



Casa abierta al tiempo

# Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa

**“Anatomía funcional del xilema secundario de *Alvaradoa  
amorphoides* Liebm. (Picramniaceae) del Estado de  
Morelos, México”.**

## **TESIS**

Que para obtener el grado de:

**Maestro en Biología**

Presenta:

**Gilberto Alemán Sancheschúlz.**

Comité tutorial:

Codirectores: Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías.

Dr. Pedro Luis Valverde Padilla.

Asesora: M. en C. Irma Reyes Jaramillo.

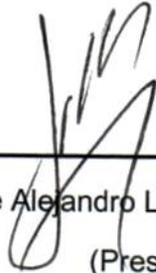
México D. F., Diciembre de 2011.

**"La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón Nacional de Posgrados de Calidad del CONACyT".**

El jurado designado por la **Comisión Académica de la Maestría en Biología** aprobó la tesis que presenta:

Biól. Gilberto Alemán Sancheschúlz.

El día 8 de Diciembre de 2010.



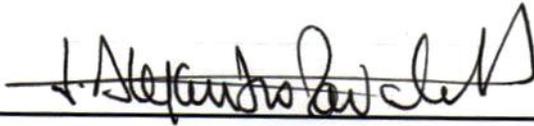
---

Dr. Jorge Alejandro López-Portillo Guzmán.  
(Presidente)



---

Dr. Pedro Guillermo Ángeles Álvarez.  
(Secretario)



---

Dr. José Alejandro Zavala Hurtado.  
(Vocal)



---

Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías.  
(Vocal)

## **Dedicatorias.**

Esta tesis la dedico la memoria de mi abuela:

María Luisa Díaz González (q.e.p.d.).

A mi padre:

Gilberto Aléman Díaz.

A mi compañera:

Berenice Jarquin Pacheco.

A mi madre:

Norma Elizabeth Sancheschulz Harp.

A mis hermanos:

Alejandro y Natalia.

A mi abuelo:

Gilberto Alemán Alemán.

A mis tíos y tías.

A mis estimadísimos compañeros y colegas:

Ana, Alejandra, Noé, José Luis, Edith, Denise, Sofía y Julieta.

A mis profesores:

Alejandra, Pedro Luis e Irma.

## **Agradecimientos.**

Quiero agradecer a mi padre, por ser mi amigo, por siempre apoyarme, por darme ánimos, por siempre tener las respuestas, porque sin él nada de esto sería posible.

Agradezco a mi abuela, porque en gran medida le debo ser quien soy.

Le doy las gracias a Berenice, por tantas horas de trabajo, por su dedicación y esfuerzo que hicieron el trabajo de esta tesis posible. Le agradezco también por su presencia, que enriquece mi vida.

Como honor a quien honor merece, un agradecimiento muy especial a la Dra. Alejandra Quintanar Isaías, por ser una gran profesora, investigadora, colega y persona; por siempre estar ahí, por todo el trabajo, por aportarme conocimientos, recursos y hasta su casa para la realización de esta investigación.

Agradezco también al maravilloso equipo de trabajo con el que conté a lo largo de estos dos años: Ana, Ale y Noé... muchas gracias.

También quiero agradecer a los miembros de mi comité tutorial por su paciencia, aportaciones y correcciones.

Agradezco a los miembros del jurado por el tiempo invertido en la revisión de este escrito, por sus valiosas aportaciones, y sobre todo por aguantarme con mis prisas.

Finalmente quiero agradecer a Doña Zoila, Don Guile, Oswaldo e Hipólito, por recibirnos en su casa, por toda la ayuda prestada, pero sobre todo por su gran calidad humana.

# Índice General.

Índice de tablas figuras y ecuaciones.....	9
Tablas.....	9
Figuras.....	9
Ecuaciones.....	10
Resumen.....	12
Abstract.....	13
Introducción.....	14
Antecedentes.....	17
1. Agua y el estatus hídrico.....	17
2. Estrés hídrico y el fenómeno de cavitación.....	18
3. Anatomía de la madera, índices fisiológico-anatómicos y resistencia a la cavitación.....	21
4. El continuo suelo-planta-atmósfera (CSPA).....	25
5. Adaptaciones al estrés hídrico.....	26
Justificación.....	28
Hipótesis.....	30
Objetivos generales.....	31
Objetivos particulares.....	31
Materiales y Métodos.....	32
1. Especie de estudio.....	32
2. Sitio de estudio.....	35
3. Anatomía de la madera e índices fisiológico-anatómicos.....	38
3.1. Descripción anatómica y cálculo de la gravedad específica de la madera.....	38
3.2. Cálculo de los índices fisiológico-anatómicos.....	39
4. Experimento de deshidratación, curva de vulnerabilidad y resistencia a la cavitación.....	40
5. Dinámica anual del estatus hídrico, del embolismo anatómico y del embolismo fisiológico.....	44
5.1. Estatus hídrico.....	44
5.2. Embolismo anatómico y embolismo fisiológico.....	50
6. Análisis del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera.....	50
6.1. Potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ).....	50
6.2. Potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_{atm}$ ).....	52

6.3.	Construcción del gradiente de presiones del CSPA.....	53
<b>7.</b>	<b>Movimiento foliar, medición del ángulo de apertura foliar.....</b>	<b>53</b>
<b>Resultados.</b>	<b>.....</b>	<b>56</b>
<b>1.</b>	<b>Anatomía de la madera e índices fisiológico-anatómicos.....</b>	<b>56</b>
1.1.	Descripción de la anatomía microscópica de la madera de <i>A. amorphoides</i> .....	56
1.2.	Índices fisiológico-anatómicos.....	58
<b>2.</b>	<b>Curva de vulnerabilidad y resistencia a la cavitación. ....</b>	<b>59</b>
<b>3.</b>	<b>Dinámica anual del embolismo anatómico, el embolismo fisiológico y el estatus hídrico. ....</b>	<b>61</b>
3.1.	Embolismo anatómico: diferencias anuales del número de vasos bloqueados por aire (V.A.), vasos funcionales (V.F.) y vasos bloqueados por gomas o tílides (V.G.T.).....	61
3.2.	Embolismo anatómico, diferencias del número del número de vasos bloqueados por aire (V.A.), vasos funcionales (V.F.) y vasos bloqueados por gomas o tílides (V.G.T.), por temporada (secas y lluvias) y por condición natural (sol y sombra).	62
3.3.	Embolismo fisiológico: cambios anuales de la pérdida de conductividad hidráulica. ....	63
3.3.1.	Embolismo fisiológico, diferencias del PLC entre temporadas (secas y lluvias) y entre condiciones naturales (sol y sombra).....	64
3.4.	Relación entre el embolismo anatómico y el embolismo fisiológico.....	65
3.5.	Estatus hídrico: dinámica anual y diferencias entre condiciones naturales (sol y sombra). ....	65
3.5.1.	Diferencias por mes de colecta entre condiciones naturales (sol y sombra) y entre temporadas (lluvias y secas).....	72
3.5.2.	Relaciones entre los elementos del estatus hídrico.....	74
<b>4.</b>	<b>Análisis del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera (CSPA), por condición natural (sol y sombra).....</b>	<b>74</b>
<b>5.</b>	<b>Ángulo de apertura foliar. ....</b>	<b>77</b>
5.1.	Dinámica anual de los ángulos de apertura foliar. ....	77
5.2.	Diferencias entre meses de colecta, entre temporadas (lluvias y secas) y entre condiciones naturales (sol y sombra).....	79
5.3.	Correlaciones entre los elementos del continuo suelo-planta-atmósfera, del estatus hídrico y los ángulos de apertura foliar. ....	82
<b>Discusión.</b>	<b>.....</b>	<b>83</b>
<b>1.</b>	<b>Anatomía de la madera, índices fisiológico-anatómicos y resistencia del xilema a la cavitación.....</b>	<b>83</b>
<b>2.</b>	<b>Estatus hídrico. ....</b>	<b>86</b>

