

**DOCTORADO EN CIENCIAS Y BIOTECNOLOGÍA
DE PLANTAS**

**FENOLOGÍA Y RELACIONES HÍDRICAS EN
ÁRBOLES DEL DOSEL DE UNA SELVA BAJA
CADUCIFOLIA DE YUCATÁN, MÉXICO.**

Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias presenta:

M. C. MIRNA VALDEZ HERNÁNDEZ

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE
YUCATÁN, A. C.**

Mérida, Yucatán, México
2008

DEDICATORIA

A mis padres:

Cipriano Valdez Millán y Josefina Hernández Martínez, por su esfuerzo durante tantos años de apoyo a mi educación y sobre todo por el amor que me han dado siempre.

A mis hermanos:

Javier, Héctor, Olga, Felipe, Sandra, Oscar, y Ulises por su apoyo y cariño.

RECONOCIMIENTOS

Agradezco al Centro Investigación Científica de Yucatán, por haberme permitido estudiar el doctorado en esta institución y brindarme las facilidades necesarias para su conclusión.

Al Dr. José Luis Andrade Torres y a la Dra. Paula Jackson por permitirme desarrollar la tesis dentro de su proyecto de investigación, ser mis directores de tesis y brindarme sus conocimientos y apoyo necesario durante mi formación.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Oscar Luis Briones Villarreal, Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, por su valiosa asesoría brindada durante mi formación.

Al Dr. Mario Rebolledo Vieyra y al M. I. Adrien Le Cossec, por su apoyo en la realización de los estudios geofísicos.

A las instituciones que financiaron esta tesis: al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por proporcionarme una beca para estudios de doctorado (número de registro 153017); al fondo CONAFOR-CONACYT por el financiamiento del proyecto en el cual se integra esta investigación (número de registro 9765).

Al Instituto Nacional de Arqueología e Historia, por otorgar los permisos necesarios para desarrollar la investigación en el Parque Nacional Dzibilchaltún.

AGRADECIMIENTOS

A los revisores de la tesis: Dr. Erick De la Barrera Montpellier, Dr. Roger Orellana Lanza, Dr. Mario Rebolledo Vieryra, por todas las valiosas sugerencias hechas en la redacción y el formato.

A todo el grupo de trabajo del laboratorio de fisiología ambiental de plantas del CICY, por su apoyo durante el desarrollo de mi tesis. En especial a: Claudia González Salvatierra, Elizabeth Osorio Gil, Gustavo Vargas Soto, José Luis Simá Gómez por su apoyo en campo.

A Eduardo Balam Uc, por proporcionarme los datos ambientales de la estación meteorológica del CICY.

A la Arqueóloga Diana Trejo Torres, por las facilidades prestadas para el desarrollo del proyecto en el Parque Nacional Dzibilchaltún.

A mi institución laboral El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. En especial al Dr. Gerald Islebe, por brindarme todas las facilidades para culminar esta tesis, por su asesoría académica durante tantos años y sobre todo por su amistad.

CONTENIDO

DEDICATORIA	iii
RECONOCIMIENTOS	v
AGRADECIMIENTOS.....	vii
RESUMEN.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
INTRODUCCIÓN.....	1

Capítulo 1

Antecedentes y Objetivos

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LAS SELVAS SECAS	5
CÓMO SE ENFRENTAN LAS PLANTAS A LOS PERIODOS DE SEQUÍA	7
Mecanismos de resistencia.....	8
HIPOTESIS Y OBJETIVOS	13
Hipótesis.....	13
Objetivo General.....	14
Objetivos Específicos	14
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	15
DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO ...	21
Referencias.....	25

Capítulo 2

Phenological of Five Tree Species from a Tropical Dry Forest in Yucatan, Mexico: Effects of

environmental and physiological factors.....	29
ABSTRACT.....	29
INTRODUCTION.....	30
MATERIAL AND METHODS.....	32
RESULTS.....	36
DISCUSSIONS.....	39
CONCLUSIONS.....	44
References.....	46

Capítulo 3	
Relaciones Hídricas de Cinco Especies de Árboles de la Selva Baja Caducifolia.....	57
INTRODUCCIÓN.....	57
MATERIALES Y MÉTODOS.....	60
RESULTADOS.....	63
DISCUSIÓN.....	71
Referencias.....	77

Capítulo 4	
Discusión General.....	81
CONCLUSIONES.....	89
PERSPECTIVAS	91
Referencias.....	92

LISTA DE TABLAS Y FIGURAS

Table 2.1 Main characteristics of tree species studied.....	51
Table 2.2 Synchrony index for leaf fall, leaf flush, flowers and fruits phenological events in five tree species of dry forest at Yucatán, Mexico.....	52
Tabla 3.1 Condiciones de temperatura y humedad relativa, registradas al momento de la colecta de muestras para estimar el potencial hídrico.....	66
Figura 1.1 <i>Localización del área del estudio: Parque Nacional Dzibilchaltún, Yucatán, México.....</i>	15
Figura 1.2 <i>Determinación del manto freático del Parque Nacional Dzibilchaltún, Yucatán, México.....</i>	18
Figura 1.3 <i>Diagrama ombrotérmico obtenido para la ciudad de Mérida, localizada a 13.5 km al sur del sitio Dzibilchaltún.....</i>	19
Figure 2.1 <i>Study area in Dzibilchaltún National Park, Yucatán. Location of the plots of study of agreement with the distance to the “cenote” and depth of groundwater.....</i>	53
Figure 2.2 <i>Mean monthly temperature, mean monthly rainfall and evaporation recorded at the CICY weather station from July 2004 to January 2006.....</i>	54
Figure 2.3 <i>Phenological patterns for the five tree species from the two sites, close to the X'lacah cenote. Observations were made from February 2004 to January 2006 in Dzibilchaltún, Yucatan, México.....</i>	55

Figure 2.4 *Midday xylem water potential as a function of wood density for Acacia gaumeri, Apoplanesia paniculata, Bursera simaruba, Diospyros cuneata and Gymnopodium floribundum in the dry and the rainy seasons.....56*

Figura 3.1 *Potencial hídrico registrado para las cinco especies de estudio en ambos sitios, durante la estación de lluvias (octubre 2004), nortes (febrero 2005), y secas (abril 2005) en Dzibilchaltún Yucatán.....67*

Figura 3.2 *Área foliar específica (SLA) registrada para las cinco especies de estudio en la época de sequía (febrero 2005) y de lluvias (octubre 2005) en Dzibilchaltún, Yucatán.....69*

Figura 3.3 *Densidad de madera registrada para las cinco especies de estudio en la época de lluvias (octubre 2005) en Dzibilchaltún, Yucatán..... 70*

Figura 3.4 *Contenido relativo de agua en la madera registrado para las cinco especies de estudio en la época de lluvias (octubre 2005) en Dzibilchaltún, Yucatán.....71*

RESUMEN

Se registraron los patrones fenológicos, parámetros fisiológicos y estructurales de cinco especies (*Acacia gaumeri* S. F. Blake, *Apoplanesia paniculata* C. Presl., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Diospyros cuneata* Standl. y *Gymnopodium floribundum* Rolfe) en la selva seca del Parque Nacional Dzibilchaltún, Yucatán. Considerando que los patrones fenológicos estacionales en los bosques secos tropicales, están relacionados principalmente con la disponibilidad de agua, se escogió un sitio cercano a una fuente de agua localmente conocido como "cenote" (profundidad del manto freático 2.5 m) y otro lejano al cenote (profundidad del manto freático 5 m), para relacionar la respuesta fenológica con las variables ambientales del sitio y las características fisiológicas de las especies.

Con base en sus patrones fenológicos y relaciones hídricas se determinaron tres grupos funcionales: árboles caducifolios de madera dura (*A. gaumeri*, *A. paniculata*), árboles caducifolios madera suave (*B. simaruba*), árboles perennifolios de madera suave (*G. floribundum*, *D. cuneata*). Los resultados muestran una relación de los patrones fenológicos foliares y reproductivos con la disponibilidad de agua. La intensidad de la relación varía de acuerdo con la densidad de madera, la cual esta directamente relacionada con la capacidad para almacenar agua en su tallo y con el potencia hídrico foliar. Diferencias fenológicas observadas a nivel intra e inter específico sugieren que el incremento en la duración de la estación seca incrementa la defoliación y altera los periodos de floración y fructificación. Además la cercanía al cenote tiene un efecto amortiguador en los patrones fenológicos durante la sequía, permitiendo que los árboles obtengan agua de las capas superficiales parcialmente saturadas.

ABSTRACT

Phenological patterns, physiological parameters and structural data were registered of five tree species (*Acacia gaumeri* (SF) Blake, *Apoplanesia paniculata* C. Presl., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Diospyros cuneata* Standley y *Gymnopodium floribundum* Rolfe), in the dry forest of Parque Nacional Dzibilchaltún, Yucatán. Since seasonal phenological patterns in dry tropical forests are related mainly to water availability, a study site was established near a water source (locally known as 'cenote') (ground water table was at a depth 2,5 m) and a site far from a water source (ground water table was at a depth 10 m) to relate the phenological response with environmental variables of the site and the physiology of the species involved.

Based on phenological patterns and water relationships three functional groups were established: hardwood deciduous species (*A. gaumeri*, *A. paniculata*), softwood deciduous species (*B. simaruba*), softwood evergreen species (*G. floribundum*, *D. cuneata*). Results show a relation between phenological foliar and reproductive patterns and water availability. Intensity of the relation varies according to wood density, which is directly related with each species capacity to store water in its stem and with its foliar water potential. Observed phenological differences at intra and interspecific differences in phenological responses suggest that an increase in length of the dry season increases defoliation and could change of the timing of flowering and fructification. Such differences also suggest that proximity to superficial bodies of water, such as cenotes, may buffer the effect of drought because limestone partially saturated with water may be closer to the surface at such sites in this tropical dry deciduous forest.

INTRODUCCIÓN

El bosque seco tropical *sensu* Holdridge, 1967 (seasonal dry forest *sensu* Bullock *et al.*, 1995; bosque tropical caducifolio *sensu* Rzedowski, 1978) es uno de los ecosistemas más importantes del planeta ya que aproximadamente el 42% de la vegetación tropical y subtropical pertenece a esta categoría (Murphy & Lugo, 1995), con una superficie de 1, 048, 700 km² distribuidos principalmente en Sudamérica, Centroamérica, Norteamérica, África, Eurasia, Australasia y sureste de Asia (Miles *et al.*, 2006). Este tipo de vegetación es de los más amenazados dentro de todos los tipos de los bosques tropicales y subtropicales, se estima que el 97% de su área se encuentra en riesgo. Actualmente 300,000 km² se encuentran bajo algún régimen de conservación, de esta área el 71.8% pertenece a Sudamérica (Miles *et al.*, 2006). A pesar de que se han hecho esfuerzos para su conservación, el número de estudios ecológicos y fisiológicos realizados en estos ecosistemas es mucho menor a los realizados en selvas húmedas tropicales (Murphy & Lugo, 1995). Como consecuencia de la escasez de estudios, aún no se tiene un buen conocimiento de las características funcionales y estructurales de la selva seca.

Mooney *et al.* (1995) define a las selvas secas como zonas de vegetación tropical que presentan una pronunciada estacionalidad en las lluvias, lo que provoca varios meses de sequía y además cambios estacionales en la fisonomía de la vegetación. Los árboles indudablemente juegan un papel primordial en el funcionamiento de estas selvas, especialmente en relación a la economía de uso de agua y de carbono (Goldstein *et al.* 2002). Este tipo de vegetación está conformado por un mosaico de árboles de diversos tipos funcionales, adaptados a la sequía estacional por diferentes vías (Borchert & Rivera, 2001). Existen especies caducifolias, que pierden sus hojas a principios de la estación seca, permanecen así hasta finalizar dicha estación, en los meses de

sequía llegan a tolerar potenciales hídricos foliares de hasta -5 a -7 MPa durante el medio día y producen hojas sincrónicamente una vez que las primeras lluvias fuertes rehidratan las capas superficiales del suelo (Bochert, 1994). También se pueden encontrar especies perennifolias que intercambian hojas en presencia de las hojas viejas, en éstas, las hojas se desecan progresivamente durante inicios o mediados de la estación seca.

De acuerdo con Orellana *et al.* (1999), la selva baja caducifolia de Yucatán está sometida a una marcada estación seca que dura tres meses (marzo - mayo). Durante la estación de sequía pueden o no presentarse pequeñas lluvias, provocando que la humedad en las capas superficiales del suelo sea mínima (Wright, 1996). En el estado de Yucatán, la lluvia no es la única fuente de agua a la que pueden tener acceso las plantas que habitan estos sistemas. Debido al origen cárstico de la península, la mayor parte de la lluvia se infiltra al subsuelo produciendo una red de ríos subterráneos y en algunos casos, debido a la disolución de roca caliza por el agua, se produce un colapso de la bóveda y se forman cenotes (Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Duch, 1988), los cuales pueden constituir una fuente de agua potencial para las plantas.

En este trabajo se consideró a los cenotes como una fuente de agua potencial para algunas especies. Considerando esta idea se establecieron dos parcelas de estudio en el Parque Nacional Dzibilchaltún, una cercana al cenote (~50 m de distancia) y otra lejana (~ 800 m de distancia), en cada sitio se estudiaron cinco especies (caducifolias: *Apoplanesia paniculata* C. Presl., *Acacia gaumeri* S. F. Blake y *Bursera simaruba* (L.) Sarg.; perennifolias: *Diospyros cuneata* Standl. y *Gymnopodium floribundum* Rolfe). Para cada especie se determinó su fenología vegetativa y reproductiva y sus relaciones hídricas, con la finalidad de entender cuál es su estrategia para resistir la sequía de manera exitosa. Este estudio ayudará a entender cuáles son los mecanismos

involucrados en los cambios de cobertura foliar en las selvas bajas caducifolias de la Península de Yucatán. Además, los datos obtenidos serán utilizados para predecir las posibles respuestas fenológicas y fisiológicas de las especies a cambios ambientales y locales en la disponibilidad del agua, así como, a proponer especies o grupos funcionales que estén mejor adaptados a las condiciones de déficit hídrico registradas en los suelos de las selvas bajas caducifolias de la región.

Referencias

- Borchert, R. (1994). *Induction of rehydration and budbreak by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica*. *Trees* 8, 198-204.
- Borchert, R., G. Rivera (2001). *Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees*. *Tree Physiology* 21, 213-221.
- Bullock, S., H.A. Monney, and E. Medina (1995). *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge University Press, USA, 448 pp.
- Duch, G.J. (1995). "Los suelos la agricultura y la vegetación en Yucatán", In *La milpa en Yucatán: un sistema de producción agrícola tradicional*, E. Hernández, E. Bello and S. Levy (eds). Colegio de Postgraduados, México.
- Goldstein, G., F.C. Meinzer and, J.L. Andrade (2002). "El flujo de los árboles del dosel: mecanismos y patrones", in *Ecología y conservación de los Bosques Neotropicales*, Guariguata, M., G. Kattan (eds). Ediciones LUR, Cartago, Costa Rica.
- Holdridge, L. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José. Costa Rica, 206 pp.
- Miles, L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravillious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, J.E. Gordon (2006). *A global overview of the conservation status of tropical dry forests*. *Journal of Biogeography* 33, 491-505.

- Miranda, F., y E. Hernández-X. (1964). *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28, 29 – 79.
- Money, H.A., S.H. Bullock, and E. Medina (1995). "Introduction. Seasonally dry tropical forests", in *Seasonally dry tropical*, Bullock, S.H., H.A. Mooney, E. Medina (eds). Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain.
- Murphy, P.G., and A.E. Lugo (1995). "Dry forests of central America and the Caribbean". in *Seasonally dry tropical*, Bullock, S.H., H.A. Mooney, E. Medina (eds). Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain.
- Orellana, R., E. García de Miranda, I. Bañuelos, M. Balám, J.A. González- Iturbe, F. Herrera y J. Vidal (1999). "Evaluación Climática", in *Atlas de Procesos Territoriales de Yucatán*. García de Fuentes, A., J. Córdoba, P. Chico (eds). Universidad Autónoma de Yucatán-CONACYT. pp. 163-182.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Limusa. México. 422 p.
- Schmitter-Soto, J.J., F. A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L.E. Marín y B. Steinich (2002). *Hydrogeochemical and biological characteristics in the Yucatán Peninsula (SE México)*. Hidrobiología 467, 215-228.
- Wright S. J. (1996). "Phenological responses to seasonality in tropical forest plant", in *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Mulkey, S. S, R. L. Chazdon and A. P. Smith (eds). New York, Chapman and Hall. pp. 440-460.

Capítulo 1

Antecedentes y Objetivos

CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LAS SELVAS SECAS

El 40% de la superficie en las áreas tropicales y subtropicales del mundo está ocupada por vegetación y de esta el 42% corresponde a las selvas secas. Las selvas secas de acuerdo con el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967) se caracterizan por presentarse en ambientes cálidos, con una temperatura media anual mayor a los 17 °C, una precipitación de 250 – 2000 mm año⁻¹ y un cociente anual de evapotranspiración - precipitación mayor a uno (Holdridge, 1967). Por su parte Olivares & Medina (1992) definen a las selvas secas como una comunidad dominada por especies arbóreas que crecen en climas con una pronunciada estacionalidad en las lluvias, un periodo seco de cuatro a ocho meses al año, y con un cociente de evaporación potencial – lluvia mayor a uno.

La sincronización, la frecuencia y la duración de los periodos de sequía, dependen principalmente del gradiente latitudinal, los periodos de sequía más cortos y menos severos se presentan en áreas cercanas al ecuador, por lo que conforme se incrementa la distancia al ecuador, aumentan los periodos cortos de sequía en verano (algunas semanas, uno o dos meses) y los periodos largos de sequía en invierno (dos a seis meses) (Murphy & Lugo, 1986; Holdridge, 1967). Por ejemplo las selvas secas de Costa Rica (baja latitud, ~ 10 °N; variación anual en la temperatura < 2 °C) tienen ~ 5 meses de sequía), lo cual contrasta con las selvas de Vindhya, India (alta latitud, ~ 24 °N; variación anual en la temperatura > 20 °C), que tienen ~ 8 meses de sequía (Singh & Kushwaha, 2005). Además las áreas cercanas a los límites latitudinales del trópico pueden presentar solamente una estación seca, la cual puede

tener una duración de hasta ocho meses (Murphy & Lugo, 1986; Holdridge, 1967).

Además del factor latitudinal, también hay un efecto altitudinal, conforme aumenta la altitud, la temperatura y la evapotranspiración potencial disminuyen, mientras que la humedad se incrementa. Aunque es difícil establecer límites altitudinales regionales para cada tipo de vegetación, es posible clasificar a la vegetación de Mesoamérica en tres zonas altitudinales: tierras bajas (0 – 500 m), montañas bajas (500 – 2000 m), montañas altas (> 2000 m). En Centroamérica las selvas secas se distribuyen solamente en tierras bajas y montañas bajas (altitud < 2000 m). Por lo que la temperatura promedio tiene poca variabilidad a lo largo del año y las diferencias estacionales en la región se relacionan principalmente con los patrones de precipitación (Murphy & Lugo, 1995).

Existe otro problema relacionado con la estacionalidad de la lluvia y es la variabilidad en la cantidad de precipitación inter-anual. En bosques templados el coeficiente de variación de precipitación anual es de 15 %, en selvas secas tropicales es de 30 % o más (Ruthenberg, 1980). En la selva seca del suroeste Puerto Rico, por ejemplo, en un periodo 70 años, la precipitación varía de 500 a 1500 mm (Murphy & Lugo, 1995). En la península de Yucatán, se ha encontrado que el incremento en área basal está relacionado directamente con la cantidad de precipitación registrada dos años antes (Whigham *et al.*, 1990). Por lo que una precipitación de más de 1000 mm anuales registrada en años continuos, puede provocar que el área basal se incremente 5 veces más. Aunque los efectos de un inusual periodo seco durante años consecutivos aun no se conocen totalmente (Whigham *et al.*, 1990).

Aunque las selvas secas están determinadas principalmente por el clima, el suelo y otros factores del sustrato también pueden ser importantes en la estructura,

composición y funcionamiento de la vegetación. Un patrón general encontrado en selvas secas de América, muestra que los suelos superficiales y relativamente infértiles, tienden a tener vegetación perennifolia esclerófila; mientras que los suelos fértiles y profundos, tienden a presentar vegetación caducifolia (Murphy & Lugo, 1995).

CÓMO SE ENFRENTAN LAS PLANTAS A LOS PERIODOS DE SEQUÍA

Existen diferentes definiciones de sequía, la sequía meteorológica se refiere a los periodos en los que la precipitación no es suficiente para mantener la demanda evaporativa (Passioura, 1996). Mientras que la sequía fisiológica se define como las circunstancias bajo las cuales las plantas sufren una reducción del crecimiento o la productividad por causa de insuficientes recursos hídricos o porque, a pesar de que aparentemente hay suficiente agua en el suelo, el déficit de presión de vapor es demasiado elevado (Passioura, 1996).

La resistencia a la sequía puede definirse como la capacidad de una planta para soportar periodos de déficit hídrico. Las perspectivas de una planta de sobrellevar el estrés hídrico severo aumentan, conforme pueda retrasar una disminución peligrosa del contenido relativo de agua del protoplasma (evitación de la desecación) y/o aumente la capacidad de desecación del protoplasma sin resultar dañado (tolerancia a la sequía) (Larcher, 1995). Levitt (1980) considera que la resistencia a la sequía es el resultado de la evitación y la tolerancia a la desecación. Además de la evitación y la tolerancia, existe otro mecanismo consistente en no enfrentarse a la sequía, el escape (Levitt, 1980; Bradford & Hsiao, 1982).

