine Drought Tolerance of Tropical Tree Species. *Biotropica* 40, 321-331.

- Pringle E. G., Adams R. I., Broadbent E., Busby P. E., Donatti C. I., Kurten E. L., Renton K. y Dirzo R. (2011) Distinct Leaf-trait Syndromes of Evergreen and Deciduous Trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43, 299-308.
- Qian H. y Jin Y. (2016) An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies, and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology* 9(2), 233-239.
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Austria. DOI: <http://www.R-project.org/>
- Ramos-López A.F. (2009) Dinámica de la regeneración de una selva baja caducifolia posterior al uso agropecuario. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. 56 pp.
- Rasband W.S. (1997-2012) ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA.
- Reece J.B., Meyers N., Urry L.A., Cain M.L., Wasserman S.A., Minorsky P.V., Jackson R.B. y Cooke B. (2015) *Campbell Biology, Australian and New Zealand Version*. Pearson, Australia. 1521 pp.
- Reich P.B. (2014) The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102, 275-301.
- Revell L. (2011) Computing phylogenetic signal. Consultado en el sitio web: *Phylogenetic Tools for Comparative Biology*. <http://blog.phytools.org/2011/03/computing-phylogenetic-signal.html>
- Revell L. J. (2012) Phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3, 217-223.
- Revell L. J., Harmon L. J. y Collar D.C. (2008) Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Systematic Biology* 57(4), 591-601.
- Sack L., Cowan P.D., Jaikumar N. y Holbrook N.M. (2003). The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment* 26, 1343-1356.
- Sack L., Pasquet-Kok J. y PrometheusWiki. (2010). Leaf pressure-volume curve parameters. <http://prometheuswiki.org/tiki-index.php?page=Leaf+pressure-volume+curve+parameters>.
- 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.
- Scoffoni C., Rawls M., McKown A., Cochard H. y Sack L. (2011) Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology* 156, 832-843
- Scoffoni C., Vuong C., Diep S., Cochard H. y Sack L. (2014) Leaf shrinkage with dehydration: coordination with hydraulic vulnerability and drought tolerance. *Plant Physiology* 164, 1772-1788.
- Sedio B. E., Wright S. J. y Dick C. W. (2012) Trait evolution and the coexistence of a species swarm in the tropical forest understorey. *Journal of Ecology* 100, 1183-1193.
- Segura G., Balvanera P., Durán E., y Pérez A. (2003) Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169, 259-271.
- Solís-Magallanes J. A. (1980). Leguminosas de "Chamela". Jalisco. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 210 pp.
- Stratton L., Goldstein G. y Meinzer F.C. (2000) Stem water storage capacity and efficiency of water transport: their functional significance in a Hawaiian dry forest. *Plant, Cell & Environment* 23, 99-106.
- Swenson N. G. y Enquist B. J. (2007) Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany* 94(3), 451-459.
- Tyree M. T. y Hammel H.T. (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23(74), 267-282.

- Tyree M.T., Engelbrecht B.M.J., Vargas G. y Kursar T.A. (2003) Desiccation tolerance in five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology* 132(3), 1439-1447.
- Tyree, M. T. y J. S. Sperry. (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40, 19-38.
- Vega-Ramos F. L. (2016) Respuesta de los árboles del bosque tropical seco a pulsos de sequía y humedad. Un análisis comparativo entre estrategias funcionales. Tesis de maestría. Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. 73 pp.
- Wolf S., Hématy K., y Höfte H. (2012) Growth control and cell Wall signaling in plants. *Annual Review of Plant Biology* 63, 381-407.
- Worbes M. (1999) Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo forest reserve in Venezuela. *Journal of Ecology* 87, 391-403.
- Zanne, A. E.; Tank, D. C.; Cornwell, W. K.; Eastman, J. M.; Smith, S. A.; FitzJohn, R. G., McGlenn, D. J., O'Meara, B. C.; Moles, A. T.; Reich, P. B.; Royer, D. L.; Soltis, D. E.; Stevens, P. F.; Westoby, M.; Wright, I. J.; Aarssen, L.; Bertin, R. I.; Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, Michelle R.; Oleksyn, J., Soltis, P. S.; Swenson, N. G.; Warman, L.; Beaulieu, J. M., (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*. 506, 89–92.
- Zuur A.F., Ieno E. N., Walker N.J., Saveliev A. A. y Smith G. M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer. 574 pp.

ANEXO

Correlaciones simples entre los parámetros presión-volumen y atributos funcionales que fueron significativas.

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