3. Análisis del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera.....	90
4. Movimiento foliar.....	92
<b>Conclusiones.....</b>	<b>94</b>
1. Anatomía de la madera, índices fisiológico-anatómicos y resistencia del xilema a la cavitación.....	94
2. Embolismo en el xilema secundario, estatus hídrico, CSPA y movimiento foliar. ....	94
<b>Perspectivas.....</b>	<b>97</b>
<b>Referencias.....</b>	<b>98</b>
<b>Anexo 1:</b> Análisis de varianza de una vía de “componentes del estatus hídrico” por mes (analizando las colectas individualmente), por condición natural (sol y sombra).....	<b>108</b>
<b>Anexo 2:</b> Regresiones lineares simples entre una selección de los componentes del estatus hídrico. ....	<b>109</b>
<b>Anexo 3:</b> Correlación circular-lineal de ángulo de apertura foliar y todos los elementos del CSPA y del estatus hídrico.....	<b>110</b>

## Índice de tablas figuras y ecuaciones.

### Tablas.

**Tabla 1.** Tabulación de la ecuación 19, de 10% a 90% de PLC con sus correspondientes  $\Psi_r$  (MPa).

**Tabla 2.** Análisis de varianza de una vía de “componentes del estatus hídrico” por mes (todas las colectas juntas), por condición natural (sol y sombra).

**Tabla 3.** Análisis de varianza de una vía de “componentes del estatus hídrico” por temporada (lluvias y secas).

**Tabla 4.** Prueba de  $F$  múltiple de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar por colecta (mes).

**Tabla 5.** Prueba de  $F$  pareada de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar por condición natural (sol y sombra).

**Tabla 6.** Prueba de  $F$  pareada de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar por temporada (secas y lluvias).

### Figuras.

**Figura 1.** Individuo adulto de *A. amorphoides* en el sitio de estudio.

**Figura. 2. A)** Hoja a la sombra de *A. amorphoides*, con un ángulo de apertura foliar visiblemente mayor que la **B)** Hoja expuesta al sol.

**Figura. 3.** Localización geográfica del sitio de estudio, se muestra además la localización de la localidad de Valle de Vázquez y el sitio en el que está montada la estación meteorológica que se utilizó en esta investigación.

**Figura. 4.** Mapa de la división municipal del estado de Morelos, México. El punto rojo indica la localización aproximada del sitio de estudio.

**Figura. 5.** Diagrama ombrotérmico del sitio de estudio, promedio de los años 2008, 2009 y 2010.

**Figura 6.** Esquema del modelo simplificado del aparato de Sperry.

**Figura 7.** Modificación del aparato de Sperry utilizado en este estudio.

**Figura 8.** Medición del potencial hídrico en el laboratorio montado cerca del sitio de estudio.

**Figura 9.** Remoción de burbujas de aire aplicando agua a presión a través del xilema de un segmento de tallo.

**Figura 10.** Primera parte de la técnica de la doble tinción, aplicación de fucsina para teñir los vasos funcionales.

**Figura 11.** Resultado de la técnica de la doble tinción, muestra lista para el conteo de las diferentes categorías de vasos.

**Figura 12.** Tensiómetro de ensamblaje propio, utilizado en este estudio.

**Figura 13.** Tensiómetros colocados alrededor de un individuo de *A. amorphoides*.

**Figura 14.** Medición del ángulo de apertura foliar.

**Figura. 15.** Fotomicrografías del xilema secundario de *A. amorphoides*.

**Figura. 16:** Curva de vulnerabilidad del xilema secundario de *A. amorphoides*.

**Figura 17.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** V.A. por Mes (#) y **B)** V.F. por Mes (#), ponderados en función del diámetro del segmento de tallo.

**Figura 18.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** V.A. por Temporada, **B)** V.F. por Temporada, y **C)** V.G.T. por Temporada, (#), ponderados en función del diámetro del segmento de tallo.

**Figura 19.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: PLC (%) por Mes (#).

**Figura 20.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** PLC (%) por Condición y **B)** PLC (%) por Temporada.

**Figura 21.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** Potencial hídrico nativo  $c$  (MPa) por Mes (#) y **B)** Potencial hídrico reposado  $c$  (MPa) por Mes (#).

**Figura 22.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)**  $Kh_i$  ( $m^3 \cdot kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ ) por Mes (#) y **B)**  $Kh_{max}$  ( $m^3 \cdot kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ ) por Mes (#).

**Figura 23.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)**  $Ks_i$  ( $kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ ) por Mes (#), **B)**  $Ks_{max}$  ( $kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ ) por Mes (#) y **C)** Contenido de humedad (%) por Mes (#).

**Figura 24.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** V.A. por Mes (#) y **B)** V.F. por Mes (#), ponderados en función del número total de vasos.

**Figura 25.** Representación gráfica del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera, a lo largo del año.

**Figura 26.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** Potencial hídrico de la hoja (MPa) por condición natural (sol y sombra) y **B)** Potencial hídrico del tallo (MPa) por condición natural (sol y sombra).

**Figura 27.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar del ángulo de apertura foliar ( $^\circ$ ) en **A)** condiciones de sol y **B)** condiciones de sombra.

**Figura 28.** Gráficos de distribución de frecuencias circulares de los ángulos de apertura foliar ( $^\circ$ ) por colecta (mes).

**Figura 29.** Gráficos de distribución de frecuencias circulares de los ángulos de apertura foliar ( $^\circ$ ) por condición natural (sol y sombra).

**Figura 30.** Gráficos de distribución de frecuencias circulares de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar ( $^\circ$ ) por temporada (secas y lluvias).

## **Ecuaciones.**

**Ecuación 1.** Gravedad específica de la madera.

**Ecuación 2.** Índice de vulnerabilidad de Carlquist.

**Ecuación 3.** Índice de mesomorfia de Carlquist.

**Ecuación 4.** Índice de colapso de Hacke.

**Ecuación 5.** Índice de proporción.

**Ecuación 6.** Conductividad hidráulica experimental.

**Ecuación 7.** Ecuación derivada de la ley de Hagen-Poiseuille para la obtención de la conductividad hidráulica específica.

**Ecuación 8.** PLC experimental.

**Ecuación 9.** Ecuación del modelo de Pammenter y Vander Willigen para el PLC.

**Ecuación 10.** Despeje del potencial hídrico de la ecuación 9.

**Ecuación 11.**  $PLC_{50\%}$ .

**Ecuación 12.** Contenido de humedad.

**Ecuación 13.** Potencial hídrico atmosférico.

**Ecuación 14.** Resultado de la ecuación 2.

**Ecuación 15.** Resultado de la ecuación 3.

**Ecuación 16.** Resultado de la ecuación 4.

**Ecuación 17.** Resultado de la ecuación 5.

**Ecuación 18.** Resultado de la ecuación 10.

**Ecuación 19.** Resultado de la ecuación 11.

## Resumen.

En esta investigación se estudió la dinámica anual del embolismo anatómico y el fisiológico, el estatus hídrico, el ángulo de plegamiento foliar y del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera en individuos adultos de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Picramniaceae), localizados en una selva baja caducifolia, en la localidad de Valle de Vázquez, estado de Morelos, México; a la luz de la información climática del sitio de estudio y en dos diferentes condiciones naturales de iluminación de las hojas (sol y sombra).

Se estudió el efecto del movimiento foliar sobre el estatus hídrico de esta planta. Se realizó la descripción de la anatomía microscópica de la madera de esta especie para reconocer patrones que permitieran hacer inferencias acerca de su resistencia a la cavitación y para poder calcular los índices fisiológico-anatómicos de vulnerabilidad (I.V.), mesomorfia (I.M.), colapso (I.C.) y proporción (I.P.). Se construyó la curva de vulnerabilidad del xilema a la cavitación de esta especie por el método de deshidratación y se obtuvo el valor del PLC<sub>50%</sub>.