Mecanismos de resistencia

a) Escape

Se presentan en las especies con un ciclo de vida corto casi siempre anual. Estas especies adaptan su ciclo vegetativo y reproductivo a la disponibilidad de recursos y a las condiciones climáticas. Superan los periodos desfavorables en forma de semillas, bulbos, rizomas, etc. Esto tiene como consecuencia una alta tasa de supervivencia, pero muy baja productividad potencial. Las plantas que no poseen un ciclo anual también pueden presentar algunos mecanismos de escape como un inicio del ciclo vegetativo previo a la época de sequía, así como fechas de floración y fructificación tempranas (Levitt, 1980).

b) Evitación

Son mecanismos destinados a retrasar lo más posible la deshidratación de la planta, para evitar llegar a un déficit hídrico. La estrategia es incrementar al máximo la captación de agua y reducir al mínimo sus pérdidas. Levitt (1980) identifica dos estrategias: plantas ahorradoras de agua (water savers) y plantas gastadoras de agua (water spenders). Estas estrategias también fueron identificadas por Jones (1992), denominándolas: plantas pesimistas y plantas optimistas respectivamente.

Estrategia ahorradora:

Las plantas ahorradoras son aquellas cuya estrategia se define por una reducción de las pérdidas de agua mediante el cierre estomático, una reducción de la transpiración cuticular, una reducción de la superficie transpiradora, un aumento de la resistencia hidráulica de las raíces, o a través de la acumulación de agua.

- **Cierre estomático:** Los estomas son la principal vía de intercambio gaseoso en las plantas. Sus mecanismos de cierre y apertura controlan las pérdidas de agua. Así, en periodos de sequía, cuando la demanda evaporativa es mayor, el cierre estomático permite reducir las pérdidas de agua, cuando escasea el agua, lo cual puede permitir el mantenimiento de potenciales hídricos y contenidos hídricos relativos más cercanos a la saturación, y por lo tanto el mantenimiento de la turgencia celular. Aunque el cierre estomático supone una gran ventaja para pérdidas de agua, tiene como contrapartida una reducción en la captación de CO₂ y el calentamiento de la hoja (Meidner & Mansfield, 1968).
- **Reducción de la transpiración cuticular:** el cierre estomático reduce la pérdida de agua, sin embargo existe una pequeña pérdida de agua por transpiración, incluso cuando los estomas están completamente cerrados. La transpiración cuticular puede representar hasta el 50% del total de la transpiración en algunas mesófitas o tan solo un 2% en el caso de algunas xerófitas. Un mecanismo de evitación consiste en reducir la tasa de transpiración cuticular (Levitt, 1980).
- **Reducción de la superficie de transpiración:** las pérdidas de agua se producen principalmente a través de la superficie foliar; a mayor superficie foliar, mayores pérdidas potenciales. La reducción de la superficie es una buena estrategia para controlar la pérdida de agua. Se han descrito diferentes formas de reducción: a nivel foliar se menciona el enrollamiento o pliegue para reducir la superficie expuesta y la abscisión foliar. Otro aspecto que contribuye a la reducción de la transpiración es la reorientación de las hojas y brotes para reducir la captación de energía (Blum, 1989).

- Adaptaciones de las raíces: En las plantas ahorradoras la estrategia de reducción de pérdidas llega a la modificación de las raíces, por una reducción de la superficie radical y una disminución de la permeabilidad para evitar pérdidas en suelos muy secos. También se incrementan la resistencia hidráulica para disminuir el flujo hídrico hasta la copa (Levitt, 1980).

Estrategia gastadora:

Las plantas gastadoras son aquellas cuya estrategia se basa en incrementar la absorción de agua con el fin de poder mantener tasas de crecimiento y fotosíntesis elevadas y contenidos relativos de agua en los tejidos también elevados. Esto lo consiguen básicamente mediante un incremento de superficie radical y una reducción de la resistencia hidráulica. Sin embargo las plantas gastadoras de agua pueden agotar los recursos hídricos y esta estrategia sólo se puede mantener en periodos de sequía moderada o de corta duración.

- Adaptaciones de las raíces: La estrategia de las plantas gastadoras es la contraria a la de las ahorradoras. La sequía se evita mediante el incremento de la absorción de agua, que permite mantener una mayor tasa de transpiración y en consecuencia el mantenimiento de la fotosíntesis. En condiciones de sequía las gastadoras tienen tasas de fotosíntesis y crecimiento mayores que las ahorradoras. Para mantener estas tasas, deben tener una turgencia y un contenido relativo de agua alto, por lo que deben absorber al menos la misma cantidad de agua que transpiran. Estas plantas tienen resistencias hidráulicas menores que las ahorradoras. La absorción se mantiene incrementando la superficie radical pero no el aérea foliar, de tal forma que el área foliar es abastecida por una mayor superficie radical que le permite explorar un mayor volumen de suelo y extraer más agua (Levitt, 1980).

C) Tolerancia

Son aquellos mecanismos que permiten que la planta siga siendo funcional aunque haya pérdidas de agua y se produzca un déficit hídrico. Turner (1986) define a las plantas tolerantes como aquellas que son capaces de tolerar potenciales hídricos bajos y separa los mecanismos en dos tipos: los destinados al mantenimiento de la turgencia celular (ajuste osmótico y ajuste elástico) y los que permiten la tolerancia a la deshidratación (tolerancia protoplasmática).

Mantenimiento de la turgencia celular:

- **El ajuste osmótico:** consiste en una acumulación activa de solutos que lleva a una disminución del potencial osmótico a plena turgencia y del punto de marchitez permanente, permitiendo mantener la turgencia celular a bajos potenciales hídricos (Morgan, 1984). Esto permite mantener el crecimiento celular, la apertura estomática y la fotosíntesis, favorecer la supervivencia a la deshidratación y explorar un mayor volumen de agua del suelo (Turner, 1986).
- **Modulo de elasticidad:** Las paredes de las células vegetales presentan propiedades plásticas y elásticas. La plasticidad posibilita la extensión permanente de las células en crecimiento y el módulo de elasticidad describe los cambios del potencial de turgencia en función de las variaciones de volumen celular. Los valores bajos del módulo de elasticidad indican una mayor elasticidad de las paredes celulares. La elasticidad de una hoja depende de: el tamaño celular, la composición química de las paredes, la pérdida de agua apoplástica, la edad de la hoja y el potencial de turgencia (Larcher, 1995).

Tolerancia a la deshidratación:

- Tolerancia protoplasmática: es el mecanismo que permite mantener las células vivas con un contenido relativo de agua muy bajo. Suele darse en plantas poiquilohídricas, caracterizadas por tener células pequeñas sin vacuolas centrales, en las que el contenido del agua depende de la humedad de los alrededores, cuyas estructuras y vías metabólicas pueden recuperarse rápidamente después de un estado totalmente deshidratado (Bidwell, 1996).

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis

1. Los patrones fenológicos estacionales estarán relacionados principalmente con la disponibilidad de agua. En las especies caducifolias la caída de hojas ocurrirá en la estación seca, mientras que la floración y la fructificación ocurrirán en la estación húmeda. En las especies perennifolias la estacionalidad de las lluvias afectará la fenología vegetativa y reproductiva sólo de manera parcial.
2. Los patrones fenológicos de cada especie pueden variar entre sitios, si la disponibilidad de agua es diferente. En el sitio cercano a la fuente de agua (cenote; sitio CC) la humedad se registra a una menor profundidad, por lo que las especies caducifolias podrán amortiguar el impacto de la estación seca y el periodo deciduo tendrá menor duración.
3. Considerando la disponibilidad estacional y de acuerdo con los patrones fenológicos determinados, se presentarán al menos dos estrategias para enfrentar el estrés hídrico. Las especies caducifolias serán evasoras, con una estrategia ahorradora basada principalmente en la reducción de la superficie de transpiración. Las especies perennifolias serán tolerantes a la sequía, presentando adaptaciones fisiológicas: tolerancia a potenciales hídricos bajos, alta capacitancia, módulos de elasticidad bajos, entre otras, las cuales permitirán su funcionalidad.
4. Las variables fisiológicas medidas pueden presentar una variación entre sitios, debido a que es posible que exista una mayor disponibilidad de agua en el sitio cercano al cenote. El potencial hídrico del xilema (Ψ_x), el contenido

relativo de agua en la madera, el área foliar específica, serán mayores en el sitio cercano al cenote y presentarán una menor estacionalidad.

1.3.2 Objetivos Generales

- Describir los patrones fenológicos vegetativos y reproductivos de especies representativas de la selva baja caducifolia de Yucatán, identificar a que grupo funcional pertenecen y determinar sus fuentes de variación (dinámica del agua almacenada en el suelo y en las plantas).
- Describir las relaciones hídricas de especies representativas de los grupos funcionales de la selva baja caducifolia, entender cómo enfrentan la sequía y describir los mecanismos (fisiológicos y morfológicos) subyacentes.

1.3.3 Objetivos Específicos

- Registrar los patrones fenológicos de 3 especies caducifolias: *Apoplanesia paniculata* C. Presl., *Acacia gaumeri* S. F. Blake, *Bursera simaruba* (L.) Sarg.; y dos especies perennifolias: *Gimnopodium floribundum* Rolfe, *Diospyros cuneata* Standl.
- Medir el potencial hídrico del xilema de las cinco especies en todas las estaciones (estación de sequía, lluvias y nortes) y determinar las diferencias espacio-temporales.
- Determinar el área foliar específica de las cinco especies, en todas las estaciones (estación de sequía, lluvias y nortes) y determinar las diferencias espacio-temporales.

- Determinar la densidad y el contenido relativo de agua en la madera de las cinco especies de estudio.

1.4 DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el Parque Nacional Dzibilchaltún, localizado en las coordenadas $21^{\circ} 05'N$ y $89^{\circ} 35'W$, con una altitud de 8 m sobre el nivel del mar (Orellana *et al.*, 1999) y una superficie de 539.43 ha, aproximadamente a 15 km de la ciudad de Mérida (Figura 1.1).

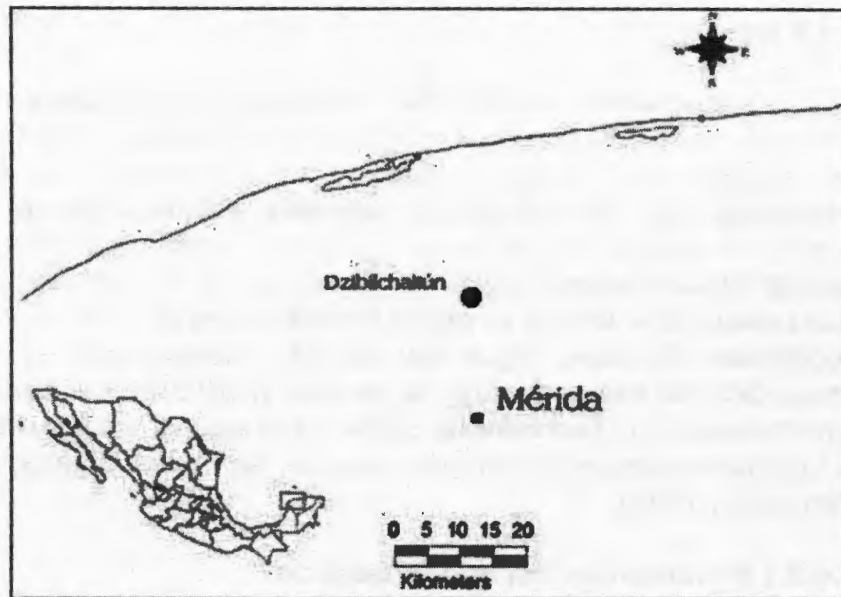


Figura 1.1 Localización del área del estudio: Parque Nacional Dzibilchaltún, Yucatán, México.

1.4.1 Suelo

El paisaje consiste en planicies de menos de 10 msnm, la litología predominante incluye material del Plioceno tardío, con numerosas áreas de caliza expuesta. Los suelos (rendolls líticos) son superficiales y ricos en materia orgánica y carbonato de calcio (Duch-Gary, 1988). La materia orgánica

varía entre 5 y 15% en la superficie; los niveles de potasio son altos y son deficientes en hierro, manganeso y zinc; el nitrógeno total promedia 3% y tiende a ser un factor limitante en la producción agrícola, sin embargo la alta densidad de leguminosas en las comunidades silvestres, puede incrementar la cantidad de nitrógeno en estos ambientes (González-Iturbe et al., 2002). Este conjunto de características edáficas, junto con la deficiencia de micronutrientes señalada, se relaciona con la baja productividad existente y con la presencia de vegetación caducifolia (Anónimo, 1992).

1.4.2 Agua

Dzibilchaltún carece de corrientes superficiales, sin embargo, presenta cenotes, sartenejas y aguadas (Gobierno del Estado de Yucatán, 1992). En Dzibilchaltún se han localizado más de 100 pozos naturales y artificiales, de los cuales el cenote Xlakah es la formación más importante. El cenote Xlakah abarca 60 m² de superficie en forma elipsoidal con profundidad de 0.5 m en su extremo oriental y 45 m en el occidental. Contiene agua de elevada dureza, por su alta proporción de calcio soluble; la escasa vegetación en torno al cenote favorece el arrastre de suelo a sus aguas, siendo mayor la sedimentación en el extremo oriental, de menor profundidad (Anónimo, 1992).

1.4.2.1 Profundidad del manto freático

Para determinar la profundidad del manto freático se empleó la técnica de Sondeos eléctricos verticales (IRIS-SISCAL, Francia) con un arreglo Schlumberger, con aperturas de 2, 3, 4, 6, 9,14, 20, 30, 44, 64, 92, 128 y 200 m (Telford et al. 1990; Ward 1990; Keller &Frischknecht 1966). El IRIS-SISCAL inyecta una corriente eléctrica a lo largo de una línea recta (aperturas de la línea: 2, 3, 4, 6, 9,14, 20, 30, 44, 64, 92, 128 y 200m) para determinar la resistividad de las capas del suelo al paso de la corriente eléctrica.

Para realizar la determinación de la profundidad del manto freático, se trazó un transecto en línea recta del sitio LC al sitio CC, sobre el camino. De esta forma pudo determinarse la profundidad del manto freático, a lo largo un gradiente de distancia (Figura 1.2).

En la figura 1.2, es posible identificar una tendencia vertical en la resistencia alrededor del X'Lacah, observándose un alto contraste en la resistencia (<35 Ohm*m hasta> 150 Ohm*m), aproximadamente a 2 m de profundidad. En el sitio lejano al cenote se observa una resistencia bien definida (~ 50 Ohm*m hasta> 100 Ohm*m), aproximadamente a 10 m profundidad. Telford *et al.* (1990), indica que la resistencia para este tipo de rocas, cuando se encuentran saturadas con agua dulce, puede ser tan alta como 100 Ohm*m. El contraste en la resistencia es bastante alto para indicar la presencia de calizas saturadas de agua dulce a una profundidad de 10 m en el sitio lejano al cenote, y calizas parcialmente saturadas de agua a una profundidad de 2 m en el sitio cercano al cenote.

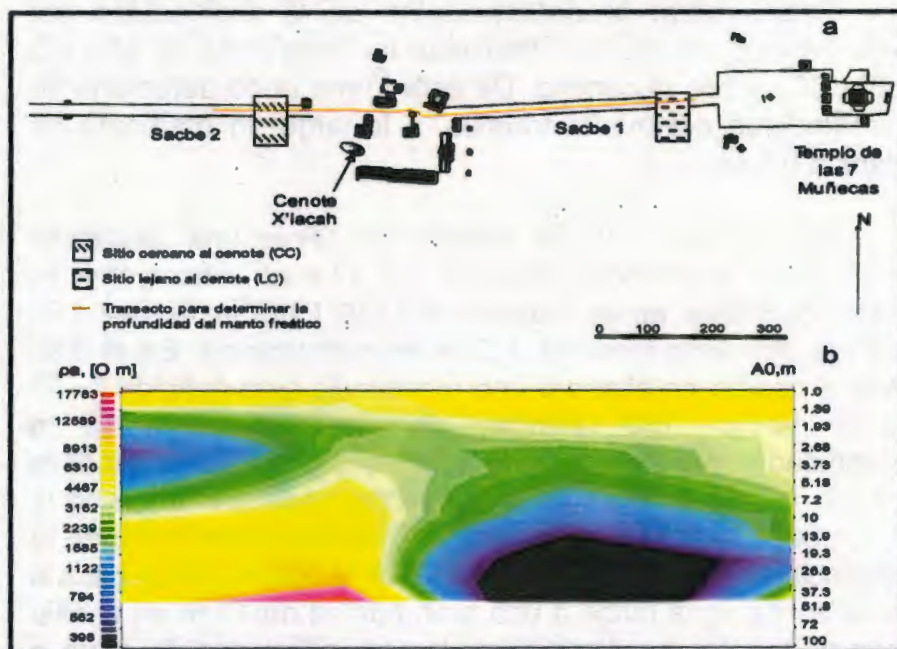


Figura 1.2 Determinación del manto freático del Parque Nacional Dzibilchaltún, Yucatán, México. **a** Ubicación del transecto empleado para determinar la profundidad del manto freático de acuerdo con un gradiente de distancia al cenote X'iacah en Dzibilchaltún, Yucatán. **b** Corte transversal pseudo-geoeléctrico en 2D, del sitio cercano al cenote al sitio lejano al cenote.

1.4.3 Clima

Dzibilchaltún corresponde a un clima de tipo AW_0 (X') (i')g, es decir, cálido subhúmedo, siendo el más seco de éstos, con una precipitación anual de 700-900 mm (Anónimo, 1992; González-Iturbe *et al.* 2002). Esta región de la península tiene una marcada estación seca (marzo-mayo), una estación lluviosa (junio-octubre) y una estación conocida localmente como "nortes" (noviembre-febrero) caracterizada por eventos de hasta tres días continuos de fuertes vientos ($> 80 \text{ km h}^{-1}$), pequeñas lluvias de 20 – 60mm y temperaturas menores a 20°C (Orellana *et al.*, 1999). A pesar de que se considera que la estación de sequía dura solamente tres meses, el diagrama ombrotérmico (figura 1.3) realizado para la ciudad de Mérida,

ombrotérmico (figura 1.3) realizado para la ciudad de Mérida, indica que se presenta un déficit hídrico durante seis meses (noviembre a mayo).

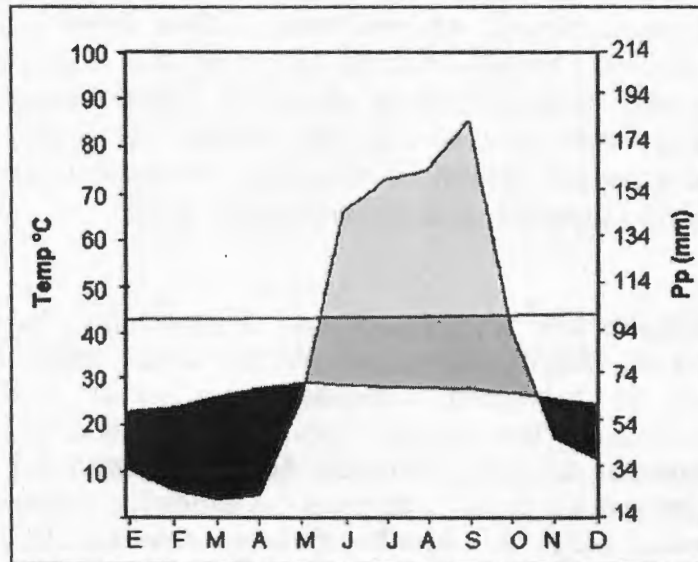


Figura 1.3 Diagrama ombrotérmico obtenido para la ciudad de Mérida, localizada a 13.5 km al sur del sitio Dzibilchaltún. La sequía relativa se presenta en negro; la zona de blanco es el déficit hídrico; el gris oscuro es la condición de humedad; y el gris claro es el superávit (tomado de Orellana et al, 1999).

Vegetación

La vegetación registrada en los estudios realizados en la zona es: selva baja caducifolia secundaria, acahual, acahual joven y henequenal (Anónimo, 1992; González-Iturbe et al., 2002).

Selva baja caducifolia secundaria.

Abarca aproximadamente el 50% del parque con una altura máxima del dosel de 10 m y un DAP de 40 cm en los árboles más gruesos. Durante la sequía la mayor parte de las especies pierden las hojas. Las especies arbóreas dominantes

son: *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Acacia gaumeri* S.F. Blake; otras especies arbóreas que pueden ser encontradas son *Piscidia piscipula* (L.) Sarg., *Leucaena glauca* Benth., *Acacia collinsi* Saff., *Alvaradoa amorphoides* Liemb., *Apoplanesia paniculada* C. Presl., *Mimosa bahamensis* Benth., *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth, *Piscidia piscipula* (L.) Sarg. En otros lugares más pedregosos se observan agrupaciones de las cactáceas *Pilosocereus gaumeri* (Britton & Rose) Backeb, *Opuntia gaumeri* Britton & Rose y *Stenocereus laevigatus* (Salm-Dyck) Buxb (González-Iturbe *et al.*, 2002).

Acahual.

Vegetación secundaria con elementos arbustivos y arbóreos de talla mediana (3-5 m) que crece sobre antiguos plantales de henequén y milpas abandonadas hace 10-15 años. Ocupa un 10% aproximado de la superficie del parque. En el estrato arbóreo destacan *Acacia gaumeri* S.F. Blake, *Leucaena glauca* Benth., *Mimosa bahamensis*, *Pithecellobium mangense* (Jacq.) J.F. Macbr., *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Piscidia piscipula* (González-Iturbe *et al.*, 2002).

Acahual joven.

Vegetación herbácea que surge durante las primeras etapas de sucesión en lugares talados y abandonados. Ocupa un 40% de la superficie del parque. Está constituido principalmente por gramíneas como *Andropogon glomeratus* (Walter) Britton, Sterns & Poggenb, *Chloris inflata* Link., *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Brachiaria fasciculata* (Sw.) Parodi, *Dichanthium aristatum* (Poir.) C.E. Hubb. y otras (González-Iturbe *et al.*, 2002).