Se observó que las variables fisiológicas, anatómicas y morfológicas analizadas a nivel anual respondieron a las condiciones hídricas del medio ambiente. Se determinó que el ángulo de plegamiento foliar de la planta depende de la tensión del agua en el xilema pero principalmente del potencial hídrico del suelo. La anatomía microscópica de la madera y los índices fisiológico-anatómicos sugirieron y el valor del PLC<sub>50%</sub> = -5.4 MPa indicó de manera fehaciente que el xilema secundario de esta especie es muy resistente a la cavitación.

**Palabras clave:** estatus hídrico, movimiento foliar, cavitación, PLC<sub>50%</sub>, *Alvaradoa amorphoides*.

## **Abstract**

In this research we studied the anatomic and physiologic embolism, the water status, the folding angle on the leaves and the pressure gradient of the soil-plant-atmosphere continuum were studied in stem samples of adult individuals of *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Picramniaceae) located in the dry forest in Valle de Vazquez, Morelos, Mexico, through annual dynamics cycle. The study was carried considering the climate information of the study site and it was done under two different natural conditions of lighting of the leaves (full sunlight and shade).

The effect of the foliar movement on the water status of this species was also studied. The description of the microscopic wood anatomy of this plant were done in order to identify patterns that allowed inferences about their resistance to cavitation and to be able to calculate the physiological-anatomical indexes of vulnerability (I.V.), mesomorphy (I.M.), collapse (I.C.) and proportion (I.P.). A curve showing the vulnerability of the xylem to cavitation for this species using the dehydration method was constructed and then the PLC<sub>50%</sub> value was obtained.

It was observed that the physiological, anatomical and morphological variables analyzed at an annual level responded to the environment hydric conditions. The folding angle of the leaves depends on the water tension on the xylem, but it is affected mainly by the soil water potential. The wood microscopic anatomy and the physiologic-anatomic indexes suggested and the value of PLC<sub>50%</sub> = -5.4 MPa shows reliably that the secondary xylem of this species is very resistant to cavitation.

**Key words:** water status, leaf movement, cavitation, PLC<sub>50%</sub>, *Alvaradoa amorphoides*.

## **Introducción.**

A lo largo de la historia evolutiva del sistema vascular de las plantas ha existido un triple compromiso en las características de las células conductoras del xilema para que permitan un ascenso de agua óptimo, resistencia mecánica (soporte) y resistencia a la disfunción por cavitación y embolismo (Baas *et al.*, 2004). Las células conductoras del xilema con un gran lumen, paredes celulares delgadas y poca longitud, ofrecerán poco soporte y poca resistencia a la cavitación, pero alta conductividad hidráulica; del mismo modo, células xilemáticas con un lumen más pequeño, paredes celulares más gruesas y mayor longitud, ofrecerán un gran soporte, una mayor resistencia a la cavitación y baja conductividad hidráulica. Las adaptaciones que permiten dar solución a estos problemas de estructura y función dependerán de las demandas ambientales y de la historia evolutiva de cada especie (Sperry, 2003).

Las plantas deben mantener un flujo de agua suficiente para la nutrición y la incorporación de dióxido de carbono y, al mismo tiempo, deben evitar la desecación compensando la salida y la entrada de agua (Martínez-Vilalta & Piñol, 2003). Sperry (2003) menciona que en la actualidad la tasa de intercambio de moléculas de H<sub>2</sub>O por CO<sub>2</sub> es de 300 – 400 moléculas de agua por una molécula de CO<sub>2</sub> asimilada, también compara esta tasa de intercambio con la existente en el periodo Silúrico en el que las plantas cedían teóricamente 22 moléculas de agua por cada molécula de CO<sub>2</sub> incorporada como biomasa.

El ascenso de agua en las plantas se da a favor de un gradiente de presiones negativas y de acuerdo a la teoría de cohesión-tensión. Cuando aumenta la tensión a la que se encuentra sometida el agua dentro de las células del xilema puede ocurrir

el fenómeno de cavitación, consecuencia de este fenómeno es la interrupción del flujo de agua por la disfunción de los elementos conductores del xilema. En un marco más general, el flujo de agua por el continuo suelo-planta-atmósfera también se da a favor de un gradiente de presiones negativas, donde el suelo tiene el valor menos negativo, la planta el punto medio y la atmósfera (fuertemente desecante) tiene el potencial hídrico más negativo. Este sistema se ha estudiado como un análogo del flujo de electrones en un circuito eléctrico, por las resistencias, capacitancias y diferencias de potenciales involucradas en dicho flujo (Dixon & Joly, 1895; Cruiziat *et al.*, 2002), y en donde se ha demostrado que la diferencia de potenciales de presión (potenciales hídricos) es la fuerza motriz detrás del movimiento de agua por dicho sistema.

Se han realizado numerosos estudios para estudiar el fenómeno de la cavitación, su causa y su consecuencia en las plantas (Tyree & Sperry, 1989; Cochard & Tyree, 1990; Cochard *et al.*, 1992; Sperry & Sullivan, 1992; Simonin *et al.*, 1994; Cochard *et al.*, 1999; Mcelrone *et al.*, 1999; Martre *et al.*, 2001; Cochard *et al.*, 2009; Awad *et al.*, 2010; Scoffoni *et al.*, 2011; Ucci *et al.*, 2011) y se han desarrollado índices y técnicas que permiten caracterizar el xilema de las plantas en función de su resistencia a la cavitación (Sperry, 1986; Carlquist, 1977; Hacke *et al.*, 2001; Cochard *et al.*, 2005). Dentro del estudio de la arquitectura hidráulica, la resistencia a la cavitación ha cobrado particular importancia, a tal grado que se considera el proceso fisiológico más importante involucrado en la resistencia de las plantas a la sequía (Ennajeh *et al.*, 2011).

Así, el estudio de la arquitectura hidráulica tiene gran importancia pues determina el estatus hídrico, el intercambio gaseoso, el desarrollo, la supervivencia e incluso los patrones de distribución de las especies vegetales (Cochard *et al.*, 2002; Cochard *et al.*, 2007; Brodribb & Cochard, 2009; Kursar *et al.*, 2009).

## **Antecedentes.**

### **1. Agua y el estatus hídrico.**

El agua es un compuesto químico muy importante para los sistemas biológicos por características tales como la disposición espacial de sus átomos, su alto calor específico, su elevado calor latente de vaporización y su elevada cohesión y tensión superficial (Finney, 2004). Para las plantas es un recurso esencial pues es el principal medio para los procesos bioquímicos de su metabolismo y desde luego tiene un papel clave en la fijación de CO<sub>2</sub> atmosférico durante la evapotranspiración (Haman & Izuno, 2003).

El estatus hídrico o estado hídrico de las plantas es una medida que permite conocer que tan bien hidratada está una planta, es decir, si se encuentra sometida a estrés hídrico o no, o incluso qué tan estresada está. Convencionalmente se considera que el estatus hídrico de las plantas está dado por parámetros que se pueden encasillar en dos categorías: el contenido de humedad de los tejidos (contenido relativo de humedad) y el estatus energético del agua en las células de las plantas (potencial hídrico) (IAS-UCO, 1995).

Jones (2007) argumenta que en los estudios de fisiología vegetal modernos se ha caído con frecuencia en el error de explicar el estatus hídrico de las plantas únicamente en función del potencial hídrico.

Este mismo autor explica que el estatus hídrico se puede expresar a través de parámetros como la presión turgor, el potencial osmótico y el contenido de humedad (Jones, 1990). En general podemos decir que el estatus hídrico se compone de todas aquellas variables fisiológicas involucradas en el balance hídrico de las plantas,

entendido dicho balance como dependiente de las tasas relativas de absorción y pérdida de agua durante la transpiración (Kramer & Boyer, 1995).