Henequenal.

El henequenal está presente en los límites noroeste y suroeste del parque, sobre suelos de k'ankaab sumamente pedregosos, conocidos como tzeke, con afloramientos de roca calcárea. Carece de árboles y arbustos. Algunas herbáceas comunes son *Agave fourcroydes* Lem., *Alternanthera*

ramosissima (Mart.) Chodat, *Lagascea mollis* Cav., *Henrya scorpioides* (L.) Nees, *Ruellia inundata* Kunth., *Slerocarpus divaricatus* (Benth.) Benth. & Hook. f. ex Hemsl., *Rhynchelytrum roseum* (Nees) Stapf & C.E. Hubb y *Chloris inflata* Link. (González-Iturbe *et al.*, 2002).

DESCRIPCIÓN DE LAS ESPECIES DE ESTUDIO

Para el estudio escogimos cinco especies, los criterios de selección de las especies fueron los siguientes.

- Patrón fenológico foliar contrastante. Uno de los objetivos del estudio es comparar el comportamiento de especies con los patrones fenológicos más contrastes de la vegetación de Yucatán: árboles perennifolios y árboles caducifolios. Debido a esto escogimos tres especies caducifolias y dos especies perennifolias.
- Dominancia de la especie. Antes de iniciar el estudio se realizó una caracterización de la vegetación en el sitio cercano al cenote y en el sitio lejano al cenote. Las tres especies caducifolias se encontraban entre las más dominantes en la vegetación, en cuanto a las dos especies perennifolias, si bien no se encuentran entre las más dominantes, son comunes en los dos sitios.

Especies caducifolias:

***Apoplanesia paniculata* C. Presl.**

FABACEAE

Es un árbol pequeño, alcanza hasta 15 m de altura; tallos pubescentes cuando jóvenes. Hojas imparipinnadas, 10 – 20 cm de largo; folíolos de 15 -25, alternos o subopuestos, 2 – 5 cm de largo y 1 – 2 cm de ancho, ápice redondeado a retuso, base obtusa o redondeada, margen entero, punteado-glandulares y escasa a densamente negro-punteados en el envés. Inflorescencias espigas terminales o axilares, 5 – 10 cm

de largo, flores numerosas, pequeñas, blancas y densamente agrupadas a lo largo del eje. Fruto nuciforme, comprimido, punteado-glandular lateralmente, 2.5 – 3.5 mm de largo, indehiscente, con un rostro extendido; semilla 1 (Zarucchi, 2001).

Especie común en bosques deciduos, zona pacífica y norcentral; 100 – 1000 m; floración de agosto a octubre; fructificación de agosto a diciembre; se extiende desde el sur de México hasta Venezuela (Zarucchi, 2001).

***Acacia gaumeri* S. F. Blake**

FABACEAE

Arbusto o árbol de 3 – 8 m de altura, copa extendida y colgante. Corteza lisa grisácea con gran cantidad de espinas en el tronco y ramas. Hojas opositipinnadas, inflorescencias en racimos de tipo espiga, de color blanco-amarillento, fruto en forma de vaina de hasta 15 cm de largo. Especie decidua, florece de enero a mayo y es endémica de la Península de Yucatán (Tellez & Sousa, 1982).

***Bursera simaruba* (L.) SARG.**

BURSERACEAE

Árboles dioicos, de 4 a 35 m de alto, resinosos y aromáticos, el tronco hasta de 1m de diámetro, la corteza externa rojiza, café-rojiza o verdosa, exfoliante en tiras delgadas, las ramas jóvenes glabras o pubescentes. Hojas con 5-9 folíolos, el pecíolo acojinado en la base, hasta de 10 cm de largo, el raquis sin alas, sus segmentos de 2.5 cm de largo, los peciólulos de 3-13 mm de largo, los folíolos mayormente lanceolados u oblongos, variando a ovados, obovados o elípticos, los laterales por lo común notablemente asimétricos, de 4-9 cm de largo y 1.8-3.5 cm de ancho, el ápice por lo general acuminado a caudado-acuminado, la base cuneada a truncada, comúnmente oblicua, el margen entero, finamente membranáceo a cartáceo, de color verde oscuro y a menudo brillantes en el haz, más pálidos y opacos en el envés,

totalmente glabros o algo pubescentes en el envés (Rzedowski & Calderón, 1996).

Inflorescencias masculinas en panículas tirsiformes o pseudoracimos de hasta 20 cm de largo, los pedicelos filiformes, de 2-5 mm de largo; flores 5 meras, los pétalos elípticos, de color crema, blanquecinos o verdosos, de 2-3 mm de largo. Inflorescencias femeninas hasta de 14 cm de largo, con frecuencia racemiformes; flores 3 a 4 meras similares a las masculinas, los pétalos anchamente elípticos, las anteras de menos de 1mm de largo, ovario trilocular glabro, estigma trilobado; flores hermafroditas a veces presentes similares a las masculinas, pero con un pistilo funcional. Infrutescencias hasta de 15 cm de largo, los pedúnculos y pedicelos notablemente engrosados; fruto una drupa globosa u ovoide, glabra, por lo general de 15 a 20 mm de largo, rojiza o café rojiza en la madurez, el hueso totalmente cubierto por el pseudoarilo rojo o anaranjado (Rzedowski & Calderón, 1996).

Es una especie ampliamente distribuida, se encuentra en Florida, el litoral del Pacífico y del Atlántico mexicano, Centroamérica y las Antillas hasta la Guyana Francesa. Respecto a la altitud se puede encontrar desde el nivel del mar, hasta los 1200 msnm. Puede estar presente en la selva alta perennifolia, selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, marginalmente en el bosque caducifolio y de encino, y en comunidades secundarias (Rzedowski & Calderón, 1996).

B. simaruba es una de las especies tropicales más comunes y más ampliamente distribuidas. Por lo que se considera presenta una amplia tolerancia ecológica, además de una gran variabilidad morfológica (altura, tamaño de foliolos y pubescencia en sus partes verdes). Se ha encontrado que los individuos que prosperan en regiones más húmedas tienden en general a alcanzar menores tallas y a permanecer defoliadas por menos tiempo. Pero no se han encontrado relaciones entre

tales caracteres y las peculiaridades de la distribución geográfica ni de los factores ambientales que se han analizado (Rzedowski & Calderón, 1996).

Especies perennifolias:

***Diospyros cuneata* Standl.**

EBENACEAE

Árbol de 5 a 6 m de altura, presenta hojas simples oblongolanceoladas o elípticas, subcoriáceas, de 4 – 8.5 cm de largo y 1.5 – 3.5 cm de ancho, ramas densamente foliadas; flores axilares solitarias pequeñas; Fruto de tipo drupa globosos de 10 cm de diámetro ceriáceo, de color verde cuando está inmaduro y amarillento a café cuando está maduro. Especie perennifolia, se distribuye en la Península de Yucatán y Belice (Standley & Williams, 1967).

***Gymnopodium floribundum* Rolfe**

POLIGONACEAE

Arbustos o árboles de 2 – 7 m de alto, corteza fisurada, color gris o café oscuro, ramas jóvenes divaricadas, flexuosas, retorcidas, esparcido a denso pilosas cuando jóvenes, glabras al madurar, de color gris a café o pálido; entrenudos de 0.5-3.0 cm de largo por 3-7 mm de grosor. Hojas alternas, simples, fasciculadas (2-3), originándose sobre pequeños brotes vegetativos (braquiblastos); pecíolos de 0.4-4.0 mm de largo por 1 mm de grosor, paniculados, glabros, esparcido a densamente piloso, de color café oscuro, laminas elíptico-oblongas, obovados, ovados de 2.7-9.5 cm de largo por 2-5 cm de ancho, papiráceas o cartáceas, ház glabro, purulento a esparcidamente piloso, margen entero, ápice obtuso o redondeado, menos frecuentemente emarginado, base cuneada u obtusa. Inflorescencias terminales, solitarias o en pares recelosas, éstas a su vez en panículas, de 3-12 cm de largo, originándose sobre pequeños brotes vegetativos, flores hermafroditas. Frutos de 4-5 mm de largo, por 2 mm de grosor, liso, café claro, lustroso, incluido en los lóbulos del perianto,

semilla 1. Floración, principalmente de marzo a mayo, pero ocurren floraciones esporádicas en junio, noviembre y diciembre (Ortiz, 1994). Se distribuye del sureste de México (Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Yucatán) hasta Belice y Guatemala. Se puede encontrar en matorrales de dunas costeras, selvas baja caducifolia y mediana subcaducifolia y subperennifolia (Ortiz, 1994).

Referencias

- Anónimo (1992). *Plan Maestro del Parque Nacional Dzibilchaltún (Primera versión)*. Gobierno del Estado de Yucatán, INAH, Biocenosis, Pronatura. Mérida, Yucatán.
- Bidwell, R. G. S., (1996). *Fisiología vegetal*. AGT editor, México.
- Blum, A., (1989). "Breeding methods for drought resistance", in *Plants Under Stress*, H. G. Jones, T. J. Lowers and M. B. Jones (eds). Society for Exp. Biol. Seminar series 39. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Bradford, K. J. and T. C. Hsiao (1982). "Physiological response to moderate water stress", in *Physiological Plant Ecology II*. vol. 12B, Lange O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler (eds). Springer-Verlag, Berlin. pp. 263-324.
- Duch-Gary J. (1988). *La conformación territorial del Estado de Yucatán. México*. Universidad Autónoma de Chapingo. 427 p.
- González-Iturbe J. A., I. Olmsted, F. Tun-Dzul (2002), *Tropical dry forest recovery after long term Henequen (Sisal, Agave fourcroydes Lem) plantation in northern Yucatan, Mexico*. *Forest Ecology and Management* 167, 67-82.
- Holdridge, L. (1967). *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José. Costa Rica, 206 pp.
- Jones, H.G., (1992). *Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 428 p.

- Keller G. V. and F. C. Frischknecht (1966). *Electrical Methods in Geophysical Prospecting*. Pergamon Press. London, UK. p 517.
- Larcher, W. (1995). *Physiological Plant Ecology*. 3rd ed. Springer-Verlag. Berlin. 506 p.
- Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, radiation, salt and other stresses*. Physiological Ecology series. Academic Press. New York.
- Meidner, H. and T. A. Mansfield (1968). *Physiology of stomata*. McGraw-Hill, London, 179 p.
- Meidner, H. and T. A. Mansfield (1968). *Physiology of Stomata..* McGraw-Hill, London. 179 p.
- Morgan, J. M. (1984). Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual review of Plant Physiology*, 35, 299-319
- Morgan, J. M., (1984). *Osmoregulation and water stress in higher plants*. *Annual Review of Plant Physiology*, 35, 299-319.
- Murphy P. G. and A. E. Lugo (1995). "Dry forests of central America and the Caribbean", in *Seasonally dry tropical*, Boullock S. H., H. A. Mooney, E. Medina (eds). Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain. 429 p.
- Murphy P.G., and A.E. Lugo (1986). *Ecology of tropical dry forest*. *Annual Review Ecology and Systematic*. 17, 67-88.
- Olivares, E., and E. Medina (1992). *Water and nutrient relations of Woody perennials from tropical dry forest*, *Journal Vegetation Science*, 3, 383-392.
- Orellana, R., M. Balam and I. Bañuelos (1999). "Balance Ombrotérmico, evaluación climática", in *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*. García de Fuentes A., J. Córdoba and P. Chico Ponce de León (eds). Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida. pp 174 – 175.
- Ortiz, J. J., (1994). *Etnoflora Yucatanense: Polygonaceae*. Universidad Autónoma de Yucatán, 10, 38 - 41.
- Passioura, J. B., (1996). *Drought and drought tolerance*. *Plant Growth Regulation*, 20, 79-83.

- Ruthenberg, H., (1980). *Farming systems in the tropics*. Oxford University Press. New York. 424 p
- Rzedowski J., G. Calderón (1996). *Flora de Veracruz: Burseraceae*. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 94, 21-29.
- Singh, K. P., and C. P. Kushwaha (2005). *Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics*, Current Science, 89(6), 964-972.
- Standley P. C. and Williams L. O. (1967) *Flora of Guatemala*. Field Botany Chicago Natural History Museum. Chicago, USA, 24(8) 261 p.
- Telford W. M., L. P. Geldart, R. E. Sheriff and D. A. Keys (1990). *Applied geophysics* 2ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 770 p.
- Telford, W. M., L. P. Geldart, R. E. Sheriff, and D. A. Keys (1990). *Applied geophysics*. Cambridge University Press, New York.
- Téllez, V. O. and M. Sousa (1982). *Imágenes de la flora quintanarroense*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Quintana Roo, México. 224 p.
- Turner, N. C. (1986). Adaptation to water deficits: a changing in perspective. Australian Journal of Plant Physiology, 13, 175-190.
- Ward S. H. (1990) "Resistivity and induced polarization methods", in *Geotechnical and Environmental Geophysics* Vol. 1, Ward S. H. (ed). Society of Exploration Geophysicists, Tulsa, Oklahoma, USA, pp 147-190.
- Whigham, D. F., P. T. Zugasty, E. Cabrera-Cano, J. O'Neill and E. Ley (1990). *The effect of variation in precipitation on growth and litter production in tropical dry forest in the Yucatán of México*. Tropical Ecology 31, 23-34.
- Zarucchi, J. L., (2001). "Apoplanesia: *Apoplanesia paniculata*", in *Flora de Nicaragua: Angiospermas (Fabaceae – Oxalidaceae)*, Stevens W. D., C. Ulloa, A. Pool, O. M. Montiel (eds). Missouri Botanical Garden Press. USA. 960p.

Capítulo 2

Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatán, Mexico: effects of environmental and physiological factors

Mirna Valdez-Hernández¹, José Luis Andrade¹, Paula C. Jackson², Mario Rebolledo-Vieyra³

Este capítulo se encuentra sometido como artículo a la revista Plant and Soil

¹Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C., Calle 43 # 130, Col. Chuburná de Hidalgo, Mérida 97200, Yucatán, México.

²College of Science and Mathematics, Kennesaw State University, 1000 Chastain Road, Kennesaw, GA 30144-5591, USA.

³Centro para el Estudio del Agua, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Calle 8, No. 39, Mz. 29, S.M. 64. Cancún 77500, Quintana Roo, México.

ABSTRACT

In order to relate phenological responses of trees to environmental variables, we recorded the phenological patterns of five tree species in the tropical dry deciduous forest of Dzibilchaltún National Park, Yucatan, Mexico. We chose two sites: one close to a permanent water source (locally known as 'cenote'), and the other far from the 'cenote'. Our geophysical analyses of the sites indicated that close to the cenote the ground water table (as evidenced by limestone partially saturated with freshwater) was found at 2 m, whereas far from the cenote the ground water table was at a depth of 10 m. We chose trees from five species in four different families: *Acacia gaumeri* S. F. Blake (Fabaceae), *Apoplanesia paniculata* C.

Presl. (Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Polygonaceae), *Diospyros cuneata* Standl. (Ebenaceae). Based on functional groups previously established in the literature, and the phenology and water relations of our trees, we grouped species into three functional groups: hardwood deciduous (*A. gaumeri* and *A. paniculata*); lightwood deciduous (*B. simaruba*) and leaf-exchanging (*G. floribundum* and *D. cuneata*). Our results indicated significant differences in phenology among species, and within species between sites and years, suggesting that an increase in the duration of the dry season could increase deciduousness, and shorten and delay the periods of flower and fruit production. They also suggest that proximity to superficial bodies of water, such as cenotes, may buffer the effect of drought because water sources may be closer to the surface at such sites in this tropical dry deciduous forest.

Keywords Cenote · drought · ground water table · water relations · wood density

INTRODUCTION

Most phenological changes in dry tropical forests are caused by three leading factors: 1. seasonal variation in rainfall (Daubenmire 1972; Borchert 1994a; Bullock and Solís-Magallanes 1990; Eamus and Prior 2001); 2. seasonal variation in stem water status (which in turn is determined by environmental factors such as soil water availability and temperature, and by endogenous factors such as leaf age and area, root size and distribution, and stem wood density; Borchert 1994a; 1994b; 1998); and 3. photoperiod (Bullock and Solís-Magallanes 1990; Borchert et al 2004; Rivera et al. 2002; Elliot et al 2006). Because global warming has the potential to change regional weather patterns e.g. in tropical dry forests precipitation is expected to decrease 10 to 20% and temperature to increase 1 to 3 °C (IPCC 2007), it appears that at least two of the three main causes for phenological change

may be altered, and therefore a change in the timing, duration and synchronization of phenological events is expected (Reich 1995).

Tropical trees have a variety of answers to the changes in precipitation and temperature, like adaptation to drought and signs of bud break, and floral primordials (Sing and Kushwaha 2005). Significant differences have been observed in floral patterns (Fitter and Fitter 2002) and fructification (Chapman et al. 2005) as result of climate change. Evaluation of climate change will be better analyzed based on functional types like time of defoliation and time to start reproductive phases (Box 1996). The need of data of functional types was highlighted by IGBP as a strategy to evaluate and predict answers of vegetation to climate change (Box 1996).

Quantitative phenological studies and research that elucidates levels of asynchrony among individuals and between species will help understand the impact of climate change on tropical trees as well as the potential consequences of these changes to the ecological community as a whole (Singh and Kushwaha 2005). Tropical dry forests are distributed at present in two main continuous areas, one in northeast Brazil and another in southeast Bolivia, Paraguay and northeast Argentina. Other important extensions of forest are located in the peninsula of Yucatan in Mexico, northern Venezuela and Colombia, and the center of Indochina (Miles, et al. 2006). The risk analyses for climatic change indicate that the most affected areas will be in northern Central America with 39.8 % reduction (Miles, et al. 2006). Additionally, Central America is identified as an ecoregion of high-priority for conservation, because the actual protected area is smaller than the 5% (Janzen 1998). Specifically the tropical dry forests of Mexico have been identified as high-priority ecoregions for conservation (Miles, et al. 2006). In order to achieve the conservation of these areas, it is necessary to understand their functioning, their

physiognomical changes, and the physiological adaptations of trees, directly linked to phenological patterns.

Our objective for this study was to determine the phenological patterns (timing of leaf-fall, leaf-flushing, flowering, and fruiting) of five tree species of contrasting leaf flushing characteristics: *Acacia gaumeri* S. F. Blake (Fabaceae), *Apoplanesia paniculata* C. Presl. (Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Diospyros cuneata* Standl. (Ebenaceae) and *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Polygonaceae) in a tropical dry forest in the National Park of Dzibilchaltún, Yucatan, Mexico, and to determine possible causes for bud break and levels of synchrony among individuals and species as well as between two sites with different ground water depth. Further, we searched for including our species in to existing functional groups based on phenological patterns and morphophysiological characteristics.

MATERIALS AND METHODS

Field site and species

This study was conducted in the low tropical dry deciduous forest in the National Park of Dzibilchaltún (21°05'N, 89°35'W, 10 m elevation) in northern Yucatan, Mexico (Fig. 2.1). The site receives 650-700 mm annual rainfall with an average mean air temperature of 25.8°C, a maximum of 45°C, and a minimum of 10°C (Thien et al. 1982). Most of the trees are leafless during the marked dry season that occurs from March to May. The dry season is separated from the rainy season (June-October) by an early dry season, known locally as '*Nortes*' (November-February), characterized by up to 3-d events of strong winds ($> 80 \text{ km h}^{-1}$), some rainfall (20-60 mm), and temperatures lower than 20°C (Herrera-Silveira 1995; Orellana 1999). Rainfall, temperature and evaporation registered during this study were obtained from the Centro de Investigación Científica de Yucatán weather station,

approximately 13.5 km southeast of Dzibilchaltún. Temperature was similar in both years 2004 and 2005 (Fig. 2), the minimum monthly temperature averaged 16.3°C in 2004 and 15.7°C in 2005, both in January. The maximum monthly temperature averaged 36.3°C in 2004 (June) and 37.8°C in 2005 (May). Total rainfall during 2004 was 967 mm, with a water surplus during 4 months (June to September). During 2005, rainfall was 1304 mm, 34% more than in the previous year, and the water surplus was from June to November (Fig. 2.2).

Until the 1970's most of the Dzibilchaltún area, as most of the State of Yucatan, was dedicated to the cultivation of henequen (*Agave fourcroydes* Lem.). After the decline of this activity, this area developed a secondary low-stature tropical dry deciduous forest, with areas at different succession stages, from 10 to 60 years-old (Lundell 1934; González-Iturbe et al. 2002). The soil of the area is shallow and a very hard limestone layer of calcium carbonate is often found near the ground layer (Thien et al. 1982; González-Herrera et al. 2002). Precipitation infiltrates rapidly due to fractures in the limestone layer (Perry et al. 1995; González-Herrera et al. 2002) and forms interconnected underground water bodies, which occasionally have an opening to the surface forming a cenote. The most important cenote in Dzibilchaltún (cenote X'lacah) is about 60 m² in surface area.

According to the National Institute of Anthropology and History, the cenote X'lacah extends underground towards the west (Diana Trejo, personal communication). We chose two sites to test our hypothesis, one near the cenote X'lacah (approximately 50 m west; denoted CC site) and one far from the same cenote (approximately 800 m east; denoted as FC site) (Fig. 2.1a). We determined soil gravimetric water content of ten soil samples at each site, every week at 10 cm depth. GWC showed similar values at both sites, CC and FC, located in a range of 18 to 20% during the rainy and dry season, and 28 to 30% during the rainy season of both years. Except

September, November, December of 2004 where soil water content was between 2 and 5% at site FC ($P < 0.05$, $N = 60$).

At each site, we marked 10 trees (from 6 to 10 cm dbh) of five contrasting species (Table 1): *Acacia gaumeri* S. F. Blake (Fabaceae), *Apoplanesia paniculata* C. Presl. (Fabaceae), *Bursera simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Diospyros cuneata* Standl. (Ebenaceae) and *Gymnopodium floribundum* Rolfe (Polygonaceae).