Para el estudio de las relaciones hídricas de la plantas es de gran importancia también el estatus hídrico del suelo pues el agua en el suelo afecta directamente el crecimiento de las plantas ya que controla el estatus hídrico de éstas. El déficit hídrico en el suelo tiene como consecuencia un descenso en el potencial hídrico del mismo y se considera a este fenómeno como el inicio del estrés hídrico para las plantas. Consecuencia directa del descenso del potencial hídrico del suelo será la alteración del estatus hídrico de la planta, es decir, la disminución del potencial hídrico medible en cualquier punto de la misma (Jones, 2007).

Es tan importante el papel del suelo en el balance hídrico de las plantas que es en función de éste que está definido el punto de marchitamiento permanente (*i.e.* ausencia de agua disponible para la planta). Aunque este punto depende de cada especie vegetal, en lo general, se considera que dicho punto de marchitamiento permanente ocurre alrededor de los -15 MPa, es decir, cuando las plantas deben superar dicha presión negativa en su interior para remover agua del suelo (Kramer & Boyer, 1995).

## **2. Estrés hídrico y el fenómeno de cavitación.**

Las plantas pueden estar sometidas a diferentes tipos de estrés, que se pueden englobar en dos grupos: el estrés de origen biótico (infección por patógenos, herbivoría y competencia, entre otros) y el estrés de origen abiótico; este último puede estar relacionado, en general, con la temperatura, el agua, la radiación, sustancias y procesos químicos y con la deformación de las plantas, entre otros (Schulze *et al.*, 2005).

De todos los tipos de estrés y en particular del estrés de origen abiótico, sin duda son el estrés mecánico y el hídrico los que tienen mayor impacto en el movimiento de agua por el xilema, y por tanto los que más pueden intervenir en el desarrollo y supervivencia de las plantas. El estrés mecánico se refiere a la deformación de los órganos de estos organismos debido a la aplicación de una carga en ellos. Cuando se aplica una fuerza (como el viento o el movimiento del suelo) sobre el tallo, ramas o raíces, se desarrollan fuerzas internas en los tejidos, mismas que los deforman. En un caso extremo, se puede llegar a una deformación plástica, esto es, la pérdida de su capacidad para regresar a la forma original, lo que se conoce como fatiga (Niklas, 1992).

Por otro lado, el estrés hídrico puede ocurrir por escasez o exceso de agua; este tipo de estrés también provoca esfuerzos mecánicos aunque en general a escalas más pequeñas y también puede presentarse la fatiga de los tejidos; en casos extremos provoca la disfunción de todos los procesos acoplados al transporte de agua en las plantas. Por ejemplo, cuando las plantas se encuentran sometidas a un estrés hídrico leve, por déficit de agua, aumenta la resistencia estomática por la deshidratación de las células guarda de los estomas y/o por el ácido abscísico como señalización química proveniente de las raíces (Pastenes *et al.*, 2005).

Las plantas deben evapotranspirar agua por las hojas para poder fijar el CO<sub>2</sub> atmosférico a una tasa de intercambio de más de 300 moléculas de vapor de agua por 1 de CO<sub>2</sub> (Sperry, 2003); por una molécula de agua que sale por las hojas, una molécula ha de entrar por las raíces, de ésta agua se usa un 10% en la fotosíntesis y el 90% restante sale en forma de vapor por las hojas. El agua se mueve bajo tensión a través de las plantas, esta tensión está dada por el peso de la propia columna de

agua (potencial gravitacional) y el esfuerzo de tirón (presión negativa, Scholander *et al.*, 1965) dado por el gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera, a favor del cual ocurre dicho movimiento de agua.

El principal problema con el estrés hídrico ocasionado por la sequía es el aumento de la tensión del agua en el xilema, lo que conlleva a que ocurra la cavitación, que es un fenómeno físico que implica la formación de burbujas (cavidades) por cambios de presión (mas allá de la presión de vapor) o temperatura en los líquidos, con estos cambios el aire sale de su disolución en el agua y se forman dichas burbujas (Streeter *et al.*, 2000). En las plantas, puede ocurrir por las mismas dos razones, sin embargo en condiciones de sequía la cavitación ocurre por un descenso drástico en la presión del agua en el xilema, lo que ocasiona la formación de cavidades (burbujas) en las células conductoras de agua (vasos o traqueidas), obstruyendo el flujo de agua y aumentando la pérdida de conductividad hidráulica (Tyree & Sperry, 1989).

En el caso de la cavitación por sequía, las burbujas en el xilema se pueden formar por 4 procesos principales: germinación de una burbujas a través de una punteadura lateral, germinación de una burbuja por una fisura hidrofóbica, por nucleación homogénea o por una falla de adhesión hidrofóbica (Tyree & Zimmermann, 2002); esta última es la más común y está directamente relacionada con grandes tensiones del agua en el xilema. El embolismo (obstrucción) de las células conductoras del xilema ocurre de manera natural, pueden ser embolizadas por la deposición de gomas, formación de tálides (como defensa contra patógenos, Pearce, 2000) y por cavitación. Las células que han cavitado pueden ser recargadas por diversos mecanismos, entre ellos se encuentra la recarga por presión positiva (Fisher *et al.*,

1997) y se restituye el flujo de agua, sin embargo hay un número de eventos de cavitación-recarga limitados antes de que ocurra la fatiga por cavitación y se vea afectada la resistencia del xilema (Hacke *et al.*, 2001).

### **3. Anatomía de la madera, índices fisiológico-anatómicos y resistencia a la cavitación.**

Anatómicamente se puede hablar de tejidos y células más resistentes a la cavitación por sequía que otros. Lindorf (1994) encontró que en las plantas de las selvas bajas caducifolias existe una predominancia de caracteres que les permiten lidiar con la escasez de agua como son los vasos angostos y agrupados, elementos de vaso cortos y punteaduras laterales pequeñas. Estas características idealmente formarían un sistema hidráulico seguro contra el embolismo por cavitación.

Se reconoce que en general las plantas con porosidad difusa, como *A. amorphoides*, son más resistentes a la cavitación por sequía que las plantas con porosidad circular, del mismo modo, las primeras conducen en general menos agua que las segundas y por tanto son menos eficientes en el proceso de evapotranspiración y fijación de CO<sub>2</sub> atmosférico; adicionalmente, las plantas que tienen vasos como elementos celulares encargados del transporte de agua son más vulnerables a la cavitación por congelamiento que las que tienen traqueidas (Sperry & Sullivan, 1992; Taneda & Sperry, 2008).

Por otro lado, las plantas con porosidad difusa tratan con el estrés hídrico ocasionado por la sequía ya sea mediante la presencia de vasos angostos o recargando dichos vasos utilizando presión positiva. Las plantas con porosidad circular, en general, remedian los efectos de la cavitación por escasez de agua formando nueva madera cada temporada de crecimiento; dentro de las

angiospermas dicotiledóneas son éstas plantas las más vulnerables a la cavitación por congelamiento. Sperry *et al.*, 1994 demostraron que el volumen de los elementos celulares de las plantas con vasos no está necesariamente correlacionado con su resistencia a la cavitación por sequía, pero sí por congelamiento. La resistencia a la cavitación por falta de agua se explica con la ultraestructura y la composición química de las punteaduras laterales de los vasos (Cochard *et al.*, 2010; Lens *et al.*, 2010).

Al analizar la anatomía microscópica de la madera se pueden reconocer patrones que permiten inferir la resistencia de la misma a la cavitación. Hacke *et al.* (2001) argumentan que dicha resistencia está necesariamente ligada a la densidad de la madera (y por tanto a la matriz de fibras que rodea los vasos), en ese sentido, desarrollaron el índice de colapso, (I.C., ecuación 4) que permite determinar la resistencia de los vasos a la implosión por el esfuerzo de conducir agua y por la cavitación, ambas asociadas a la tensión causada por el ascenso del agua.

También basado en parámetros anatómicos, Carlquist (1977) propuso dos índices, el de vulnerabilidad (I.V.) y el de mesomorfía (I.M.) (ecuaciones 2 y 3, respectivamente) que pretenden explicar la resistencia del xilema a la cavitación en especies que viven en diferentes tipos de vegetación. De acuerdo a los valores de cada índice, Carlquist obtuvo categorías que permitirían saber si un xilema es resistente o vulnerable a la cavitación, esto es, las plantas que tuvieran un I.V. mayor a 1 eran vulnerables a la cavitación y, cuando el valor era mayor a 1 significaba que la planta se encontraba sometida a estrés hídrico y era resistente a la cavitación. Por otro lado, cuando se obtenía un I.M. menor a 200 se consideraría que el xilema es xerófito y lo contrario, si fuera mayor a 200 se consideraría mesófito.

Utilizando parámetros fisiológicos como el potencial hídrico, la conductividad hidráulica y la pérdida de conductividad hidráulica se puede determinar la resistencia del xilema a la cavitación, esto es, con los parámetros que se acaban de mencionar es posible construir curvas de vulnerabilidad.

Una curva de vulnerabilidad es la relación entre la conductividad hidráulica del xilema y la presión (potencial hídrico) del xilema correspondiente (Tyree & Sperry, 1989) y muestra la pérdida de conductividad hidráulica en el xilema por cavitación. A partir de estas curvas es posible determinar el PLC<sub>50%</sub>, que es la presión a la cual se pierde el 50% de conductividad hidráulica de los vasos naturalmente funcionales (Li et al., 2008). El PLC<sub>50%</sub> es una medida estándar que permite comparar la resistencia a la cavitación entre poblaciones de la misma especie (desarrollándose en diferentes ambientes) y, lo que es de mayor utilidad, permite comparar dicha resistencia entre diferentes grupos taxonómicos e incluso analizar el significado adaptativo de la resistencia a la cavitación y la eficiencia al conducir agua (Maherali *et al.*, 2004). Este valor se obtiene a partir del modelo exponencial-sigmoidal de la pérdida de conductividad hidráulica contra el potencial hídrico (PLC vs.  $\psi$ ) propuesto por Pammenter y Vander Willigen (1998).

Hacke *et al.* (2006) encontraron que las plantas con porosidad difusa o circular tienen un tipo específico de curva de vulnerabilidad. Las plantas con porosidad circular muestran, en general, curvas de vulnerabilidad en las que se presenta una caída drástica en la conductividad hidráulica con el descenso del potencial hídrico (a presiones relativamente poco negativas), mientras que en las plantas con porosidad difusa ésta caída es mucho más gradual y a presiones más negativas.

Existen diferentes métodos para construir curvas de vulnerabilidad, el más antiguo es el método original de deshidratación de Sperry (1986) que consiste en deshidratar ramas con el consecuente aumento de la tensión del agua en el xilema y pérdida de conductividad hidráulica, se construye la curva a partir de la medición de la conductividad y la presión en múltiples segmentos obtenidos de las ramas. Este método es de hecho el mejor estudiado y fundamentado; al ocupar una gran cantidad de material vegetal, tiene la ventaja de representar una muestra significativa de la variación intraespecífica de la especie estudiada.

Existe también el método de inyección de aire (Sperry & Tyree, 1990; Cochard *et al.*, 1992; Salleo *et al.*, 1992; Sperry & Saliendra, 1994), en donde se utilizan cámaras de cavitación para forzar la dispersión de los émbolos formados por cavitación a través de las punteaduras de los elementos conductores del xilema, se basa en el supuesto de que la presión necesaria para forzar aire dentro de los vasos funcionales es equivalente y opuesta a la presión necesaria para causar la cavitación (Hacke *et al.*, 2006), siempre que la cavitación ocurra de acuerdo a la hipótesis de la germinación de burbujas o “air seeding” (Sperry *et al.*, 1996; Tyree & Zimmermann, 2002).

Adicionalmente, existen dos métodos para construir curvas de vulnerabilidad que se basan en la aplicación de fuerza centrífuga (y consiguiente aumento de tensión del agua en el xilema) de segmentos de tallo (o ramas), esto es, se induce la presión negativa y la cavitación en el xilema centrifugando las muestras de interés (Li *et al.*, 2008). El primero se conoce como método gravitacional por que se utiliza una cabeza hidráulica para causar el flujo a través de los segmentos de tallo para medir la conductividad hidráulica (Pockman *et al.*, 1995; Alder *et al.*, 1997). El segundo método, conocido como el “spin method”, introduce la variación de poder medir la

conductividad hidráulica mientras los segmentos de tallo siguen fijos, girando y bajo presión negativa (Cochard, 2002; Cochard *et al.*, 2005).

#### **4. El continuo suelo-planta-atmósfera (CSPA).**

El continuo suelo-planta-atmósfera (Huber, 1924; Gradmann, 1928; van den Honert, 1948; Slatyer & Taylor, 1960; Rawlins, 1963; Philip, 1966) es un modelo simplificado que intenta explicar las inter relaciones del suelo (como fuente), las plantas (como conector y punto medio) y la atmósfera (como sumidero final), en el movimiento del agua a través de este sistema (Gil-Pelegrín *et al.*, 2005). Este modelo hace énfasis en el papel de las relaciones de sus componentes en la determinación del estatus hídrico de las plantas (Kramer & Boyer, 1995). Más en concreto, el modelo del CSPA establece que el flujo de agua a través de las plantas será directamente proporcional a la magnitud del gradiente de potencial entre los extremos e inversamente proporcional a la suma de resistencias que a lo largo del camino limitan el libre movimiento de la misma (Elfving *et al.*, 1972), esto es válido para la porción del sistema que trata con agua líquida.

Por el parecido del fenómeno de flujo de agua en este sistema al del flujo de electrones en un circuito eléctrico, Cowan (1965) presentó un modelo del flujo de agua como una analogía a la ley de Ohm, incluyendo resistencias y capacitancias a dicho flujo en el CSPA.

De acuerdo a Kirkham (2005) el movimiento de agua por el CSPA se puede dividir en tres partes, la primera es el movimiento del agua en el suelo y del suelo a las raíces de las plantas, la segunda es el movimiento del agua a través de la planta, esencialmente agua xilemática y la tercera es el movimiento del agua de la planta en las hojas hacia la atmósfera.

El flujo de agua en el suelo y en el xilema son fenómenos prácticamente idénticos y se explican por los mismos principios físicos, ambos se basan en la ley de Hagen-Poiseuille para el flujo en medios porosos en donde se establece que el flujo a través de un capilar es proporcional a la cuarta potencia de su radio. Lo anterior significa que un poro de 40  $\mu\text{m}$  de diámetro es capaz de conducir tanta agua como 16 poros de 20  $\mu\text{m}$  o como 256 poros de 10  $\mu\text{m}$  (Nobel, 1983; Tyree & Zimmermann, 2002), se asume que tanto los poros (vasos) del xilema como los poros del suelo se comportan como capilares.

Para la parte final del sistema, la salida del agua de la planta hacia la atmósfera, Elfving *et al.* (1972) argumentan que el flujo de agua en la fase gaseosa es más adecuado explicarlo por la primera ley de difusión de Fick. El flujo transpiracional de vapor de agua de las hojas a la atmósfera es proporcional al gradiente de presión de vapor e inversamente proporcional a la resistencia del aire y de las hojas al procesos de difusión. La última resistencia que experimenta el movimiento de agua por el sistema es la capa límite de aire en régimen laminar en las hojas, a través de la cual sale el agua en forma de vapor a la atmósfera en el proceso de evapotranspiración, esta resistencia depende del espesor de la capa límite, que a su vez depende de la velocidad del viento y de otras variables ambientales y de características morfológicas de las propias hojas (Schuepp, 1993).