Phenological observations

We made weekly observations using binoculars of the amount of leaves, flowers and fruits of the chosen trees from February 2004 to January 2006. We estimated the amount of each group of appendices using the scale after Fournier (1974): category 0, absence of appendices; category 1, 1-25% appendices; category 2, 26-50%; category 3, 51-75%; and category 4, 76-100%. These percentages were estimated based on the proportion of branches that showed the type of appendix analyzed. For the analysis, each category was used for its maximum percentage value.

The synchrony index for foliage, flower and fruit production of each species was calculated as the ratio between the mean duration of a phenological phase for each individual and the overall duration of the phase in all conspecific trees (Devineau 1999). Overall, in the deciduous species, leaf-fall and leaf-flush phases are separate. For these species we identified the duration of leaf fall (the period between the beginning of leaf fall and leaflessness). We grouped *D. cuneata* and *G. floribundum* as leaf exchanging (leaf –flushing occurs shortly before or immediately after the completion of leaf shedding; Sing and Kushwaha 2005). Because for leaf exchanging species the phases could overlap, we identified the period from beginning of leaf fall to minimum leaf cover. In the leaf-flushing period, the time when increase starts in

percentage of leaves was measured, from total defoliation to maximum leaf cover.

Morphophysiological parameters

Xylem water potential (ψ) was measured with a pressure chamber (PMS 600, PMS Instrument Company, Albany, OR, USA) during the rainy (October 2004) and dry (April 2005) seasons. Predawn xylem water potential (ψ_{\max}) and midday water potential (ψ_{\min}) were determined for four individuals per species per site.

Wood density was estimated for each species at each site during the rainy season (October 2005) for three individuals per species. Samples were collected with a core borer, bagged on ice, transported to the laboratory, and dried in an oven at 110°C for 24 h. Calculations were made according to Valencia and Vargas (1997), using sample length and core borer diameter (5 mm) to calculate the volume of a cylinder. Wood density (g cm^{-3}) was estimated as the sample dry weight over the volume.

Data analysis

To evaluate differences in foliage, flower and fruit production between sites, years and among species, we used an ANOVA with 'repeated measurements' (ANOVAR; Potvin et al. 1990; Pavón and Briones 2001). We used the arcsine-square root transformation to normalize the data (Zar 1996) before the ANOVAR. All analyses were performed using Statistica 6.1.

RESULTS

Phenological patterns

Tree species from the site close to the cenote X'lacah (CC site) showed higher percent cover for all phenophases compared to species at the site far from the cenote (FC site). During 2004 there was a higher production of leaves and fruits at both sites, but species at the CC site showed the highest phenological production ($P < 0.0001$).

Leaf-flush and leaf-fall durations – During the dry season, the leaf-fall for deciduous species occurred from February to May (Fig. 2.3) however specific timing varied among species. *A. gaumeri* (Fig. 2.3) started losing leaves in January, but lost all its leaves during the first two weeks of May 2004 and during the third week of March 2005. For *A. paniculata* (Fig. 2.3), leaf loss occurred in February. In both years, *B. simaruba* (Fig. 2.3) was leafless during March and April. Timing of maximum leaf cover also varied among deciduous species and sites. For *A. gaumeri*, maximum leaf cover occurred in June in both years, and in 2005 leaf cover was higher at CC site than at FC site ($P < 0.001$). For *A. paniculata*, maximum leaf cover occurred from June to October in 2004, and from August to October in 2005. Also, in 2005, leaf cover from January to March was higher at CC site than at FC site ($P < 0.05$). *Bursera simaruba* produced new leaves in May with the maximum leaf cover from August to October; in November it started losing leaves, but the percentage of leaf cover loss was higher in FC site than in CC site ($P < 0.05$).

Among leaf exchanging species, the timing of minimum leaf cover was similar in 2004, but differed in 2005. For both years and sites, *D. cuneata* had approximately 50% of its leaf cover in the dry season, the lowest being in May (Fig. 2.3). However, *G. floribundum* (Fig. 2.3) had 20% to 30% leaf cover

during the dry season, having the lowest leaf cover in May 2004 and in March 2005. For *D. cuneata*, foliage production occurred from June to August and the species showed the highest leaf cover from September to January. Whereas for *G. floribundum* the highest leaf cover occurred from June to November 2004 and from September to October 2005.

Flower production – Patterns of flower production varied according to leaf phenology. We observed two patterns of flower production. Deciduous species showed one flower production event each year, which lasted from 3 to 8 weeks, whereas leaf-exchanging species showed from two to three flowering periods during the year. For deciduous species, duration and timing of flower production differed among species, sites, and years (Fig. 2.3). For both *Acacia gaumeri* (Fig. 2.3) and *Apoplanesia paniculata* (Fig. 3), flower production was higher at the CC site ($P < 0.01$) and in the year 2004 ($P < 0.001$) (in 2005 flower production for *A. paniculata* only occurred at the CC site). For *B. simaruba* flower production was similar among sites and years ($P > 0.05$).

As mentioned above, leaf-exchanging species showed from 2 to 3 flowering periods during the year, which were similar at both sites and years ($P > 0.05$). *Diospyros cuneata* (Fig. 2.3) showed two flower production peaks (May and September in 2004 and May and June in 2005). Whereas, *G. floribundum* (Fig. 2.3) showed three flower production periods during the year (March, May and June in 2004; February, April and December in 2005).

Fruit production – Deciduous species showed one fruit production period each year. In *A. gaumeri* (Fig. 2.3) fruit production started in July 2004 and 2005 (both sites; although in FC occurred in September 2005); also, fruit production was greater at CC site than at FC site ($P < 0.001$) and also greater in 2004 compared to 2005 ($P < 0.01$). In *A. paniculata* (Fig. 2.3) fruit production started in early August 2004, with a peak in

September and a greater fruit production at CC site than at FC site ($P < 0.001$). For *B. simaruba* (Fig. 2.3) fruits were present during all observation periods. Fruit production started in May, at both sites and years, and fruits stayed on the trees for up to 12 months; so, fruit production periods overlapped. Fruit production was higher at CC site than at FC site in both years ($P < 0.001$).

For the leaf-exchanging species *D. cuneata* (Fig. 2.3), we found fruits from February to May 2004 that started development in 2003. Fruit production started in June in both years; fruit development and ripening lasted until December or January and there was higher fruit production in CC than in FC ($P < 0.001$). *Gymnopodium floribundum* (Fig. 2.3) showed two fruit production peaks each year, March-April and May in 2004 and February-March and May in 2005. Also, fruit production was higher in CC than in FC in both years ($P < 0.001$).

Synchrony index – Synchrony index values during leaf-flush varied between 0.42 and 0.78 (Table 2.2), the lowest synchrony of leaf-flush was recorded in *B. simaruba*, the highest synchrony was registered in *A. paniculata* in all sites. Synchrony values for leaf-fall ranged between 0.56 and 0.84, the lowest synchrony in leaf-fall was recorded in *D. cuneata*, the highest synchrony was for *G. floribundum*. Flower production showed values of synchrony of 0.36 and 0.71, the lowest synchrony in flowering was for *D. cuneata*, the highest synchrony in flowering was for *A. gaumeri*. Values of synchrony during the phenophase of fruit production were 0.44 to 0.92, the lowest synchrony in this case was for *B. simaruba*, and the highest was for *A. gaumeri*.

Physiological parameters and phenology

There was an inverse correlation between wood density and midday water potential (Ψ_{\min}) for all species (Fig. 2.4; $P < 0.01$) in both seasons ($r^2 = 0.964$, rainy season; $r^2 = 0.97$, dry

season). Tree species belonged to three functional groups (Rivera et al. 2002, Singh and Kushwaha 2005): deciduous stem succulent (*B. simaruba*) with a high stem storage capacity; deciduous (*A. gaumeri* and *A. paniculata*) with high wood density and high tolerance to water loss (low Ψ_{\min}); and leaf-exchanging (*D. cuneata* and *G. floribundum*) with an intermediate wood density and low Ψ_{\min} .

DISCUSSION

Diversity of phenological patterns

Different studies propose that in the dry forests the vegetative phenological patterns are directly related with the tree water status, which is determined by the soil water availability (Reich and Borchert 1982, 1984; Bullock and Solís-Magallanes 1990; Borchert 1994b). Based on leaf phenology, we identified the following patterns: deciduous species (*A. gaumeri* and *A. paniculata*) with leaf-flush in spring at the start of the rainy season (May to June), and leaf-fall in the dry and hot season (March to May); deciduous species (*B. simaruba*) with leaf-flush in spring and leaf-fall during the dry and colder season (November to February); and leaf-exchanging species (*D. cuneata* and *G. floribundum*) with leaf-flush in summer (June to July) when rain is constant, and leaf-fall partly in the dry season (December to May).

The deciduous species (*A. gaumeri*, *A. paniculata*, *B. simaruba*) showed spring leaf-flushing, which has also been observed in different dry forests of Argentina, Costa Rica, Java, Thailand, Brasil (Rivera et al. 2002) and India (Kushwana and Sing 2005, 2006). Spring flushing occurs few weeks before the rains start, and tree growth is given by the joint action of photoperiod and thermoperiod (Rivera et al. 2002; Borchert and Rivera 2001; Kushwana and Sing 2005).

In Yucatán, rain > 20 mm were recorded in February of 2004, causing a synchronic bud break in *A. gaumeri* and *A. paniculata*. However, a strong dry period between March and April 2004 provoked a new period of leaf-fall (March).

Leaf exchanging species (*G. floribundum*, *D. cuneata*) are characterized by reducing their activity during the dry season and increasing activity during the wet season. For *G. floribundum*, leaf-fall is observed during the dry and cooler season (December), while *D. cuneata* shows leaf-fall during the drier and warmer season (April-to May). Leaf-flush for both species occurs in spring, coinciding with an increase in photoperiod once the rainy season begins. The recovery of total leaf cover is slower than in deciduous species. Capacity to maintain leaf cover during the driest season in evergreen, brevideciduous and leaf-exchanging species may be due to underground water reserves (Borchert 1998, Nepstad et al. 1994).

Flower production in the five species was markedly seasonal. At the beginning of the rainy season, two of the deciduous species, *A. gaumeri* and *A. paniculata*, produced flowers simultaneously with the production and expansion of leaves (Fig. 2.3). In arid environments, it has been found that species that produce flowers at the end of the dry season or beginning of the rainy season may rely on a combination of increasing photoperiod and temperature as prompts, but water status appears to be the main trigger (Frankie 1974; Pavón and Briones 2001; Borchert et al. 2004).

In the dry season, during the warmest months, *B. simaruba*, produced flowers using internal water reserves (Borchert 1994b). In deciduous species the total loss or partial loss of leaf cover can be the main trigger of flowering as a result of rehydration of the stem (Singh and Kushwaha 2006). This flower production pattern was also found in *D. cuneata* and *G. Floribundum* and has been reported in several evergreen soft

wood species in the dry forests of Guanacaste, Costa Rica (Borchert 1994b).

Duration of fruit production in three species (*G. floribundum*, *A. gaumeri* and *A. paniculata*) coincided with the fruit production phenophases propose after Singh and Kushwaha (2006). They established a relationship between time of flower production and varying durations of the fruit production phenophase (species that produce flowers during the summer, the fruit production period is ca 11 months; if it is during the rainy season, it lasts 7 to 9 months; in autumn, 6 to 7 months; and during the dry season, 3 to 4 months). For instance, in *G. floribundum* with flower production during the dry season (Fig 3), fruit production is ca 4 months. In *A. gaumeri* and *A. paniculata*, which produced flowers during the rainy season, the fruit production lasts about 9 months. However, in *B. simaruba* and *D. cuneata*, which produced flowers during dry season, fruits (which were berries) required between 8 and 9 months to develop. The type of fruit might be a key to the duration of the fruit and flower phenophases, as it has been reported that species with larger fruits require more time to develop, so the trees produce flowers earlier (Singh and Kushwaha 2006).

Influence of site on phenology

The influence of the site is seen in the timing of foliar abscission since leaves were retained longer at the site close to the cenote (CC site) than at site far from the cenote (FC site) (Fig. 2.3). In most phenological studies enormous variation is reported in intra and inter specific foliar abscission (Daubenmire 1972; Frankie et al. 1974; Opler et al. 1980; Reich and Borchert 1982; Bullock and Solís-Magallanes 1990; Borchert 1994a, b).

These differences were easily identified in the high asynchrony in values of leaf-fall between sites, mainly in the case of *A. gaumeri*, *A. paniculata* y *D. cuneata* (Table 2.2). In

all cases, there was a higher synchrony between co-occurring individuals. Differences among individuals may be related to water availability, access to water stored at deeper parts of the soils, and the sensitivity of species to water stress (Reich and Borchert 1982, 1984; Bullock and Solís-Magallanes 1990; Borchert 1994b).

In our sites, we found differences in the depth of groundwater table (Fig. 2.1), at CC site the phreatic level was located at ca 2.5 m depth, whereas at the FC site the phreatic level was located at ca 10 m depth. In Yucatan, it has been demonstrated that individuals of *Brosimum alicastrum* can obtain water from the calcareous rock to a depth of 2.5 m, although roots can penetrate through small fissures to deeper parts of the soil (Querejeta et al. 2006).

Phenological patterns and relation with morphophysiological parameters

Based on wood density values, we identified two groups within our five species, hard wood- (high density) and soft wood- (low density) species. Considering both the wood density and the phenological patterns (leaf-fall and leaf-flush) we can form three functional groups based on previously published groups:

1) Deciduous hard wood (*A. gaumeri*, *A. paniculata*) — Leaf-fall at the end of the dry season, leaf-flush, flowering and fruit development happened during the rainy season, they tolerated water potentials less than -3.0 MPa and had a wood density greater than 8.0 g cm⁻³. Phenological studies of trees in Costa Rica (Reich and Borchert 1984; Borchert 1994a) have reported a relationship between leaf water potential, wood density, distribution of species related to phreatic level and abscission patterns. In areas, where phreatic levels are far from surface, deciduous species which maintain their leaves have a

very low water potential (< 3.0 MPa) and a high density (> 8.0 g cm^{-3}) (Reich and Borchert 1984; Borchert 1994a).

2) Deciduous soft wood (*B. simaruba*) — Leaf-fall was observed at the beginning of the dry season, and the tree could be leafless for 1 to 2 months (March-April 2004, March 2005). Leaf-flush was after flowering and fruit formation. It is reported that *B. simaruba*, in Costa Rican forests, reduces transpiration before all leaves fall, allowing an increase in stem water content. This hydration allows this species to produce flowers during the dry season (Reich and Borchert 1984). Nilsen et al. (1990) found that the reduction in transpiration is achieved by combining a strong stomatal control and storage of water in the stem, which can act as a buffer in case of water stress. Succulent stems like *B. simaruba* have high leaf water potentials (mostly > -1.0 MPa) during the dry season (Olivares and Medina 1992; Borchert 1994b); in our study Ψ_{min} was about -1.0 MPa (Fig. 2.4) and wood density was 0.3 g cm^{-3} . High water content in the stem maintains a high water potential along the year. Species with low wood density show a higher water content in the stem than in the leaves (Schulze et al. 1988; Borchert 1994b).

3) Leaf-exchanging specie (*D. Cuneata* and *G. floribundum*) — Leaf-fall was partial when dry conditions increased, the change of leaves occurred during the rainy season, flower production and fruit development occurred either during the dry season (*G. floribundum*) or the rainy season (*D. cuneata*). Borchert (1994b) considers that species with a wood density between 6 to 8 g cm^{-3} are 'soft wood' species. The values of density obtained for our species were located within this interval. In succulent stems, xylem vessels are surrounded by a large area of parenchyma, allowing use of intracellular water storage as soil water potential decreases, which allows retaining leaves during the dry season. However, intracellular

water reserves recover less than extracellular reserves, so leaf production starts once internal water storage has recovered, and the time of response is then higher than in deciduous hard wood species (Borchert and Pockman 2005).

CONCLUSIONS

Response of trees to drought in tropical dry forests is a complex phenomenon because the effects can be reduced by groundwater reserves and physiological adaptations to dry conditions, so phenological patterns might not be highly related to environmental variables (Borchert 1994a; Nepstad et al., 1994). In our study, we found that vegetative and reproductive phenology of the five species was differentially influenced by environmental factors (precipitation), local factors (ground water table depth), and physiological characteristics (wood density, water potential). The degree of each parameter will depend on the functional group of each species.

In deciduous species, leaf-flush was determined mainly by the start of the rainy season. Leaf-fall was due to length of the dry season and distance to the cenote. Reproductive phenology was related to foliar phenology. Conditions of the specific site clearly influence the phenology and can establish temporal and quantitative differences.

Leaf-exchanging species presented an inverse relationship between leaf-flush with precipitation and water potential, so it could be possible that these species had access to subterranean water during the dry season. Also, the site had little influence on foliar phenology, but it affected the production of flowers and fruits (more reproductive structures at CC site).

The wood density of the five species was inversely correlated with water potential and was a good indicator of the functional type. Similarly, Goldstein et al. (2008) observe some convergences in the water relations traits among several

evergreen and deciduous tree species of a neotropical savanna. However, they explain that the assignment of species within a particular functional group is somehow arbitrary and that ranking species along a continuous functional axis would better represent the species adaptation to a particular environment. Moreover, they suggest using appropriate variables strongly related to overall plant fitness, such as diurnal variation in leaf water potential, leaf specific hydraulic conductivity, and stomatal conductances, among others (Goldstein et al. 2008, Meinzer 2003).

In South Mexico and Central America the predictions of climatic change estimate a decrease in the precipitation from 250 to 150 mm per year, and additionally an increase in the average temperature of the surface of the planet from 1.4 to 5.8 °C (IPCC 2007). Based on our results, we can expect that periods of stress in deciduous species will be longer, shortening the periods of leaf flush and flower and fruit production. In leaf-exchanging species, minimum leaf cover will be more related to intensity and duration of drought. The delays or advances in the phenological cycles (leaf cover, flower and fruit production) can produce asynchronous interactions between these species and their pollinators, dispersal mechanisms and herbivores, changing the community structure (Peñuelas et al. 2004). In our study we found significant differences in phenology among species, and within species between sites and years, in which the water availability has a fundamental role. Hence, in a future, sites near to cenotes could serve as water reservoirs, given the higher water availability in deeper parts of the soil, overshadowing the effects of the climatic change locally in these dry forest communities.

Acknowledgements We thank Claudia González, Elizabeth Osorio, Gustavo Vargas, José Luis Simá, and Roberth Us for field assistance. We also thank Andrien Le Cossec for helping in the geophysical techniques, to Eduardo Balám for providing the environmental data, and to Diana Trejo

for advice in the archeological area of Dzibilchaltún National Park. Oscar Briones provided helpful comments on an earlier version of the manuscript. This research was financially supported by the grant Fondo Sectorial CONAFOR-CONACYT 9765. M. Valdez-Hernández was the recipient of the fellowship CONACYT 153017. This material is based upon work partially supported by the National Science Foundation under Grant No. 0516387. Any opinions, findings, and conclusions or recommendations expressed in this material are those of the author(s) and do not necessarily reflect the views of the National Science Foundation.

REFERENCES

- Borchert R 1994a Induction of rehydration and budbreak by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica. *Trees* 8, 198-204.
- Borchert R 1994b Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75(5), 1437-1449.
- Borchert R 1998 Response of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes. *Clim. Change* 39, 381-393.
- Borchert R and Rivera G 2001 Photoperiodic control of seasonal development and dormancy in tropical stem-succulent trees. *Tree Physiol.* 21, 213-221.
- Borchert R, Meyer S A, Felger R S and Porter-Bolland L 2004 Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 13, 409-425.
- Borchert R and Pockman W T 2005 Water storage capacitance and xylem tension in isolates branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiol.* 25, 457-466.
- Box E O 1996. Plant functional types and climate at global scale. *J. Veg. Sc.* 7, 309-320.

- Bullock S H and Solís-Magallanes A 1990 Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22(1), 22-35.
- Chapman A C, Chapman L J, Struhsaker T T, Zanne A E, Clark C J and Poulson J R 2005 A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *J. Trop. Ecol.* 21, 31-45.
- Daubenmire R 1972 Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northeastern Costa Rica. *J. Ecol.* 60, 147-170.
- Devineau J-L 1999 Seasonal rhythms and phenological plasticity of savanna woody species in a fallow farming system (south-west Burkina Faso). *J. Trop. Ecol.* 15: 497-513.
- Eamus D and Prior L 2001 Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: Comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research* Vol. 32, Academic Press, pp 114-197.
- Elliot S, Baker P J and Borchert R 2006 Leaf-flushing during the dry season: The paradox of Asian monsoon forests. *Global Ecol. Biogeogr.* 15:248-257.
- Fitter A H and Fitter R S R 2002. Rapid change in flowering time in British plants. *Science* 296, 1689-1692
- Fournier L A 1974 Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24, 422-423.
- Frankie G W, Baker H G and Opler P A 1974 Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 62, 881-919.
- Goldstein G, Meinzer F C, Bucci S J, Scholz F G, Franco A C and Hoffmann W A 2008 Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree Physiology* 28:395-404.
- González-Herrera R, Sánchez-Pinto I and Gamboa-Vargas J 2002 Groundwater flow modeling in the Yucatán karstic aquifer, México. *Hydrogeol. J.* 10, 539-552.