## **5. Adaptaciones al estrés hídrico.**

En general, las plantas muestran respuestas al estrés hídrico, ya sea para evitarlo o para tolerarlo. De acuerdo a Valladares *et al.* (2004) existen al menos cuatro tipos de respuestas de las plantas al estrés hídrico ocasionado por la escasez de agua: 1) varían la superficie foliar por la que se pierde el agua, 2) mantienen un control sobre

la pérdida de agua por unidad de área foliar mediante los estomas, 3) compartimentan el sistema vascular a modo de poder modificar la conductividad hidráulica y evitar el embolismo por cavitación y, de acuerdo al ambiente, 3) adaptan su sistema radicular para mejorar la absorción de agua. En este sentido, Ezcurra *et al.* (1992) y Valverde *et al.* (1993) demostraron que *Larrea tridentata* presenta movimiento foliar en respuesta al estrés hídrico, es decir, midieron ángulos menores (en sentido adaxial) en situaciones de estrés hídrico al comparar con los ángulos medidos cuando las plantas no se encontraban estresadas.

En realidad, el movimiento foliar como respuesta a la falta de agua ha sido extensamente estudiado (Mc Millen & Mc Clendon, 1979; Babu *et al.*, 1983; Ackerly, 2004; Barchuk & Valiente-Banuet, 2006; Valiente-Banuet *et al.*, 2009). El significado fisiológico de este movimiento o plegamiento foliar, en cuanto al ascenso de agua se refiere, es que se disminuye el área de las hojas en contacto con la luz directa y por lo tanto baja la tasa de evapotranspiración y así se evita el aumento de la tensión en la columna de agua del xilema y por consiguiente que haya un número peligroso de eventos de cavitación.

## **Justificación.**

Se han realizado numerosos estudios referentes a la arquitectura hidráulica y la vulnerabilidad del xilema al embolismo por cavitación, así como a la relación del estrés hídrico con el movimiento foliar. Se ha determinado que la medición de parámetros como la pérdida de conductividad hidráulica y el potencial hídrico como medio para obtener la curva de vulnerabilidad al embolismo por cavitación que permite determinar la resistencia de las plantas a la sequía, es de gran importancia dada la fragilidad de los procesos fisiológicos (por ejemplo la fijación de carbono).

*Alvaradoa amorphoides* Liebm. es un árbol perennifolio, dioico con alturas de 4 a 20 m y diámetros de 20 a 30 cm y su madera es densa. Es una especie común de sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio, en el que se ha observado que las hojas experimentan un “plegamiento” en dirección adaxial que sugiere que, durante periodos de iluminación directa e indirecta, hay cambios en la conductividad hidráulica y en el potencial hídrico del xilema secundario del tallo.

En México, la anatomía de la madera de *A. amorphoides* ha sido anteriormente descrita para individuos del estado de Quintana Roo (Rebollar-Domínguez, De La Paz Pérez Olvera, & Paz Alejandra Quintanar-Isaías, 1997), sin embargo se espera la presencia de variaciones anatómicas dadas las diferencias de los climas presentes en dicho Estado y en el Estado de Morelos.

La anatomía funcional del xilema secundario de esta especie no ha sido estudiada, más aún la información de la anatomía funcional de especies vegetales de zonas tropicales es escasa, por lo que el presente estudio supondrá un importante avance en este campo de investigación. En este sentido, se podrán relacionar los resultados de arquitectura hidráulica que se obtengan con los de especies de zonas templadas

y contribuir con información importante para mejorar la comprensión de los componentes involucrados en las relaciones hídricas de las plantas, y la importancia diferencial de éstos, en el flujo de agua y la resistencia a la cavitación del xilema.

Los resultados de esta investigación serán muy relevantes para identificar adaptaciones para tolerar el estrés hídrico, comprender las relaciones hídricas de las plantas e incluso proponer especies como esta para restaurar zonas tropicales perturbadas.

## **Hipótesis.**

*Alvaradoa amorphoides* Liebm. presenta características propias de ambientes xéricos como hojas compuestas de folíolos pequeños con indumento, tallos con xilema secundario que poseen elementos de vaso con diámetros pequeños y longitudes medianas, con paredes celulares relativamente gruesas y agrupados, parénquima axial escaso y con fibras de paredes gruesas. Dichas características están involucradas con estrategias anatómico-funcionales para reducir la pérdida de agua en esta planta, lo que se relaciona con un descenso en la conductividad hidráulica y un potencial hídrico más negativo. Considerando las características que se acaban de mencionar, se espera que esta especie alcance el 50% de pérdida de conductividad hidráulica a potenciales hídricos relativamente muy negativos, demostrando que es muy resistente a la cavitación.

Bajo condiciones de iluminación directa que suponen mayor estrés hídrico e implican potenciales hídricos muy negativos, *A. amorphoides* pliega sus folíolos y los extiende a la sombra. Se espera que este movimiento foliar esté relacionado con la reducción de superficie foliar en exposición directa a la luz y por lo tanto con la disminución de la tasa de evapotranspiración, lo que se traducirá en potenciales hídricos menos negativos y por tanto en un menor número de elementos xilemáticos embolizados por cavitación. Dados los cambios estacionales marcados del sitio de estudio, el estatus hídrico de *A. amorphoides* presentará variaciones en respuesta al estrés hídrico que esté sometida, regulando su pérdida de agua de acuerdo a lo que permitan sus características anatómicas, morfológicas y a la adaptación del “plegamiento foliar”.

### **Objetivos generales.**

1. Estudiar la dinámica anual del estatus hídrico en el xilema secundario de ramas del dosel de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. a través de la medición de parámetros de la arquitectura hidráulica y anatómica.
2. Estudiar el papel del movimiento foliar de *A. amorphoides* en la regulación del aumento de la tensión del agua xilemática.
3. Determinar la resistencia del xilema secundario de *A. amorphoides* a la cavitación.

### **Objetivos particulares.**

1. Analizar el embolismo anatómico y el fisiológico como medidas de la pérdida de conductividad hidráulica debida al embolismo por cavitación.
2. Construir el gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera y analizar la respuesta de *A. amorphoides* a los cambios de presión del sistema.
3. Determinar el significado del estrés hídrico en el plegamiento de las hojas del *A. amorphoides*.
4. Describir la anatomía de la madera de *A. amorphoides*.
5. Determinar el efecto y la importancia del potencial hídrico del suelo como límite superior en el gradiente de presiones suelo-planta-atmósfera.
6. Calcular los índices de vulnerabilidad, mesomorfia, colapso y proporción del xilema de *A. amorphoides* como indicadores de la resistencia a la cavitación.
7. Construir la curva de vulnerabilidad del xilema secundario y así determinar la resistencia de éste al embolismo por cavitación.