- González-Iturbe J A, Olmsted I and Tun-Dzul F 2002 Tropical dry forest recovery after long term Henequen (*Sisal*, *Agave fourcroydes* Lem) plantation in northern Yucatan, Mexico. *For. Ecol. Manag.* 167, 67-82.
- Herrera-Silveira J A 1995 Seasonal patterns and behavior of nutrients in a tropical coastal lagoon with groundwater discharges. *Int. J. Ecol. Environ. Sci.* 22, 45-57.
- IPCC 2007 Climate change and water. IPCC Technical paper IV. Wembley, UK.
- Janzen D 1988 Tropical dry forest. The most endangered major tropical ecosystem. In Wilson E O (ed) *Biodiversity*. National Academy of Sciences/Smithsonian Institution, Washington DC. Pp 130-137.
- Kushwaha C P and Singh K P 2005 Diversity of leaf phenology in a tropical deciduous forest in India. *J. Trop. Ecol.* 21, 47-56.
- Lundell C L 1934 Preliminary sketch of the phytography of the Yucatan peninsula. *Contrib. Amer. Archaeol.* 12, 257-355.
- Meinzer F C 2003 Functional convergence in plants responses to the environment. *Oecologia* 134:1-11.
- Miles L, Newton A C, DeFries R S, Ravillious C, May I, Blyth S, Kapos V and Gordon J E 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forest. *J. Biogeogr.* 33, 491-505.
- Nepstad D C, Carvalho C R, Davidson E A, Jipp P G, Lefebvre P A, Negreiros G H, da Silva E D, Stone T A, Trumbore S E and Vieira S 1994 The role of the deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forest and pastures. *Nature* 372, 666-669.
- Nilsen E T, Sharifi M, Rundel P W, Forseth I N and Ehleringer J R 1990 Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. *Oecologia* 82, 299-303.
- Olivares E and Medina E 1992 Water and nutrient relations of woody perennials from tropical dry forests. *J. Veg. Sci.* 3:383-92.
- Opler P A, Frankie G W and Baker H G 1980 Comparative phenological studies of tree let and shrub species in

- tropical wet, and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 68, 167-188.
- Orellana R 1999 Evaluación climática In Atlas de procesos territoriales de Yucatán. Ed. A García and J Cordova. pp. 163-182. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Ortiz J J 1994 Etnoflora Yucatanense: Polygonaceae, Universidad de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 10, 38-41.
- Pavón N P and Briones O 2001 Phenological patterns of nine perennial plants in an intertropical semi-arid Mexican scrub. *J Arid Environ* 49:265-277.
- Peñuelas J, Sabaté S, Filella I and Gracia C 2004 Efectos del cambio climático sobre ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación. In *Ecología del bosque mediterráneo en un bosque cambiante*. Ed. F. Valladares. EGRAF, Madrid, España.
- Perry E C, Marin L E, McCiain J and Velazquez G 1995 The Ring of cenotes (skinholes) northwest Yucatán, México: Its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub Impact Crater. *Geology* 23(1), 17-20.
- Potvin C, Lechowics M J and Tardif S 1990 The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. *Ecology* 71, 1389-1400.
- Querejeta J I, Estrada-Medina H, Allen M F, Jiménez-Osorio J J and Ruenes R 2006 Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in dry tropical climate. *Plant Soil*. 287, 187-197.
- Reich P B 1995 Phenology of tropical forest: patterns, causes, and consequences. *Can. J. Bot.* 73:164-174.
- Reich P B and Borchert R 1982 Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63, 294-299.
- Reich P B and Borchert R 1984 Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecol.* 72, 61-74.

- Rivera G, Elliot S, Caldas L S, Nicolossi G, Coradin V T R and Brochert R 2002 Increasing day-length induces spring flushing of tropical dry forest trees in the absence of rain. *Trees* 16:445 – 456.
- Rzedowski J and Calderón G 1996 Flora de Veracruz: Burseraceae. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 94, 21 - 29.
- Schulze E D, Mooney H A, Bullock S H and Mendoza A 1988 Water contents of wood of tropical deciduous forest species during the dry season. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 48, 113-18.
- Singh K P and Kushwaha C P 2006 Diversity of flowering and fruiting phenology of trees in a tropical deciduous forest in India. *Ann. Bot.* 97, 265-276.
- Singh K P and Kushwaha C P 2005 Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Curr. Sci.* 89, 964-975.
- Standley P C and Williams L O 1967 Flora of Guatemala. Field Botany Chicago Natural History Museum. Chicago, USA 24 (8) pp 261.
- Téllez V O and Sousa M 1982 Imágenes de la flora quintanarroense. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Quintana Roo, México. pp. 224.
- Thien L, Bradburn A S and Welden A L 1982 The woody vegetation of Dzibilchaltún. A maya archeological site in Northwest Yucatán, México. *Middle Am. Res. Inst. Occasional Pap.* 5, 1-24.
- Valencia M S and Vargas J H 1997 Método empírico para estimar la densidad básica en muestras pequeñas de madera. *Madera y Bosques* 3 (1), 81-87.
- Zar J H 1996 *Biostatistical Analysis* 3ed. Prentice-Hall. New Jersey, USA. pp 663.
- Zarucchi J L 2001 Apoplanesia: *Apoplanesia paniculata*. In Flora de Nicaragua: Angiospermas (Fabaceae – Oxalidaceae). Ed. Stevens W D, Ulloa C, Pool A and Montiel O. M. pp. 960. Missouri Botanical Garden Press. USA.

Table 2.1 Main characteristics of tree species studied. Descriptions were obtained from: ¹Téllez and Cabrera (1982); ²Zarucchi (2001); ³Standley and Williams (1967); ⁴Rzedowsky and Calderón (1996); and ⁵Ortiz (1994).

Family	Species	Height (m)	Leaf type and length (cm)	Fruit type	Species distribution
Fabaceae	<i>Acacia gaumeri</i> ¹	2 - 5	Bipinnate, leaflets < 1	Pod	Endemic from the Yucatan Peninsula
Fabaceae	<i>Apoplanesia paniculata</i> ²	2 - 9	Bipinnate, leaflets 2-5	Nut	Southern Mexico to Venezuela
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> ³	3 - 8	Pinnate, leaflets 5-15	Drupe	Florida to French Guyana
Ebenaceae	<i>Diospyros cuneata</i> ⁴	5 - 8	Simple, sclerophyllous, 4-8.5	Drupe	Yucatan Peninsula and Belize
Polygonaceae	<i>Glimnopodium floribundum</i> ⁵	2 - 7	Simple, 2-7	Nut	Southern Mexico, Belize and Guatemala

Table 2.2 Synchrony index for leaf fall, leaf flush, flowers and fruits phenological events in five tree species of dry forest at Yucatán, Mexico. (Values are mean of two annual cycles)

		A. <i>gaumeri</i>	A. <i>paniculata</i>	B. <i>simaruba</i>	D. <i>cuneata</i>	G. <i>floribundum</i>
Leaf Fall	CC Site	0.68	0.61	0.56	0.65	0.76
	FC Site	0.68	0.55	0.66	0.40	0.84
	Intersite	0.48	0.37	0.58	0.43	0.73
Leaf Flush	CC Site	0.64	0.78	0.42	0.52	0.51
	FC Site	0.56	0.77	0.51	0.54	0.49
	Intersite	0.44	0.73	0.42	0.44	0.50
Flowers	CC Site	0.71	0.47	0.46	0.36	0.57
	FC Site	0.29	0.35	0.62	0.43	0.39
	Intersite	0.44	0.41	0.19	0.29	0.14
Fruits	CC Site	0.92	0.44	0.50	0.61	0.63
	FC Site	0.38	0.45	0.29	0.36	0.47
	Intersite	0.62	0.43	0.38	0.46	0.40

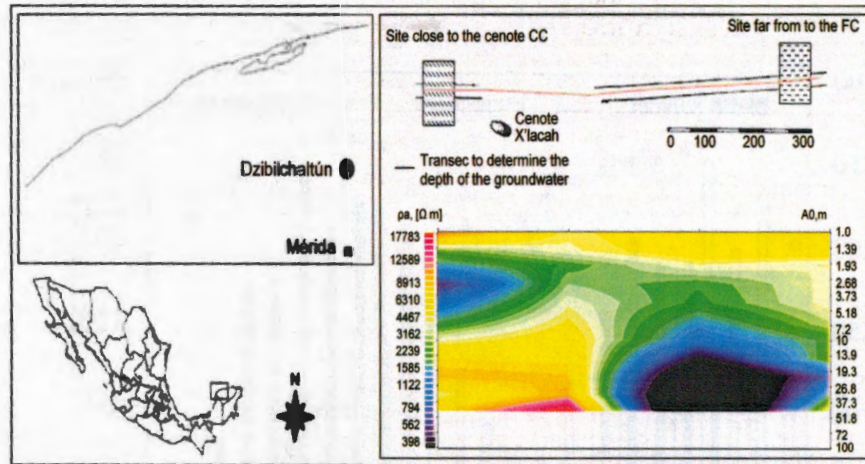


Figure 2.1 Study area in Dzibilchaltún National Park, Yucatán. Location of the plots of study of agreement with the distance to the cenote and depth of groundwater.

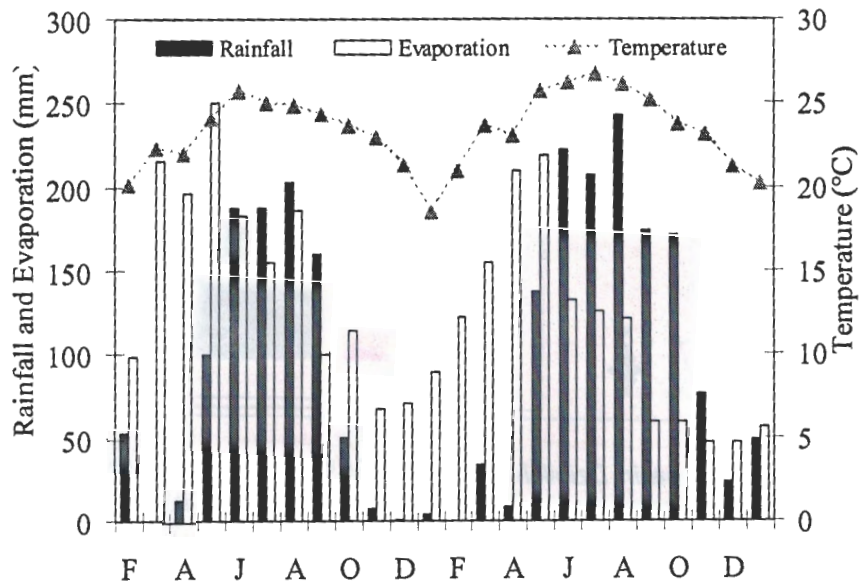


Figure 2.2 Mean monthly temperature, mean monthly rainfall and evaporation recorded at the CICY weather station from July 2004 to January 2006.

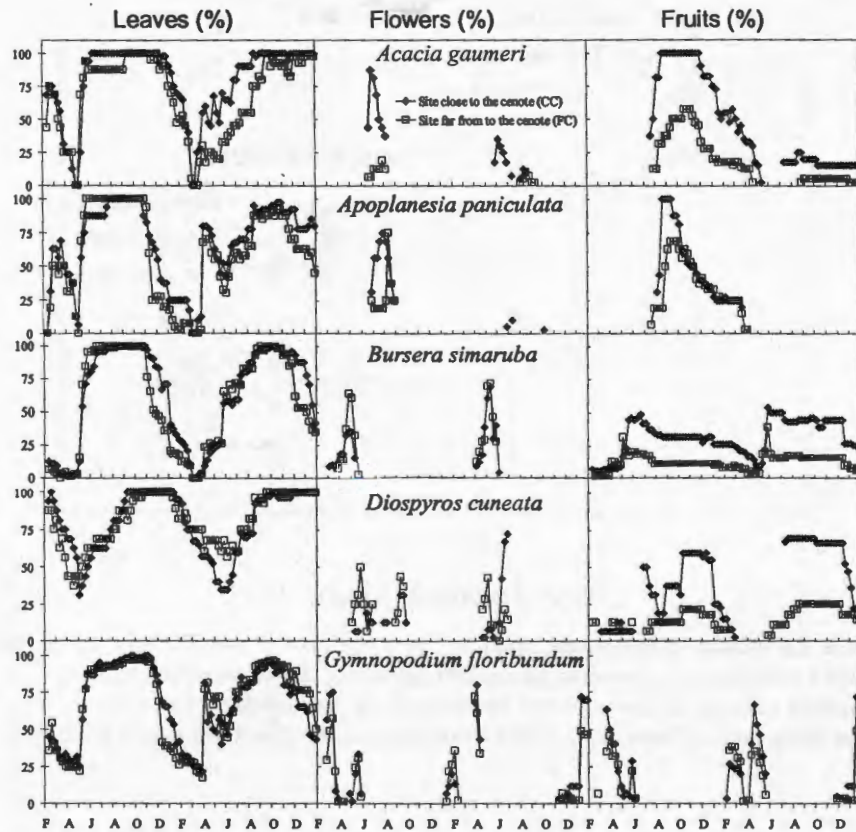


Figure 2.3 Phenological patterns for the five tree species from the two sites, close to the X'lacah cenote. Observations were made from February 2004 to January 2006 in Dzibilchaltún, Yucatan, México. $n = 10$.

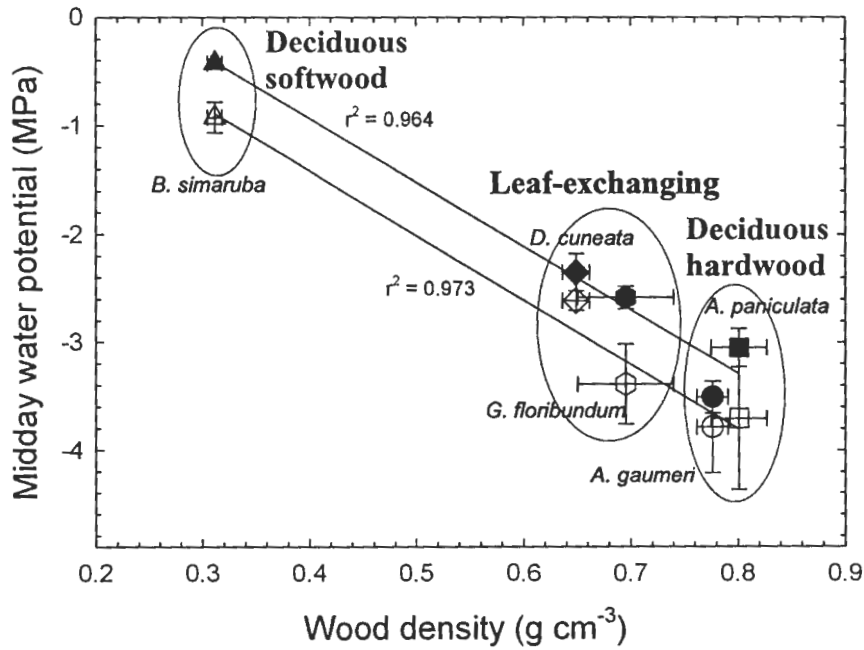


Figure 2.4 Midday xylem water potential as a function of wood density for *Acacia gaumeri* (circles), *Apoplanesia paniculata* (squares), *Bursera simaruba* (triangles), *Diospyros cuneata* (diamond), and *Gymnopodium floribundum* (hexagon) in the dry (open symbols) and the rainy (closed symbols) seasons. Data are means \pm SE, $n = 3$ to 4.

Capítulo 3

Relaciones Hídricas de Cinco Especies de Árboles de la Selva Baja Caducifolia

INTRODUCCIÓN

El agua es uno de los elementos más importantes para el funcionamiento y supervivencia de las plantas. Contribuye a la realización de diversos procesos metabólicos: fotosíntesis, expansión de membranas, transporte (metabolitos, nutrientes, fotosintatos, enzimas) y participa en la rigidez y turgencia de células y tejidos. Por lo anterior el déficit hídrico es el mayor limitante para la fijación de carbono, el crecimiento y la producción de biomasa (Dawson, 1993).

La mayor parte del agua tomada por las plantas es transpirada a la atmósfera. Globalmente las plantas reciclan más de la mitad de $\sim 110\,000\text{ km}^3\text{ año}^{-1}$ de precipitación anual. El agua de la atmósfera (que fue transpirada por las plantas y fue evaporada de cuerpos de agua) se precipita en el suelo y de ahí es absorbida y transpirada por las plantas nuevamente, provocando un flujo continuo de mayor a menor potencial hídrico (Jackson *et al.*, 2000).

La disponibilidad de agua es un factor clave para determinar la estructura y función de la selva seca. Conforme aumenta la disponibilidad de agua, la altura y la densidad de los árboles incrementan también, llevando a un incremento en biomasa. Los árboles encontrados en la selva seca deben sobrevivir de dos a ocho meses de sequía, por lo que presentan distintas estrategias, entre ellas está, el escapar o evitar la sequía (árboles de hábitos deciduos), y el tolerar la sequía (árboles de hábitos perennifolios) (Eamus & Prior, 2001).

Para estudiar la condición hídrica de las plantas se han desarrollado diversas metodologías. Una de las formas más sencillas es la medición del potencial hídrico, que representa la capacidad del agua para generar trabajo. Debido a que la turgencia es la fuerza conductora para la expansión celular, ésta actúa como una señal del estado hídrico (Larcher, 1995).

El potencial hídrico foliar también se ha relacionado con la característica perennifolia o caducifolia de las especies. En las selvas secas de Venezuela, el potencial hídrico foliar prealba (Ψ_{pd}) declina a finales de la estación lluviosa en especies caducifolias y perennifolias. Pero la disminución es más rápida en especies caducifolias, mientras que las especies perennifolias llegan a alcanzar Ψ_{pd} menores a -2.8 MPa durante los meses de sequía (Sobrado, 1986). Otra relación que se ha encontrado es con respecto a la densidad de la madera, los Ψ_{pd} bajos se han encontrado en especies arbóreas deciduas de madera dura (-3.7 MPa); altos en árboles deciduos de madera ligera (-1.5 MPa); intermedios en árboles de madera suave (-2.5 MPa), en árboles perennifolios de madera suave (-2.5 MPa), y en árboles perennifolios de madera ligera (-2.0 MPa) (Borchert, 1994b).

El conocimiento del estado hídrico de una planta es muy importante, principalmente en ambientes tropicales secos caracterizados por una marcada estacionalidad de la lluvia. En éstos, el suministro de agua es limitado y la pérdida de agua por transpiración puede exceder la cantidad de agua tomada por las raíces en el curso del día o de una estación de crecimiento, especialmente en árboles muy grandes y con bajo control estomático (Schulze *et al.*, 1987). Bajo estas condiciones los árboles presentan adaptaciones que regulan la utilización del agua y el balance hídrico, claves para soportar las condiciones ambientales imperantes. Algunas de estas adaptaciones son: (1) la pérdida de hojas cuando la disponibilidad de agua disminuye (en los meses en que la evapotranspiración potencial supera a la precipitación; Reich &

Borchert 1984). (2) La capacidad para almacenar agua en ciertos tejidos, lo que permite soportar los déficit hídricos diarios o estacionales (James *et al.*, 2003, Meinzer *et al.*, 2003). (3) La regulación de la transpiración y el control estomático (Meinzer *et al.*, 1993).

OBJETIVO GENERAL

- Describir las relaciones hídricas de especies representativas de la selva baja caducifolia: especies caducifolias: *Apoplanesia paniculata* C. Presl., *Acacia gaumeri* S. F. Blake, *Bursera simaruba* (L.) Sarg.; y dos especies perennifolias: *Gimnopodium floribundum* Rolfe, *Diospyros cuneata* Standl. Identificar a que grupos funcionales de acuerdo con los mecanismos (fisiológicos y morfológicos) empleados para enfrentar la sequía. Además, determinar si existe una respuesta diferencial de acuerdo con la presencia de una fuente de agua superficial (cenote).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Medir el potencial hídrico del xilema de las cinco especies en todas las estaciones (estación de secas, lluvias y nortes) en ambos sitios (sitio cerca del cenote, sitio CC y sitio lejos del cenote, sitio LC).
- Determinar el área foliar específica de las cinco especies, en todas las estaciones (estación de sequía, lluvias y nortes), en ambos sitios: sitio CC y sitio LC.
- Medir el potencial hídrico y el contenido gravimétrico de agua en el suelo en todas las estaciones (estación de sequía, lluvias y nortes).

HIPÓTESIS

1. Considerando la disponibilidad estacional de agua y de acuerdo con los patrones fenológicos determinados para las cinco especies de estudio, se presentarán al menos dos estrategias para enfrentar el estrés hídrico. Las especies caducifolias serán evasoras con una estrategia ahorradora basada principalmente en la reducción de la superficie de transpiración. Las especies perennifolias serán tolerantes a la sequía, presentando tolerancia a potenciales hídricos bajos los cuales permitirán su funcionalidad.
2. Las variables fisiológicas medidas, pueden presentar una variación entre sitios, debido a que es posible que exista una mayor disponibilidad de agua en el sitio cercano al cenote. El potencial hídrico del xilema (Ψ_x), el contenido relativo de agua en la madera, el área foliar específica, serán mayores en el sitio cercano al cenote y presentarán una menor estacionalidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño experimental

Con la finalidad de obtener resultados que permitan identificar las estrategias empleadas por las plantas integrando las respuestas fenológicas y fisiológicas de las especies de estudio, se determinó emplear las mismas parcelas de estudio y los mismos individuos utilizados en el capítulo 2.

Medición de parámetros

Potencial Hídrico del Xilema

El potencial hídrico del xilema (Ψ_x) se midió a finales de la estación de lluvias (octubre 2004), a finales de la estación de nortes (febrero 2005) y a mediados de la estación seca (abril

2005) en cuatro árboles por especie, en los dos sitios. Se registró el potencial hídrico prealba (ψ_{pd}) y el potencial hídrico al medio día (ψ_{md}); además, en la estación de lluvias y nortes fue posible realizar una medición del potencial hídrico por la tarde (ψ_{ad}). En *A. paniculata*, se midió el Ψ_x en la estación de nortes y sequía solo en el sitio CC, debido a que no se encontraron individuos con hojas en el sitio LC.

A cada árbol se le midió su diámetro a una altura de 1.3 m, tratando de que fueran de un tamaño parecido en ambos sitios. Para medir el potencial hídrico del xilema, se colectó una muestra de 3 ramas terminales, se utilizaron pequeñas ramas debido a que en especies como *A. paniculata*, *A. gaumeri* y *G. floribundum*, el peciolo es muy pequeño. En cada rama se determinó el potencial hídrico usando la bomba de presión de Scholander (PMS600, PMS Instrument Company Albano USA), los valores obtenidos se promediaron por planta. La temperatura ambiente y la humedad relativa ambiental se midieron empleando los sensores de un porómetro de estado estable (Li-1600, Li-Cor, Nebraska USA).

Área foliar específica

El área foliar específica (SLA) se estimó para cada especie en cuatro árboles por especie; durante la estación seca (febrero 2005) y en la estación húmeda (octubre 2005), en los dos sitios. En *A. paniculata*, el SLA no pudo determinarse en el sitio LC durante la estación seca, debido a que no se encontraron individuos con hojas durante los días de colecta.

En cada árbol se colectaron 20 hojas que abarcaron el rango total de exposición luminosa. El área foliar de cada hoja se determinó usando un medidor de área foliar (LI-3000, Li-Cor, Inc., Lincoln, Nel., USA), una vez medida el área foliar las hojas se secaron a una temperatura de 80 °C por 72 h, para obtener el peso seco. El SLA se determinó al dividir el área foliar entre el peso seco foliar.

Densidad de Madera

La densidad de madera se determinó para cada especie en la estación de lluvias (octubre 2005). Para esto se colectó una muestra de xilema con un sacabocado, cada muestra se guardó en una bolsa plástica sellada, las muestras se transportaron con hielo del campo al laboratorio para evitar su deshidratación. Para cada especie se colectaron 3 muestras de xilema en cada sitio. Para el cálculo de la densidad se empleó el método empírico, se decidió usar este método debido a su rapidez y facilidad de cálculo. Valencia y Vargas (1997) lo reportan como un método altamente confiable para el cálculo de la densidad de madera en muestras pequeñas, encontrando una correlación de $r = 0.96$ entre valores calculados con el método empírico y el método de desplazamiento por agua, y una correlación de $r = 0.99$ para valores calculados con el método de máximo contenido de humedad.

En este método se considera a la muestra de madera como un cilindro perfecto, se midió el largo de cada muestra empleando un vernier. Con los valores de la longitud de la muestra y del diámetro interior del sacabocado (5mm) se obtuvo el volumen de cada muestra empleando la siguiente fórmula:

$$V_v = 3.1416 D^2 * L / 4$$

V_v = volumen estimado del cilindro de madera (cm^3)

D = diámetro interior del cilindro de madera (0.5cm)

L = largo de la muestra de madera (cm)

El peso seco (P_o) de las muestras se obtuvo con una balanza analítica después de que la muestra se deshidrató en una estufa a una temperatura de 110 °C durante 24 h. Con los datos de peso seco y volumen se obtuvo el valor de densidad de madera, según la fórmula:

$$D = P_o / V_v (\text{g cm}^{-3})$$

Contenido Relativo de Agua en la Madera

El cálculo del contenido relativo de agua (CRA) se realizó con las muestras colectadas para determinar la densidad de madera. Inmediatamente después de colectar las muestras, estas se pesaron en una balanza analítica para obtener su peso fresco, posteriormente las muestras se pusieron en agua destilada durante 3 días para obtener su peso a saturación, por último las muestras se pusieron a secar en una estufa a una temperatura de 110°C durante 24h para obtener su peso seco. El contenido relativo de agua se obtuvo con la siguiente fórmula:

$$\text{CRA} = (\text{peso fresco} - \text{peso seco}) / (\text{peso saturado} - \text{peso seco})$$

Análisis de datos

Las diferencias en Ψ_x y SLA ($n = 4$) para cada especie se determinaron con un análisis de varianza factorial (ANOVA) considerando, sitio (CC y LC), estación (lluvias, nortes, sequía), y la interacción entre ambos factores, la prueba post-hoc de Tukey HSD fue usada para determinar las diferencias entre los niveles de los factores significativos. Para explorar posibles diferencias en densidad de la madera y CRA ($n = 3$) se utilizó un análisis de varianza (ANOVA) de una vía, considerando sitio (CC Y LC) para cada especie, la prueba post-hoc de Tukey HSD fue usada para determinar las diferencias entre los niveles de los factores significativos.

RESULTADOS

Potencial Hídrico

En *A. gaumeri* (figura 3.1) el Ψ_{pd} presentó diferencias entre estaciones del año ($F(2,18) = 6.0068$, $P = 0.010$), el Ψ_{pd} fue mayor en la época de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.05$);

también presentó un efecto significativo de la interacción estación x sitio ($F(2,18) = 4.0051, P = 0.036$), el sitio CC presentó un mayor Ψ_{pd} durante la estación de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.005$). El Ψ_{md} presentó diferencias entre estaciones del año ($F(2,18) = 27.792, P = 0.00001$), el Ψ_{md} fue mayor en la época de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.0005$); además de un efecto significativo de la interacción estación x sitio ($F(2,18) = 29.443, P = 0.000001$), durante la estación de lluvias fue mayor en el sitio CC y durante la estación seca fue mayor en el sitio LC (Tukey HSD, $P < 0.05$). El Ψ_{ad} , solo fue comparado entre la estación de lluvias y de nortes y presentó diferencias significativas ($F(1,12) = 43.543, P = 0.00003$), el Ψ_{ad} fue mayor en la estación de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.0001$); presentó diferencias entre sitios ($F(1,12) = 6.0058, P = 0.03$), el Ψ_{ad} fue mayor en el sitio CC (Tukey HSD, $P < 0.05$); también presentó un efecto significativo de la interacción estación x sitio ($F(1,12) = 0.4408, P = 0.02$), el Ψ_{ad} fue menor en la estación de nortes en ambos sitios (Tukey HSD, $P < 0.005$).

En *A. paniculata* (figura 3.1), se realizó la comparación entre sitios solo para la estación de lluvias, el Ψ_{pd} , Ψ_{md} , Ψ_{ad} no presentaron diferencias entre sitios ($F(1,6) = 0.32627, P = 0.5883$). La comparación entre estaciones se realizó para el sitio CC, el Ψ_{pd} no presentó diferencias ($F(2,9) = 2.5855, P = 0.1296$), se presentaron diferencias entre estaciones en el Ψ_{md} ($F(2,9) = 6.7265, P = 0.01$) y el Ψ_{ad} ($F(1,6) = 5.6865, P = 0.001$) presentó diferencias entre estaciones, la estación de lluvias presentó el mayor Ψ_{md} y un mayor Ψ_{ad} (Tukey HSD, $P < 0.05$).

En *B. simaruba* (figura 3.1) el Ψ_{pd} presentó diferencias entre estaciones del año ($F(2,18) = 14.3626, P = 0.00018$), el Ψ_{pd} fue diferente en las tres estaciones (Tukey HSD, $P < 0.05$); también presentó un efecto significativo de la interacción estación x sitio ($F(2,18) = 12.9804, P = 0.00032$), el sitio CC presentó un mayor Ψ_{pd} durante las tres estaciones (Tukey HSD, $P < 0.005$). El Ψ_{md} presentó diferencias entre estaciones

del año ($F(2,18) = 22.428, P = 0.0002$); también se observó un efecto significativo de la interacción estación – sitio ($F(2,18) = 12.253, P = 0.0005$), durante la estación seca el Ψ_{md} fue menor en ambos sitios (Tukey HSD, $P < 0.05$). El Ψ_{ad} , solo fue comparado entre la estación de lluvias y de nortes, presentó diferencias entre estaciones ($F(1,12) = 99.87, P = 0.000001$), el Ψ_{ad} fue mayor en la estación de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.0001$).

En *D. cuneata* (figura 3.1) el Ψ_{pd} presentó diferencias entre estaciones del año ($F(2,18) = 28.814, P = 0.00001$), fue menor en la época de nortes (Tukey HSD, $P < 0.0005$); presentó diferencias entre sitios ($F(1,18) = 18.917, P = 0.0039$), fue mayor en el sitio LC (Tukey HSD, $P < 0.005$); también presentó un efecto significativo de la interacción estación x sitio ($F(2,18) = 18.381, P = 0.0004$), el sitio CC presentó un menor Ψ_{pd} durante la estación de nortes (Tukey HSD, $P < 0.0001$). El Ψ_{md} presentó diferencias entre estaciones del año ($F(2,18) = 82.789, P = 0.000001$), el Ψ_{md} fue menor en la época de nortes (Tukey HSD, $P < 0.05$); y mostró un efecto significativo de la interacción estación x sitio ($F(2,18) = 9.7302, P = 0.0013$), el Ψ_{md} fue menor en la estación de nortes en ambos sitios (Tukey HSD, $P < 0.05$). El Ψ_{ad} , solo fue comparado entre la estación de lluvias y de nortes, presentó diferencias entre estación ($F(1,12) = 392.361, P = 0.000001$), el Ψ_{ad} fue mayor en la estación de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.0001$).

En *G. floribundum* (figura 3.1) el Ψ_{pd} presentó diferencias entre estaciones del año ($F(2,18) = 53.994, P = 0.000001$), el Ψ_{pd} fue mayor en la estación de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.0005$); el Ψ_{pd} presentó diferencias entre sitios ($F(1,18) = 7.943, P = 0.01$), fue mayor en el sitio LC (Tukey HSD, $P < 0.011$); también presentó diferencias en la interacción estación x sitio ($F(2,18) = 14.802, P = 0.0001$), el sitio CC presentó un menor Ψ_{pd} durante la estación de nortes (Tukey HSD, $P < 0.001$). El Ψ_{md} presentó diferencias entre estaciones

del año ($F(2,18) = 18.492$, $P = 0.00004$), el Ψ_{md} fue mayor en la época de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.005$). El Ψ_{ad} , solo fue comparado entre la estación de lluvias y de nortes, presentó diferencias entre estación ($F(1,12) = 204.52$, $P = 0.000001$), el Ψ_{ad} fue mayor en la estación de lluvias (Tukey HSD, $P < 0.0001$); y presentó diferencias entre sitios ($F(1,12) = 5.6512$, $P = 0.0350$), el Ψ_{ad} es mayor en el sitio CC (Tukey HSD, $P < 0.05$).

Tabla 3.1 Condiciones de temperatura y humedad relativa, registradas al momento de la colecta de muestras para medir el potencial hídrico.

	Medición	Lluvias		Nortes		Secas	
		Sitio CC	Sitio LC	Sitio CC	Sitio LC	Sitio CC	Sitio LC
Temperatura (°C)	Prealba	23	22	18.3	19	27.9	27.9
	Medio día	32	34	35	39	36.4	36.4
Humedad (%)	Prealba	100	100	70	68.6	74.4	74.4
	Medio día	66	60	44.8	36.8	32.7	32.7

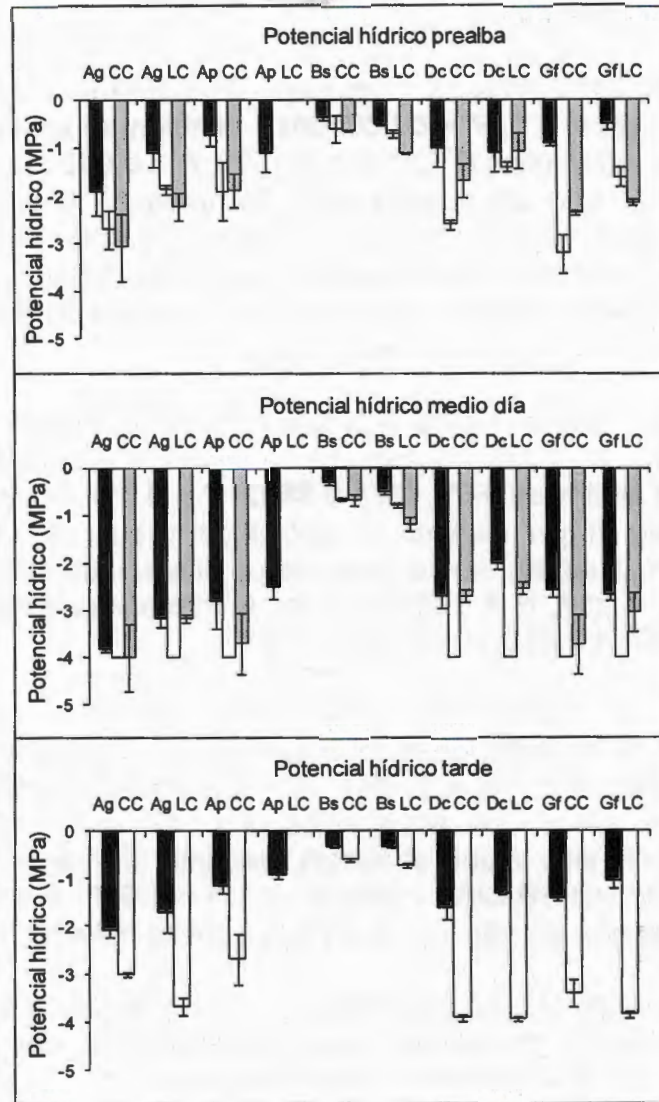


Figura 3.1 Potencial hídrico registrado para cinco especies de la selva seca en los dos sitios, durante la estación de lluvias (octubre 2004), nortes (febrero 2005), y secas (abril 2005) en Dzibilchaltún Yucatán. Ag: *A. gaumeri*, Ap: *A. paniculata*, Bs: *B. simaruba*, Dc: *D. cuneata*, Gf: *G. floribundum*, CC: sitio cercano al cenote, LC: sitio lejano al cenote, barras negras: lluvias, barras blancas: nortes, barras grises: sequía ($n = 4$, \pm error estándar).

Área Foliar Específica

A. gaumeri presentó una mayor SLA durante la estación seca ($F(1,12) = 1.1$, $P = 0.0000001$), también se encontraron diferencias entre sitios ($F(1,12) = 4.1796$, $P = 0.04354$), siendo mayor en el sitio LC (Figura 3.2). También se encontró un efecto significativo de la interacción estación – sitio ($F(1,12) = 40.965$, $P = 0.000001$) en la estación seca el SLA fue mayor en el sitio cercano al cenote, mientras que en la estación de lluvias el SLA fue mayor en el sitio lejano al cenote.

A. paniculata (Figura 3.2) presentó un SLA mayor en el sitio cercano al cenote que en el sitio lejano al cenote durante la estación de lluvias ($F(1,12) = 6.8802$, $P = 0.01$). *B. simaruba* presentó un mayor SLA en la época de sequía ($F(1,91) = 5.0623$, $P = 0.02686$), no se presentaron diferencias entre sitios ($F(1,91) = 1.258$, $P = 0.2649$), ni en la interacción estación – sitio ($F(1,12) = 2.452$, $P = 0.1208$).

En *G. floribundum* (figura 3.2) el SLA presentó diferencias entre estaciones, el mayor SLA se presentó en la estación seca ($F(1,12) = 81.611$, $P = 0.0000001$). También se encontraron diferencias entre sitios ($F(1,12) = 33.629$, $P = 0.0000001$) el sitio lejano al cenote presentó un mayor SLA, y en la interacción estación – sitio ($F(1,12) = 1.678$, $P = 0.001$), el SLA es mayor en sitio LC en las dos épocas del año.

Por último *D. cuneata* (figura 3.2) es la única especie que no presentó diferencias entre las estaciones del año ($F(1,12) = 3.709$, $P = 0.056944$), entre los sitios ($F(1,12) = 1.208$, $P = 0.2740$), ni en la interacción estación – sitio ($F(1,12) = 0.291$, $P = 0.5905$).

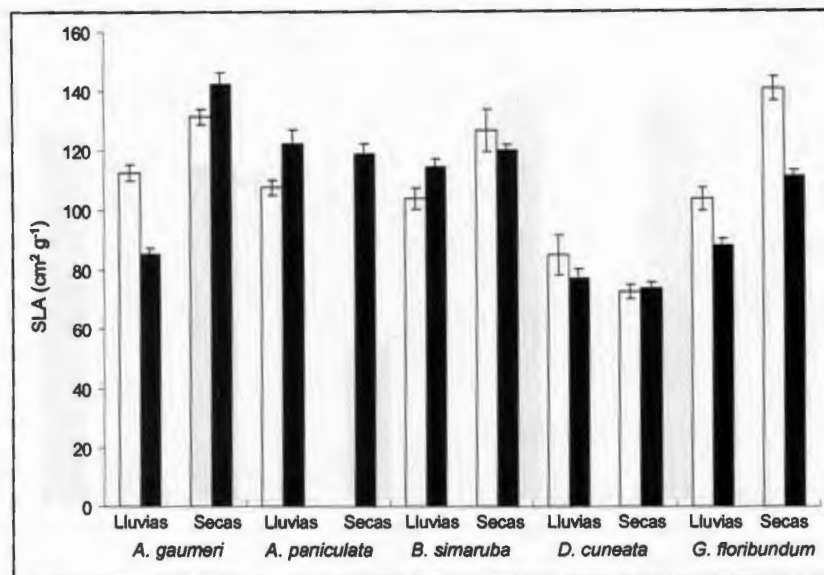


Figura 3.2 Área foliar específica (SLA) registrada para las cinco especies de estudio en la época de sequía (febrero 2005) y de lluvias (octubre 2005) en Dzibilchaltún, Yucatán. Barras blancas: sitio lejos del cenote, barras negras: sitio cercano al cenote ($n = 4$, \pm error estándar).

Densidad y Contenido Relativo de agua en la Madera

Los valores de densidad (Figura 3.3) obtenidos muestran que *B. simaruba* es la especie con menor densidad de madera ($CC = 0.30 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.005$, $LC = 0.32 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.007$). Valores de densidad intermedios se presentan en *D. cuneata* ($CC = 0.66 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.01$, $LC = 0.63 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.02$) y en *G. floribundum* ($CC = 0.65 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.08$, $LC = 0.73 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.02$). Las densidades más altas se presentaron en *A. gaumeri* ($CC = 0.78 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.01$, $LC = 0.77 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.02$) y en *A. paniculata* ($CC = 0.80 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.04$, $LC = 0.80 \text{ g cm}^{-3} \pm 0.03$). Ninguna especie presentó diferencias significativas entre sitios ($F \leq 6.2560$ (1,4), $P \geq 0.0666$ en todos los casos).

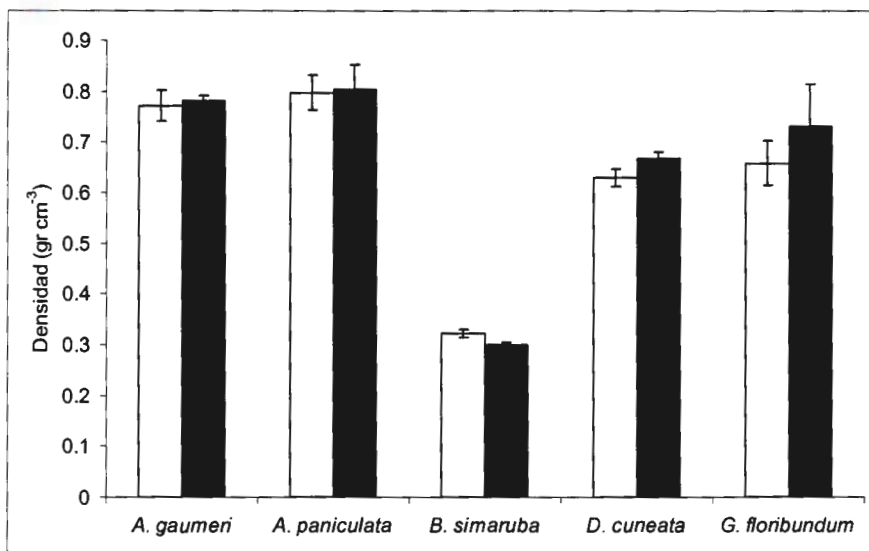


Figura 3.3 Densidad de madera registrada para las cinco especies de estudio en la época de lluvias (octubre 2005) en Dzibilchaltún, Yucatán. Barras blancas: sitio lejos del cenote, barras negras: sitio cercano al cenote, ($n = 3$, \pm error estándar).

Respecto al contenido relativo de agua en la madera (Figura 3.4) los valores más altos correspondieron a *D. cuneata* (CC = 70 % \pm 2 LC = 77 % \pm 11), la cual no presentó diferencias entre sitios ($F = 0.4402$ (1,4), $P = 0.5532$), y a *G. floribundum* (CC = 75 % \pm 0.066, LC = 67 % \pm 2.47), la cual presentó diferencias entre sitios ($F = 8.3436$ (1,4), $P = 0.0446$). Las tres especies caducifolias presentaron un menor contenido de agua: *A. gaumeri* (CC = 46 % \pm 1, LC = 42 \pm 5), *A. paniculata* (CC = 47 \pm 5, LC = 52 \pm 12) y *B. simaruba* (CC = 51 \pm 6.4, LC = 44 \pm 8.1). Ninguna de estas especies presentó diferencias significativas entre sitios ($F \leq 0.4229$ (1,4), $P \geq 0.5509$, en los tres casos).