## **Materiales y Métodos.**

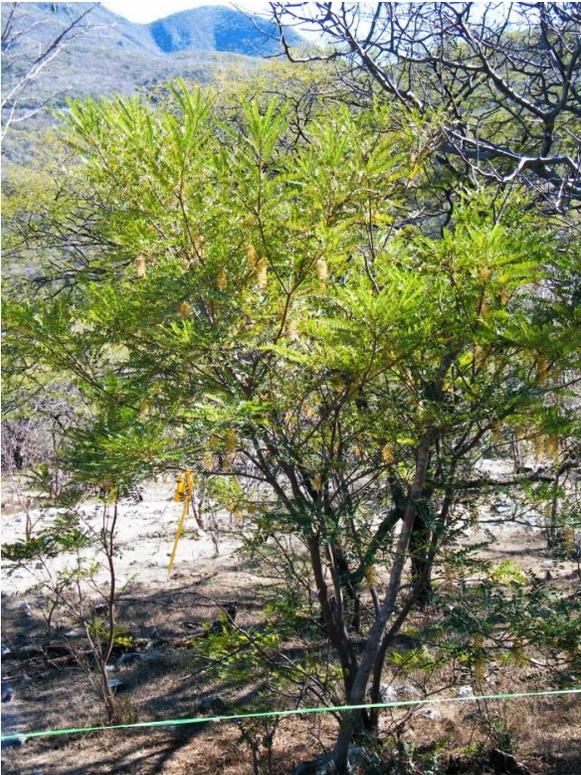
### **1. Especie de estudio.**

*Alvaradoa amorphoides* pertenece a la familia Picramniaceae, subfamilia Alvaradoideae, comúnmente se le conoce como socón, Bel-uniche', belzenic che', belzinic-che', be siinik, be siinik che', beel siinik, beel siinik che', cola de ardilla, palo de hormiga, palo bermejo, pie de gallo, plumajillo, tacajay, xbesinic-che', xbesiinik che', tamarindillo, camarón, entre otros (Standley, 1923; Sosa *et al.*, 1985; Pennington & Sarukhán, 2005; UNAM, 2009).

*A. amorphoides* es un árbol de hojas persistentes, dioico con alturas de 4 a 20 m, el tronco tiene un diámetro a la altura del pecho de entre 20 y 30 cm, es de dosel estrecho y se ramifica aproximadamente a partir de la mitad del tronco (Fig. 1); tiene corteza lisa, color gris claro y con numerosas lenticelas; tiene hojas compuestas, alternas, imparipinadas, con una longitud de 5 a 35 cm y de 10 a 30 pares de foliolos alternos, ovalados y pubescentes en la cara abaxial. Sus flores están arregladas en inflorescencias en racimos, los frutos son samaras y cada uno contiene una sola semilla (OFI/CATIE., n d).

La madera es densa, de color blanco rosáceo (5YR 8/2), no presenta diferencia de color entre la albura y el duramen, tiene brillo mediano, veteado suave, textura media y no tiene olor ni sabor característicos (Rebollar-Domínguez *et al.*, 1997).

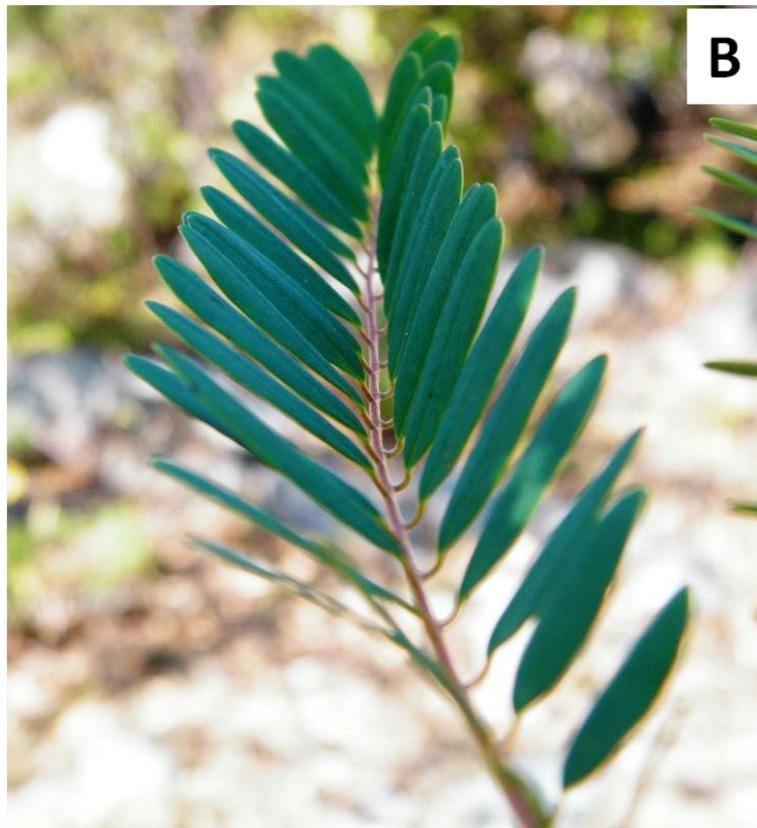
Se distribuye desde Florida en Estados Unidos, toda la vertiente del Golfo de México, las Antillas y hasta la parte central de Sudamérica. Es un árbol común de sucesión secundaria de la selva baja caducifolia, crece en elevaciones bajas con climas secos a húmedos y prefiere suelos pobres y pedregosos en zonas abiertas (Kubitzki, 2007).



**Figura 1.** Individuo adulto de *A. amorphoides* en el sitio de estudio.

Como se acaba de mencionar, esta planta presenta hojas compuestas y pubescentes, también tiene raíces profundas; estas características se pueden identificar como propias de ambientes xéricos, pues la combinación de estos caracteres permite que las plantas tengan un comportamiento hidrostable (Valladares *et al.*, 2004; Jones, 2007;).

Se ha observado que hay un cambio en el ángulo de los folíolos, con respecto al raquis, cuando las hojas están expuestas al sol o cuando están a la sombra, esto es, se han medido “ángulos de apertura foliar” de entre  $50^\circ$  y  $22^\circ$  cuando las hojas se encuentran expuestas al sol (Fig. 2, B) y ángulos de entre  $170^\circ$  y  $120^\circ$  cuando se encuentran a la sombra (Fig. 2, A), propia o de otras plantas (observaciones de campo), lo que sugiere que durante periodos de iluminación directa e indirecta, hay cambios en la conductividad hidráulica y en el potencial hídrico del xilema secundario del tallo.



**Figura. 2. A)** Hoja a la sombra de *A. amorphoides*, con un ángulo de apertura foliar visiblemente mayor que la **B)** Hoja expuesta al sol.