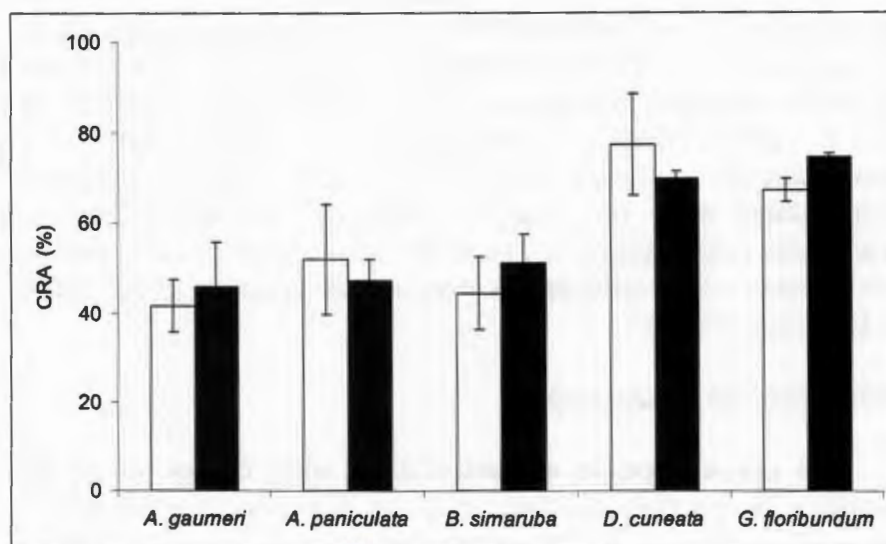


Figura 3.4 Contenido relativo de agua en la madera registrada para las cinco especies de estudio en la época de lluvias (octubre 2005) en Dzibilchaltún, Yucatán. Barras blancas: sitio lejos del cenote, barras negras: sitio cercano al cenote, ($n = 3$, \pm error estándar).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que las especies estudiadas se pueden dividir en dos grupos de acuerdo con sus estrategias para sobrevivir a las condiciones de sequía. En el primer grupo se encuentran las especies que presentan una estrategia de "escape" a la sequía (Levitt, 1980; Bradford & Hsiao, 1982), las especies caducifolias *Acacia gaumeri*, *Apoplanesia paniculata* y *Bursera simaruba*. En el segundo grupo se encuentran las especies resistentes a la sequía, las especies perennifolias *Diospyros cuneata* y *Gymnopodium floribundum*.

La densidad de la madera es un parámetro importante para identificar los grupos, dado que la densidad de madera está inversamente relacionada con la capacidad de almacenar agua en el tallo (Borchert, 1994b). El grado de desecación de los árboles y la tasa y tiempo de rehidratación varía

fuertemente con la disponibilidad de agua almacenada en el tronco (Borchert, 1994b). Dentro de las especies caducifolias es posible distinguir dos grupos de acuerdo con la densidad de madera: caducifolias de madera dura ($\sim 0.80 \text{ g cm}^{-3}$) y caducifolias de madera suave ($\sim 0.30 \text{ g cm}^{-3}$). En las especies perennifolias sólo es posible distinguir un grupo el de perennifolias de madera suave ($0.63 - 0.73 \text{ g cm}^{-3}$). Los grupos identificados corresponden a tres de los grupos propuestos por Borchert (1998).

Caducifolias de madera ligera.

La única especie encontrada en esta categoría es *B. simaruba*, se ha documentado que los tallos suculentos como los de *B. simaruba* tienen altos potenciales hídricos foliares (típicamente $> 1\text{MPa}$) durante la época de sequía, antes de la caída de hojas (Olivares & Medina, 1992, Borchert, 1994b). Esto coincide con los resultados obtenidos, ya que el Ψ_{md} de *B. simaruba* es $> -0.94 \text{ MPa}$ durante las tres estaciones (Figura 3.1), confirmando su capacidad para mantener un alto potencial hídrico aún en la época de sequía. También se ha encontrado una relación entre el potencial hídrico foliar mínimo y la densidad de la madera, en las especies con baja densidad de la madera el contenido de agua en el tallo y el potencial hídrico foliar es mayor (Schulze *et al.*, 1987; Borchert, 1994b).

El tiempo de vida útil de las hojas también está influenciado por el peso foliar específico (el cociente del peso seco foliar y el área foliar), el cual está relacionado de manera inversa con el área foliar específica; debido a que una especie con un área foliar específica mayor tendrá hojas con mayor contenido de agua que se deshidratarán más fácilmente. En las observaciones fenológicas realizadas en los individuos de estudio (capítulo 2), *B. simaruba* empieza a tirar hojas a inicios de la estación de nortes. La sensibilidad a la disminución en la disponibilidad de agua, es corroborada por el CRA obtenido a finales de la estación de lluvias (figura 3.4), en el cual *B.*

simaruba a pesar de ser la especie con menor densidad de madera y por lo tanto con mayor contenido de agua a saturación, registra valores de CRA similares a los obtenidos en las especies con alta densidad de madera. En otros estudios las hojas de *B. simaruba* se clasifican como mesomórficas y se ha documentado que tienen poca tolerancia a la sequía, por lo que *B. simaruba* pierde rápidamente las hojas a inicios de la estación seca (Olivares & Medina, 1992).

Caducifolias de madera dura

Dentro de este grupo se encuentran *A. gaumeri* y *A. paniculata*. El potencial hídrico presentó el valor más alto en el potencial prealba (Ψ_{pd}), el valor mínimo corresponde al potencial hídrico medido al medio día (Ψ_{md}), y el potencial hídrico medido al atardecer (Ψ_{ad}) presentó valores intermedios indicativos de una disminución en la transpiración diaria, y por ende de una recuperación en el potencial hídrico.

En ambas especies el potencial hídrico prealba (Ψ_{pd}), presentó diferencias estacionales, los valores más altos se presentaron en la estación de lluvias (*A. gaumeri* $\Psi_{pd} = -1.62$ MPa, *A. paniculata* $\Psi_{pd} = -0.95$ MPa). Sin embargo los valores obtenidos son menores a los obtenidos en otros estudios, en los cuales se ha reportado que las especies caducifolias a inicios de la estación de lluvias presentan valores de potencial hídrico prealba Ψ_{pd} de ~ -0.5 MPa (Bucci *et al.*, 2005, Sobrado & Cuenca, 1979). Estas diferencias pueden explicarse considerando que las mediciones realizadas en este estudio se efectuaron a finales de la estación de lluvias (octubre) cuando las lluvias han empezado a descender y las especies caducifolias, comúnmente poseen raíces superficiales y responden rápidamente a cambios en la humedad del suelo (Sobrado & Cuenca, 1979).

Las especies caducifolias de madera dura encontradas se caracterizan por ser deciduas a finales de la estación seca

(ver capítulo 2). El comportamiento decidido parece estar relacionado con la demanda evaporativa y la poca disponibilidad de agua en el suelo. Estos dos factores afectan de manera directa la permanencia de las hojas, pues ambas especies presentan hojas mesomórficas con altos valores de SLA (figura 3.2) y bajo peso específico.

En otras especies caducifolias de madera dura, se han encontrado hojas mesomórficas con moderada tolerancia a la sequía que pierden sus hojas después de 4 a 6 semanas sin lluvias (Olivares & Medina, 1992; Borchert, 1994b). Sin embargo *A. gaumeri* y *A. paniculata* presentan una alta tolerancia a la sequía y la senescencia de las hojas ocurre a finales de la estación seca, después de tres o más meses sin lluvias. Esto puede deberse a que ambas especies presentan hojas micrófilas de 0.33 cm² y 1.92 cm² de área, respectivamente. Se ha encontrado que una menor superficie foliar presenta una baja resistencia de la capa límite (esto es, una capa límite delgada), por lo que la transpiración está regulada en gran medida por la apertura y cierre estomático, ya que la demanda evaporativa es directamente percibida por los estomas (Meinzer *et al.*, 1993). Esta pequeña área foliar les permite reducir la transpiración en la estación seca, y de esta forma retardar la senescencia de las hojas. La pérdida de las hojas ocurre cuando no es posible mantener el suministro de agua a las mismas, y es necesario mantener un balance neto de carbono positivo o bien para prevenir la desecación y el daño potencial a estructuras permanentes (Reich & Borchert, 1982; Bullock & Solís-Magallanes, 1990).

En diversos estudios se ha reportado una correspondencia entre el potencial hídrico foliar, la densidad de la madera, la distribución de las especies en relación al acceso al manto freático, y los patrones de abscisión de las hojas (Reich & Borchert, 1984; Borchert, 1994a). En áreas donde el manto freático está muy profundo, las especies deciduas que mantienen sus hojas hasta entrada la época seca tienen un

potencial hídrico foliar mínimo extremadamente bajo ($\Psi_{md} < -3$ MPa) y una alta densidad de la madera ($> 8 \text{ g cm}^{-3}$) (Reich & Borchert, 1984; Borchert, 1994a). En este estudio encontramos el mismo patrón para la relación densidad de madera y potencial hídrico; *A. gaumeri* y *A. paniculata*, especies que presentaron Ψ_{md} menores a -3 MPa durante la época seca (figura 3.1), tuvieron una densidad de madera mayor a 8 g cm^{-3} (figura 3.3).

Perennifolias de madera suave

Dentro de este grupo se encuentra *D. cuneata* y *G. floribundum*. Este grupo comparte algunas características con las especies caducifolias de madera dura. El comportamiento estacional y diurno del potencial hídrico foliar es similar al obtenido en las especies caducifolias de madera dura.

A nivel estacional, el mayor potencial hídrico foliar se obtuvo en la estación de lluvias, y los menores en la estación de nortes y en la estación seca. En otros estudios se ha encontrado que las especies deciduas en la estación seca (deciduas de madera dura) y perennifolias presentan patrones de uso de agua parecidos durante la estación de lluvias (Holbrook *et al.*, 1995), este patrón también fue observado en las especies medidas. Sobrado & Cuenca (1979) encontraron que el potencial hídrico foliar prealba de algunas especies perennifolias en la estación de lluvias presentaron un potencial hídrico menor que el de las especies caducifolias. Un comportamiento similar también se observó en los meses de sequía (estación de nortes y estación seca), principalmente en *G. floribundum* la cual presentó valores de Ψ_{pd} (-1.6 a -3.2 MPa) menores a los obtenidos por las especies caducifolias de madera dura, *D. cuneata* presentó valores de Ψ_{pd} similares a los registrados por las especies caducifolias de madera dura. Aunque la reducción en el potencial hídrico foliar típicamente se ha asociado con un mayor déficit hídrico foliar, un potencial hídrico foliar bajo puede permitir el movimiento del agua desde

las raíces profundas y suelos secos hasta las hojas (Turner & Jones, 1980; Kramer, 1983), por lo que es posible que los potenciales hídricos foliares tan bajos en las especies perennifolias estudiadas, facilitaran la absorción del agua durante la estación seca.

Además, también se ha encontrado que las especies perennifolias presentan diferentes estrategias para controlar su potencial hídrico en cada estación. En la estación de lluvias presentan altos potenciales osmóticos y mayor elasticidad en las paredes celulares; mientras que en la estación seca presentan bajos potenciales osmóticos y mayor rigidez en las paredes celulares (Sobrado, 1986; Fanjul & Barradas, 1987).

En *D. cuneata* la esclerofilia de las hojas es otra característica que le permite soportar la sequía. Distintos autores han descrito características distintivas de las hojas de las especies perennifolias que habitan en selvas secas: son notablemente más densas que las de las especies caducifolias, poseen una cutícula más gruesa y textura coriácea (Marín & Medina, 1981, Sobrado, 1986, 1991; Goldstein *et al.*, 1989). *D. cuneata* presentó el menor SLA (figura 2.2), considerando la relación inversa que existe entre peso específico y área específica, podemos notar que es la que tiene el peso foliar específico más alto (142 g m^{-2}). Valores cercanos (131 g m^{-2}) de peso foliar específico se han reportado para especies perennifolias en las selvas secas de Venezuela (Sobrado, 1991). Diferencias en el peso específico foliar pueden influenciar las relaciones hídricas, por ejemplo en las selvas secas se han observado correlaciones positivas entre el peso foliar específico y la presión de turgencia a saturación (Sobrado, 1986; Fanjul & Barradas, 1987; Olivares & Medina, 1992).

Con respecto a la densidad de madera, ambas especies presentaron valores de densidad de madera intermedios entre las caducifolias de madera suave y las caducifolias de madera

dura (Figura 3.3). Los valores obtenidos coinciden con los obtenidos por Borchert (1994b) para las especies perennifolias de madera suave (0.6 a 0.8 g cm³). Esta densidad permite un alto contenido de agua a saturación, lo cual se ve corroborado por el alto contenido relativo de agua encontrado en la temporada de lluvias (Figura 4.3).

Los parámetros fisiológicos y morfológicos medidos permiten distinguir que existen tres estrategias para enfrentar la sequía de manera exitosa, estas son:

Caducifolias de madera ligera: *B. simaruba*, mantiene un alto potencial hídrico foliar a lo largo del año, presenta una baja densidad de madera, un tallo succulento, hojas mesófilas con una área foliar específica grande.

Caducifolias de madera dura: *A. gaumeri* y *A. paniculata*, toleran potenciales hídricos bajos, presentan una alta densidad de madera y un bajo contenido relativo de agua en el tallo, tienen hojas mesófilas, con un área foliar específica grande, presentan hojas muy pequeñas (micrófilas).

Perennifolias de madera suave: *G floribundum* y *D. cuneata* toleran un bajo potencial hídrico prealba facilitando la obtención de agua en las capas profundas del suelo, presentan una baja densidad de madera y alto contenido relativo de agua en el tallo.

REFERENCIAS

- Borchert, R. (1994a). *Water status and development of tropical trees during seasonal drought*, *Trees*, 8, 115-125.
- Borchert, R. (1994b). *Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees*, *Ecology*, 75, 1437-1449.
- Borchert, R. (1998). *Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes*. *Climatic change*, 39, 381-393.

- Bradford, K. J. and T. C. Hsiao (1982). "Physiological response to moderate water stress", in *Physiological Plant Ecology II*. vol. 12B, Lange O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond and H. Ziegler (eds). Springer-Verlag, Berlin. pp. 263-324.
- Bucci, J. S., G. Goldstein, F. C. Meinzer, A. C. Franco, P. Campanello and F. G. Scholz (2005). *Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees*. *Trees*, 19, 296-304.
- Bullock, S. H. and J. A. Solís-Magallanes (1990). *Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forests in México*, *Biotropica*, 22, 22-35.
- Dawson T. E. (1993). "Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition: perspectives on plant competition, distribution, and water relations", in *Stables isotopes in plant ecology*, Dawson T. E., S. Mambelli, A. H. Plamboeck, P. H. Templer, K. P. Tu, *Annual Review Ecology and Systematic*, 33, 507-59.
- Eamus D. and L. Prior (2001). *Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: Comparisons among phenologies*. *Advances in Ecological Research Vol. 32*, Academic Press, pp 114-197.
- Fanjul, L. and V. L. Barradas (1985). *Stomatal behavior of two heliophile understory species of a tropical deciduous forest in México*. *Journal of Applied Ecology*, 22, 943-954.
- Fanjul, L. and V. L. Barradas (1987). *Diurnal and seasonal variation in the water relations of some deciduous and evergreen trees of a deciduous dry forest of the western coast of México*. *Journal of Applied Ecology*, 24, 289-303.
- Goldstein, G., F. Rada, P. Rundel, A. Azocar and A. Orozco (1989). *Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous savanna trees*. *Annals of Forest Science*, 46, 4485-4535.
- Holbrook M. N., J. L. Whitbeck and H. A. Mooney (1995).

- "Drought response of neotropical dry forest trees", in *Seasonally dry tropical*, Boullock S. H., H. A. Mooney, E. Medina (eds). Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain. pp. 243-276.
- Jackson R. B., J. S. Sperry and T. E. Dawson (2000). *Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions*. Trends in Plant Science 5(11), 1360-1385.
- James S. A., F. C. Meinzer, G. Goldstein, D. Woodruff, T. Jones, T. Restom, M. Mejia, M. Clearwater and P. Campanello (2003). *Axial and radial water transport and internal water storage in tropical forest canopy trees*. Oecologia, 134, 37-45.
- Jones H. G. (1992). *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kramer, P. J., (1983). *Water relations of plants*. Academic Press, New York, 483 p.
- Larcher W. (1995). *Physiological plant ecology* 3^a ed. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany.
- Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, radiation, salt and other stresses*. Physiological Ecology series. Academic Press. New York.
- Marín, D. and E. Medina (1981). *Duración foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en árboles de un bosque muy seco tropical*. Acta científica Venezolana, 32, 508-514.
- Meinzer F. C., G. Goldstein, N. H. Hoolbrok, P. Jackson and J. Cavelier (1993). *Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree*. Plant Cell and Environment, 16(4), 429-436.
- Meinzer F. C., S. A. James, G. Goldstein and D. Woodruff (2003). *Whole – tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees*. Plant cell and environment, 26, 1147-1155.
- Olivares, E. and E. Medina (1992). *Water and nutrient relations of Woody perennials from tropical dry forest*. Journal Vegetation Science, 3, 383-392.

- Osmond C. B., K. Winter and S. B. Powles (1980). "Adaptative significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants", in *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Turner N. C. and P. J. Kramer, John Wiley & Sons, Inc. USA.
- Reich, P. B. and R. Borchert, (1984) *Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica*. Journal of Ecology 72, 61-74.
- Schulze, E. D., R. H. Robichaux, J. Grace, P. W. Rundel and J. R. Ehleringer (1987). *Plant water balance*. Bioscience 37, 30-37.
- Sobrado, M. A. (1986). *Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests*. Oecologia, 68, 413-416.
- Sobrado, M. A. and G. Cuenca (1979). *Aspectos del uso de agua de especies deciduas y siempreverdes en bosque seco tropical de Venezuela*. Acta Científica Venezolana, 30, 302-308.
- Sobrado, M. A., (1991). *Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species*. Functional Ecology, 5, 608-616.
- Tardieu, F. and T. Simonneau (1998). *Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviors*. Journal Experiment Botany, 49, 419-432.
- Turner, N. C., and M. M. Jones (1980). "Turgor maintenance by osmotic adjustment a review and evaluation", in *Adaptation of plants to water and high temperature stress*, Turner N. C. and P. J. Kramer (ed). John Wiley & Sons, New York, pp 87-103.
- Valencia, M. S. and J. H. Vargas (1997). *Método empírico para estimar la densidad básica en muestras de madera*. Madera y Bosques, 3 (1), 81-87.

Capítulo 4

Discusión General

Diversos estudios proponen que en las selvas secas los patrones fenológicos vegetativos están directamente relacionados con el estado hídrico de los árboles, el cual está determinado por la disponibilidad de agua en el suelo (Reich & Borchert, 1982, 1984; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994b). Las respuestas de las plantas a cambios en la disponibilidad de agua pueden ser diversas. A nivel estructural, abarcan cambios en características que permanecen relativamente constantes en el ciclo de vida de una planta, como los sistemas radicales o las propiedades hidráulicas del tallo. A nivel fisiológico, pueden ocurrir cambios en los parámetros que influyen en los patrones diarios de uso de agua como el potencial hídrico foliar, la conductancia estomática y la transpiración. A nivel fenológico, las plantas pueden alterar los patrones estacionales de actividad meristemática presentando una mayor actividad en la estación húmeda (Holbrook, *et al.*, 1995). En este estudio abarcamos parámetros de los tres niveles a fin de obtener una respuesta integral del efecto de la disponibilidad de agua. A nivel fenológico se determinó los patrones fenológicos foliares y reproductivos (floración y fructificación), a nivel fisiológico los patrones estacionales en el potencial hídrico foliar y a nivel estructural el área foliar específica, la densidad del tallo y el contenido de agua en el tallo.

De acuerdo con los patrones de fenología foliar (tiempo de producción y pérdida de hojas) y el tiempo en que ocurre la floración y fructificación, y con las características estructurales analizadas identificamos tres patrones característicos para las especies estudiadas. Caducifolias de madera dura (*A. gaumeri* y *A. paniculata*) con producción de hojas en primavera al inicio de la temporada de lluvias (mayo y junio), pérdida de hojas en la estación durante los meses más secos y cálidos (marzo a

mayo), y floración a inicios de la estación de lluvias. Caducifolias de madera suave (*B. simaruba*) con producción de hojas en primavera a inicios de la estación de lluvias (mayo y junio), pérdida de hojas en la estación seca y fría (estación de nortes de noviembre a febrero), y floración en la estación seca (marzo). Perennifolias de madera suave (*D. cuneata* y *G. floribundum*) que realizan el recambio de hojas en verano (junio-julio) cuando las lluvias son constantes y pierden parcialmente las hojas en la estación seca (diciembre-mayo). Los grupos identificados coinciden con los tipos funcionales propuestos por Borchert (1998): caducifolias de madera ligera, caducifolias de madera dura, perennifolias de madera suave.

Caducifolias de madera suave

La única especie encontrada en esta categoría es *B. simaruba* (Figura 1.4). De acuerdo con los patrones fenológicos registrados en los dos años de estudio (febrero 2004 - enero 2006), *B. simaruba* empieza a perder hojas desde el mes de noviembre, una vez que la temporada de lluvias ha terminado, la pérdida de hojas es gradual y culmina en la sequía. Esta especie puede permanecer sin hojas de 1 a 2 meses (temporada 2004 marzo y abril, temporada 2005 marzo; Figura 1.4) dependiendo de la intensidad de la época seca y del inicio de las lluvias, obteniendo una cobertura foliar total después que ha ocurrido su floración y fructificación. Este patrón también se ha encontrado en las selvas de Costa Rica, en donde se ha reportado que la transpiración disminuye antes de que *B. simaruba* pierda sus hojas, la pérdida total de hojas permite un incremento en el contenido de agua en el tallo, esta rehidratación permite que la especie florezca en la época seca (Reich & Borchert, 1984). Nilsen *et al.* (1990) encontraron que la reducción en la transpiración se consigue por la combinación de un fuerte control estomático y la contribución potencial de agua almacenada en el tallo, la cual puede actuar como amortiguador en el estatus hídrico de la planta. Se ha reportado que varias especies utilizan partes del tallo para almacenar

agua (Daubenmire, 1972; Schulze *et al.*, 1988; Hoolbrok & Sinclair, 1992). En el caso de *B. simaruba* la presencia de un almacén de agua en el tallo se infiere de la baja densidad en la madera (Figura 3.3) y el mantenimiento de altos potenciales hídricos al mediodía en el año (Figura 3.1). Schulze *et al.* (1988) y Borchert (1994b) reportaron una relación entre el potencial hídrico foliar mínimo y la densidad de madera, en las especies con baja densidad de la madera el contenido de agua en el tallo y el potencial hídrico foliar es alto.

Caducifolias de madera dura

Dentro de este grupo se encuentran *A. gaumeri* y *A. paniculata*, las cuales pierden sus hojas de 1 a 3 semanas en la temporada seca del año (Figura 2.4). Este comportamiento parece estar relacionado con la demanda evaporativa y la poca disponibilidad de agua en el suelo (Figura 2.2). Se ha encontrado que la pérdida de hojas cuando no es posible mantener el suministro de agua a las hojas, ayuda a mantener un balance neto de carbono positivo o bien a prevenir la desecación y el daño potencial a estructuras permanentes (Reich & Borchert, 1982, Bullock & Solís-Magallanes, 1990).

La floración en estas especies ocurre en la estación de lluvias, una vez que los árboles se han rehidratado completamente, pues las flores requieren una gran inversión de agua, debido a la transpiración de las mismas (Daubenmire, 1972; Bullock & Solís-Magallanes, 1990).

Al igual que en el grupo de caducifolias de madera suave también se observa una correspondencia entre el potencial hídrico foliar y la densidad de madera. *A. gaumeri* y *A. paniculata*, especies que presentan potenciales hídricos foliares a medio día, menores a -4 MPa durante la época seca (Figura 3.1), tienen una densidad de madera mayor a 8 g cm⁻³. (Figura 3.3).

Perennifolias de madera suave

La especies perennifolias de madera suave (*G. floribundum*, *D. cuneata*) se caracterizan por disminuir su actividad vegetativa durante la estación seca e incrementarla durante la estación de lluvias.

G. floribundum, se caracteriza por disminuir su actividad vegetativa durante la estación seca e incrementarla durante la estación de lluvias, su cobertura foliar empieza a disminuir en el mes de diciembre (Figura 2.4), dos meses después de registrarse lluvias abundantes (Figura 2.3b), pero nunca las pierde totalmente. La producción de las hojas ocurre rápidamente después de las lluvias esporádicas de la época seca, sin embargo, si no ocurre otra precipitación, las nuevas hojas son desechadas. Este comportamiento encaja dentro de la hipótesis de compromiso propuesta por Reich & Borchert (1984) quienes plantean que existe un compromiso entre la oportunidad de producir nuevas hojas y el alto riesgo de perderlas después de pequeñas lluvias aisladas y subsecuentes periodos de sequía. Es por este compromiso que *G. floribundum* puede llegar a ser brevidecdua o caducifolia, dependiendo de la intensidad de la época seca. En un bosque seco de Belice esta especie se ha reportado como una especie decidua debido a que en algunos sitios llega a perder completamente las hojas por un breve periodo de tiempo en la época seca (Sayer & Newbery, 2003). La floración ocurre en la época seca y necesita de una ligera rehidratación, la cual se da por las lluvias aisladas de al menos 5mm; las flores las produce 2 a 3 días después de una precipitación registrada en la estación seca (Figura 1.4). Esto implica que la expansión de las hojas ocurre simultáneamente con la floración, lo cual es posible en algunas especies cuando las condiciones ambientales y fisiológicas promueven simultáneamente el crecimiento y la reproducción (Borchert, 1994b). Algunos individuos presentaron tres fenofases simultáneamente, foliación, floración y fructificación, condición que es facilitada

porque sus pequeños frutos (4-5 mm de largo, 2-3 mm de grosor; Ortiz, 1994), no requieren de una gran inversión de energía para su formación, dado que su endospermo es muy pequeño.

D. cuneata es la especie que conserva mayor cobertura foliar (> 40%, Figura 1.4) durante la estación seca. Por lo que es posible que haga uso de reservas internas y por esta razón pueda mantenerse activa a lo largo de la época seca. La floración ocurre a finales de la época seca y principios de la época de lluvias, pues requiere de un buen estado hídrico para la culminación de la misma, dado que al igual que *B. simaruba* (caducifolia madera suave) presenta un fruto tipo baya, por lo que el desarrollo de los frutos requiere de varios meses hasta su maduración (Figura 1.4).

Las especies perennifolias y las caducifolias de madera suave florecen en la estación seca. Florecer en la estación seca puede proporcionarles algunas ventajas, como evitar la competencia por polinizadores. En Yucatán se ha reportado que las abejas nativas (*Melipona beechei*) y otras especies de abejas introducidas son polinizadores generalistas que visitan todas las especies arbóreas (Porter-Bolland, 2003). En el caso específico de *G. floribundum* los lugareños la reconoce como una especie muy importante en la producción de miel, esto representa una evidencia del papel de las abejas como polinizadoras de esta especie. Por lo que florecer en la estación seca con espaciamiento temporal de las especies que florecen en la estación de lluvias, les asegura tener una gran cantidad de polinizadores.

Durante la estación seca, las especies perennifolias y las caducifolias de madera dura comparten algunas características; entre estas tenemos, el bajo potencial hídrico, *G. floribundum* y *D. cuneata* se encuentran entre las especies que presentan un $\Psi_{md} < -3$ MPa, en la estación seca (Figura 3.1). Con respecto a la densidad de madera, ambas especies

presentan una densidad de madera de $\sim 0.7 \text{ g cm}^3$, de acuerdo con Borchet (1994b) las especies perennifolias con una densidad de entre 6 a 8 g cm^3 , se consideran como especies con densidad de madera suave, esta densidad permite un alto contenido de agua a saturación. Estas características son complementadas con la clasificación de Turner (1986), la cual considera que las plantas tolerantes son aquellas capaces de tolerar potenciales hídricos bajos, aunque el mecanismo que permite esta tolerancia, ajuste osmótico o cambios en el módulo de elasticidad, aún no se ha determinado.

Se ha encontrado que las especies perennifolias pueden manejar ambos mecanismos, tener un alto potencial osmótico y una alta elasticidad en la pared celular durante la época de lluvias, y presentar bajos potenciales osmóticos y mayor rigidez durante el periodo seco (Sobrado, 1986; Fanjul & Barradas, 1987). Otro factor importante en el hábito perennifolio es la presencia de hojas esclerófilas, diversos estudios reportan que la presencia de hojas esclerófilas y de textura coriácea, con una cutícula gruesa disminuye la pérdida de agua por transpiración (Marín & Medina, 1981), por lo que estas características son distintivas de las especies perennifolias que habitan en selvas secas (Sobrado, 1979, 1986, 1991; Goldstein *et al.*, 1989)

Influencia del sitio

La influencia del sitio se refleja en el tiempo de abscisión foliar, pues las hojas son retenidas durante un mayor tiempo en el sitio CC (Figura 4). En la mayoría de los estudios fenológicos se reporta una gran variación intra e inter específica en el tiempo de abscisión foliar, (Daubenmire, 1972; Frankie *et al.*, 1974; Opler *et al.*, 1980; Reich & Borchert, 1982; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994 a, b). Estas diferencias se identifican fácilmente en la alta asincronía en los valores de pérdida de cobertura foliar entre sitios, principalmente en el caso de *A. gaumeri*, *A. paniculata* y *D. cuneata* (Tabla 2.2). Sin

embargo en todos los casos se observa una mayor sincronía entre individuos conoespecíficos coocurrentes. Esta respuesta puede ser el reflejo de diferencias individuales en la disponibilidad de agua, acceso y transporte de agua almacenada en las capas profundas del suelo y la sensibilidad de las especies a tolerar el estrés hídrico (Reich & Borchert, 1982, 1984; Bullock & Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994b).

En los sitios de estudio encontramos diferencias de profundidad en el manto freático (Figura 1.3), en el sitio CC el manto freático es más superficial (aproximadamente 2.5 m). Se ha encontrado que las reservas de agua subterráneas disponibles para las raíces, pueden ser inferidas de la topografía del sitio, la fenología y las relaciones hídricas (Borchert, 1994a). De forma directa, el acceso de las plantas a fuentes de agua subterránea se puede determinar empleando isótopos de oxígeno. En un estudio realizado en Yucatán se demostró que, a pesar de la alta pedregosidad de los suelos, individuos de *Brosimum alicastrum* pueden obtener agua de la roca caliza a una profundidad de 2.5m, ya que a pesar de la alta pedregosidad de los suelos, pues las raíces logran penetrar en las rocas por las fisuras y pequeños huecos intersticiales hasta las capas más profundas y húmedas (Querejeta *et al.*, 2006). En este caso la abscisión foliar está relacionada con la disponibilidad de agua en el suelo y con la caída en el potencial hídrico del xilema, los cuales son reflejo de las condiciones de humedad entre sitios. Por lo que podemos inferir, que el registro de un mayor porcentaje foliar en la época seca encontrado en el sitio CC indica un mejor estado hídrico, esto respalda nuestra hipótesis de que los árboles ubicados en el sitio CC tienen una mayor disponibilidad de agua.

Posibles respuestas al cambio climático

Entender las causas y las respuestas de los patrones fenológicos, puede ayudar a predecir las respuestas que ocurrirán a nivel de especie o comunidad debido al cambio climático (VanVliet & Schwartz, 2002, Chapman *et al.*, 2005). Las predicciones del cambio climático estiman una disminución en la precipitación de 250 a 150 mm año⁻¹, en el sur de México y Centroamérica aunado a un incremento en la temperatura media de 1.4 a 5.8 °C (IPCC, 2007).

Considerando que la disponibilidad de agua es el parámetro más importante en la fenología de las especies estudiadas, podemos esperar que los periodos deciduos se prolonguen, acortando los periodos de producción de hojas, y modificando los periodos de producción de flores y frutos. Los retrasos o adelantos en los ciclos fenológicos (foliación, floración y fructificación) de las especies pueden producir asincronías en las interacciones entre las especies y sus polinizadores, dispersores o con sus herbívoros alterando la estructura de la comunidad (Reich & Borchert, 1982, Peñuelas *et al.*, 2004).

Un ejemplo del efecto de las lluvias y sequías irregulares se presentó en la temporada 2005, cuando se registró una lluvia superior a 30 mm en la segunda semana de marzo, y la estación de lluvias inició en el mes de mayo cuatro semanas antes que en la estación 2004 (Figura 2.1). Este adelanto en la precipitación originó que *A. paniculata*, *A. gaumeri* y *B. simaruba* iniciaran la producción de primordios foliares y la expansión de las hojas en la tercera semana de marzo. Sin embargo, la alta humedad en un periodo tradicionalmente considerado como seco, provocó un incremento en la población de orugas en abril y mayo, las cuales se alimentaron de las hojas de *A. paniculata*, *A. gaumeri* y en menor medida de *B. simaruba* (obs. pers.). El efecto de la herbivoría se percibe en las fluctuaciones de la cobertura foliar durante abril y mayo

2005 (figura 2.4), llegando incluso a una defoliación total en *A. gaumeri* y *A. paniculata*. El impacto diferencial de la herbivoría puede explicarse considerando que *A. gaumeri* y *A. paniculata* pertenecen a la familia de las Fabáceas, por lo que la concentración de nitrógeno foliar debe ser mayor. Existe evidencia de que la concentración de nitrógeno en las hojas está positivamente correlacionada con los niveles de herbivoría (Coley & Kursar, 1996; Campo & Dirzo, 2003). El efecto de la herbivoría se tradujo en menor floración y fructificación en *A. gaumeri* y una ausencia de floración y fructificación en *A. paniculata*, durante la temporada 2005 (Figura 2.4). Este comportamiento puede explicarse considerando que a nivel comunitario en las selvas secas, se ha encontrado que la periodicidad de la floración está fuertemente vinculada con la fenología vegetativa (Borchert *et al.*, 2004).

Por lo que los sitios cercanos a los cenotes funcionan como fuentes de agua, dada la mayor disponibilidad de agua en las capas profundas del suelo, y en un futuro podrían amortiguar localmente los efectos del cambio climático en las comunidades.

CONCLUSIONES

- Las especies caducifolias presentan una estrategia de escape para resistir la época seca sin importar la duración de dicha época.
- Las especies perennifolias se pueden considerar como especies tolerantes a la sequía, ya que recurren a mecanismos de control para resistir la época seca manteniendo una cobertura foliar.
- Las especies estudiadas pueden clasificarse en 4 tipos funcionales de acuerdo con los patrones fenológicos, las características fisiológicas y estructurales.

- Caducifolias de madera ligera: *B. simaruba*, pierde hojas para rehidratarse y favorecer la floración en la época seca; mantiene su potencial hídrico foliar constante a lo largo del año, presenta una baja densidad de madera y un tallo succulento, hojas mesófilas con una área foliar específica grande.
- Caducifolias de madera dura: *A. gaumeri* y *A. paniculata*, durante la época seca recurren a la reducción del potencial hídrico para retener las hojas durante un mayor tiempo, pierden las hojas a finales de la estación seca, florecen y fructifican durante la época de lluvias. Presentan una alta densidad de madera y un bajo contenido relativo de agua en el tallo. Tienen hojas mesófilas, con un área foliar específica grande, presentan hojas muy pequeñas (micrófilas), su tamaño pueden ayudar a disminuir la transpiración en la época seca.
- Perennifolias de madera suave: *G. floribundum* y *D. cuneata* conservan sus hojas durante la época seca, mantienen un bajo potencial hídrico prealba facilitando la obtención de agua en las capas profundas del suelo, florecen en la estación seca y para su fructificación requieren de una rehidratación. Presentan una baja densidad de madera, alto contenido relativo de agua en el tallo, área foliar específica variable (*G. floribundum* alta, *D. cuneata* baja). *D. cuneata* presenta modificaciones en las hojas para evitar la pérdida de agua (hojas esclerófilas de alto peso específico).
- De acuerdo con las diferencias obtenidas en los patrones fenológicos foliares y reproductivos, es posible que en el sitio cercano al cenote las especies, principalmente las perennifolias, puedan acceder al agua subterránea ya que ésta se encuentra a menor profundidad.

PERSPECTIVAS

Las selvas secas de México se han identificado como ecorregiones prioritarias para la conservación. Específicamente, la península de Yucatán posee una de las selvas secas con distribución continua más importantes a nivel mundial. Por lo que es necesario implementar medidas adecuadas que aseguren su conservación a largo plazo. El conocimiento de los patrones fenológicos, de los parámetros fisiológicos y estructurales, en las especies locales y/o grupos funcionales ayuda a entender el funcionamiento de estas comunidades. Las observaciones fenológicas son una valiosa fuente de información para investigar las relaciones entre la variación climática y el desarrollo vegetal, por lo que entender esta relación permitirá que los datos fenológicos proporcionen información acerca de las condiciones climáticas o a la inversa.

En la península de Yucatán existen reportes aislados de observaciones fenológicas, y algunos estudios fenológicos principalmente enfocados a especies melíferas. Este trabajo constituye el primer reporte que relaciona los patrones fenológicos foliares y reproductivos y parámetros fisiológicos. A pesar del reducido número de especies estudiadas, logramos identificar y caracterizar tres de los grupos funcionales característicos de las selvas secas: caducifolias de madera suave, caducifolias de madera dura y perennifolias de madera suave.

Los cambios ambientales (reducción en la precipitación e incremento de temperatura) esperados como efecto del cambio climático afectarán de forma diferente a los grupos determinados. Es posible que efectos a corto plazo sean observados en las especies caducifolias de madera dura, las cuales dependen principalmente del agua de capas

superficiales del suelo, por lo que un aumento o decremento en las precipitaciones podría modificar los patrones fenológicos, acortando o alargando la estación de crecimiento y retrasando o adelantando la floración y la fructificación. En las especies con tallo suculento, como las perennifolias de madera suave y caducifolias de madera suave, las cuales pueden acceder a aguas de capas profundas, el efecto de los cambios en precipitación puede darse sólo a largo plazo.

Sin embargo hacen falta estudios fenológicos a largo plazo y sobre un mayor número de especies, así como la caracterización fisiológica de dichas especies, a fin de identificar y caracterizar adecuadamente a la totalidad de los grupos funcionales locales.

REFERENCIAS

- Borchert R., S. A. Meyer, R. S. Felger and L. Porter-Bolland (2004). *Environmental control of flowering periodicity in Costa Rican and Mexican tropical dry forests*. *Global Ecology Biogeography*, 13, 409-425.
- Borchert, R. (1994a), *Induction of rehydration an budbreak by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in Costa Rica*. *Trees*, 8,198-204.
- Borchert, R. (1998). *Responses of tropical trees to rainfall seasonality and its long-term changes*. *Climatic change*, 39, 381-393
- Borchert, R., (1994b). *Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees*. *Ecology*, 75,1437-1449.
- Bullock S. H. and A. Solís-Magallanes (1990). *Phenology of canopy trees of a tropical deciduos forest in Mexico*. *Biotropica*, 22(1), 22-35.
- Campo, J. and Dirzo R (2003). *Leaf quality and herbivory response to soil nutrient addition in secondary tropical*

- dry forests of Yucatan, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 19, 525-530.
- Chapman C. A., L. J. Chapman, T. T. Struhsaker, A. M. Zanne, C. J. Clark and J. R. Poulsen (2005). *A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change*. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 31-45.
- Coley, P. D. and T. A. Kursar (1996). "Antiherbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs", in *Tropical forest plant ecophysiology*. Smith A. P., S. S. Mulkey and R. L. Chazdon (eds). Chapman & Hall, NY, USA. pp. 305-336.
- Daubenmire, R. (1972). *Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northeastern Costa Rica*. *Journal of Ecology*, 60, 147-170.
- Fanjul, L. and V. L. Barradas (1987). *Diurnal and seasonal variation in the water relations of some deciduous and evergreen trees of a deciduous dry forest of the western coast of México*. *Journal of Applied Ecology*, 24, 289-303.
- Frankie G. W., H. G. Baker and P. A. Opler (1974). *Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica*. *Journal of ecology*, 62, 881-919.
- Goldstein, G., F. Rada, P. Rundell, A. Azocar and A. Orozco (1989). *Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous savanna trees*. *Annals Science Forest*, 46 (supplement 2), 448s-453s.
- Holbrook M. N. and T. R. Sinclair (1992). *Water balance in the arborescent palm, Sabal palmetto. Transpiration and stem water storage*. *Plant Cell and Environment*, 15, 401-409.
- Holbrook M. N., J. L. Whitbeck and H. A. Mooney (1995). "Drought response of neotropical dry forest trees", in *Seasonally dry tropical*, Boullock S. H., H. A. Mooney, E. Medina (eds). Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain. pp. 243-276.

- IPCC (2001). *Cambio climático 2001: resumen para responsables de políticas*. V reunión plenaria del IPCC. Wembley, UK.
- Levitt, J. (1980). *Responses of Plants to Environmental Stresses. Water, radiation, salt and other stresses*. Physiological Ecology series. Academic Press. New York.
- Marín, D. and E. Medina (1981). *Duración foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en árboles de un bosque muy seco tropical*, Acta Científica Venezolana 32, 508-514.
- Nilsen, E. T., M. Sharifi, P. W. Rundel, I. N. Forseth and J. R. Ehleringer (1990). *Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California*. Oecologia, 8, 299-303.
- Opler, P. A., G. W. Frankie and H. G. Baker (1980). *Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet, and dry forest in the lowlands of Costa Rica*. Journal of Ecology, 68,167-188.
- Ortiz, J. J., (1994). Etnoflora Yucatanense: Polygonaceae, Universidad de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 10, 38 - 41.
- Peñuelas, J, S. Sabaté, I. Filella and C. Gracia (2004). "Efectos del cambio climático sobre ecosistemas terrestres: observación, experimentación y simulación", in *Ecología del bosque mediterráneo en un bosque cambiante*. Valladares F. (ed). EGRAF, Madrid, España.
- Porter–Bolland, L. (2003). *La apicultura y el paisaje maya. Estudio sobre la fenología de floración de las especies melíferas y su relación con el ciclo apícola en La Montaña, Campeche, México*. Mexican Studies / Estudios Mexicanos 19, 303-330.
- Querejeta J. I., H. Estrada-Medina, M. F. Allen, J. J. Jiménez-Osornio and R. Ruenes (2006). *Utilization of bedrock water by Brosimum alicastrum trees growing on shallow soil atop limestone in dry tropical climate*. Plant Soil, 287, 187-197.

- Reich, P. B. and R. Borchert (1982). Phenology and Ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63, 294-299.
- Reich, P. B. and R. Borchert (1984). *Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in lowlands of Costa Rica*. *Journal of Ecology*, 72, 61-74.
- Sabaté, S., C. Gracia and A. Sánchez (2002). *Likely of climate change on grown in Quercus ilex, Pinus pinaster, Pinus silvestris, and Fagus sylvatica forests in the Mediterranean region*. *Forests. Ecology and Management*,. 162, 23-37.
- Sayer, E. J. and D. M. Newbery (2003). *The role of tree size in the leafing phenology of a seasonally dry tropical forest in Belize, Central America*. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 539-548.
- Schulze, E. D., H. A. Mooney, S. H. Bullock and A. Mendoza (1988). *Water contents of wood of tropical deciduous forest species during the dry season*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 48, 113-118.
- Sobrado M. A. and G. Cuenca (1979). *Aspectos del uso de agua de especies decíduas y siempreverdes en un bosque seco tropical de Venezuela*. *Acta Científica Venezolana*, 30, 302-308.
- Sobrado, M. A. (1986). *Aspects of tissue water relations and seasonal changes of leaf water potential components of evergreen and deciduous species coexisting in tropical dry forests*. *Oecologia*, 68, 413-416.
- Sobrado, M. A. (1991). *Cots – Benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species*. *Functional Ecology*, 5, 608-616.
- Turner, N. C. (1986). *Adaptation to water deficits: a changing in perspective*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 13, 175-190.
- Van Vliet, A. J. H. and M. D. Schwartz (2002). *Phenology and climate: the timing of life cycle events as indicators of climate variability and change*. *International Journal of Climatology*, 22, 1713-1714.