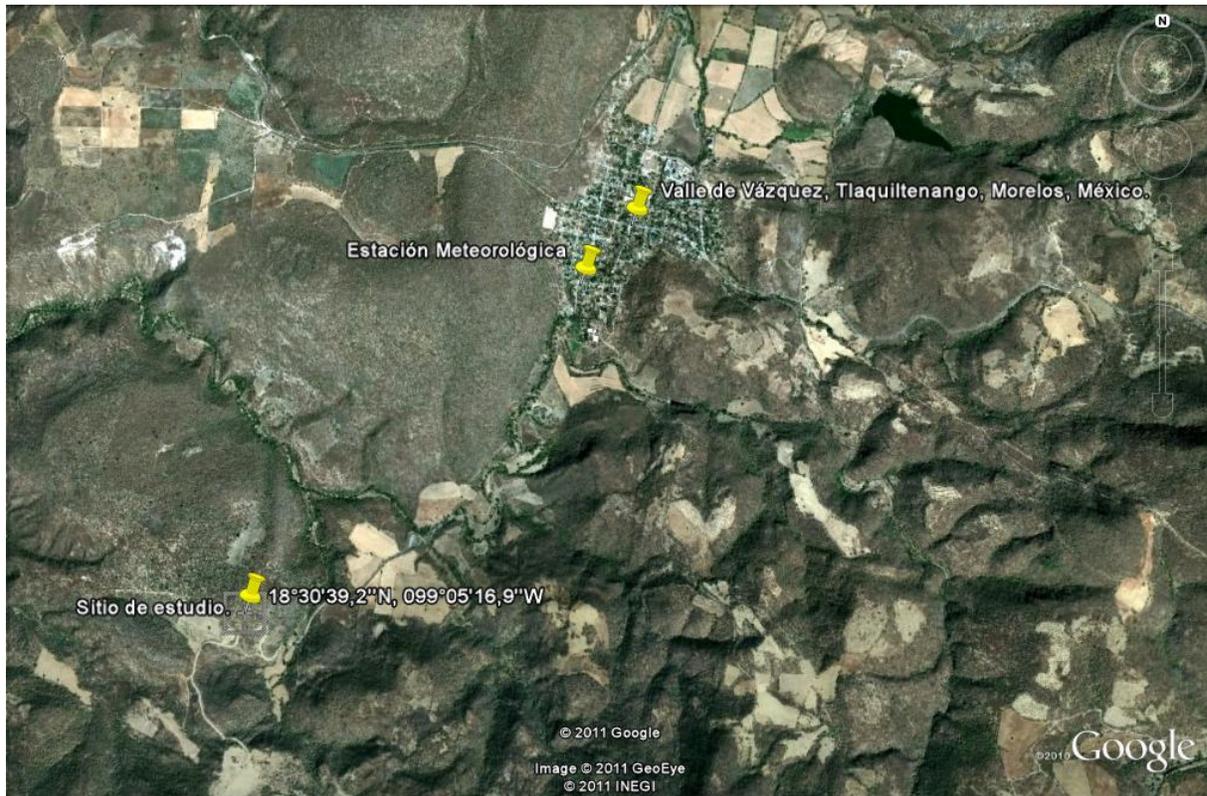
## **2. Sitio de estudio.**

El sitio de estudio fue una selva baja caducifolia (Rzedowski, 1978), conocida como “Los Limoncillos”, con coordenadas 18° 30' 39.2" latitud Norte, 099° 05' 16.9" longitud Oeste, a una altitud de 1142 m.s.n.m. y a 2.8 km de la localidad de Valle de Vázquez (Los Hornos) en el municipio de Tlaquiltenango, que se encuentra en la parte Sur del estado de Morelos, México (Fig. 3). Colinda al Sur con los estados de Guerrero y Puebla y, al Norte, con los municipios de Zacatepec de Hidalgo, Tlaltizapán y Ayala; al Oeste con Jojutla y Puente de Ixtla y al Este con Tepalcingo; cuenta con una superficie de 581.778 km<sup>2</sup>, cifra que representa el 11.73% del total del estado (Fig. 4), (Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal, 2005). Se distinguen dos provincias fisiográficas en el estado de Morelos: la norteña que corresponde a la vertiente sur del Eje Neovolcánico, tiene clima templado y la porción centro-sureña que corresponde a la provincia del Balsas, de clima propio del trópico seco (Morales *et al.*, n d).

Tiene una precipitación media anual de 909.8 mm, la precipitación del año más seco fue de 525.6 mm y la del año más lluvioso de 1441.6 mm, en un periodo que comprende de 1955 al 2008. La temperatura media anual es de 24.1°C, la del año más frío fue de 15.4°C (1979) y la del más caluroso de 28.8°C (1956), se han registrado temperaturas extremas como en el año de 2006, de registraron 41.5 ° en el mes de Mayo; la temperatura mínima de ese mismo año fue de 3°C, en Enero (Martínez Urioso, 2010).

El sitio de estudio se encuentra en la sub provincia fisiográfica de las sierras del Sur de Puebla, con un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano (A(w)), tiene una geología perteneciente a la era Cenozoica del periodo Terciario y suelo o roca ígnea

intrusiva (T(le)), tiene un suelo de tipo feozem háplico de textura media (Hh/2), (CTREIG, 2004), aunque también puede hablarse de un feozem esquelético (PHsk, (FAO, 2006).



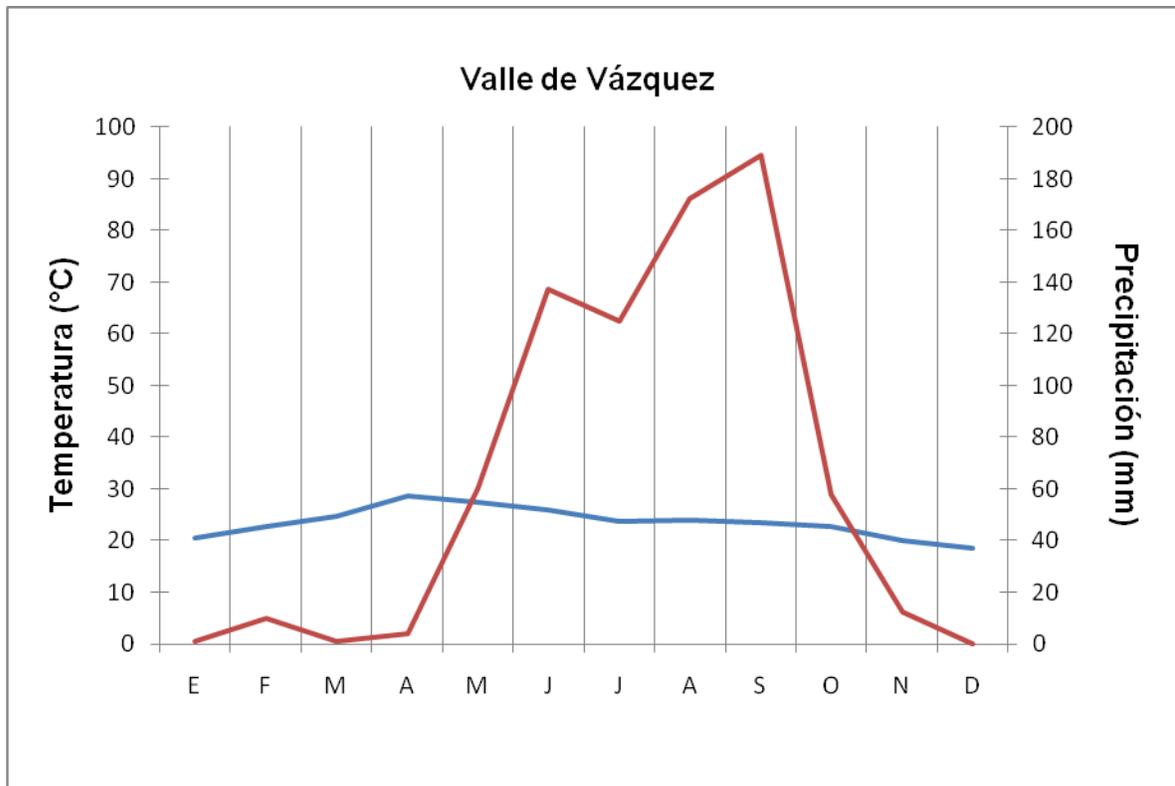
**Figura. 3.** Localización geográfica del sitio de estudio, se muestra además la localización de la localidad de Valle de Vázquez y el sitio en el que está montada la estación meteorológica que se utilizó en esta investigación. Fuente: Google Earth v. 6.0.3.2197., (Google Inc., 2011).



**Figura. 4.** Mapa de la división municipal del estado de Morelos, México. El punto rojo indica la localización aproximada del sitio de estudio. Fuente: Gobierno del Estado de Morelos., 2005.

De acuerdo al diagrama ombrotérmico del sitio de estudio (Fig. 5), que comprende el periodo 2008-2010, se pudo determinar que en general existen dos temporadas (estaciones) del año, la de secas que comprende los meses de Noviembre a Abril (Noviembre, Febrero y Abril para este estudio) y la de lluvias, de Mayo a Octubre (Junio, Julio y Septiembre para este estudio). De acuerdo a este diagrama, se registró la mayor temperatura (promediada de los tres años) en el mes Abril (28.7°C) y la menor en el mes de Diciembre (18.5°C), por otro lado, se registró la mayor cantidad de precipitación en el mes de Septiembre (189.3mm) y la menor en el mes

de Marzo (1mm), (datos tomados de la estación meteorológica cercana al sitio de estudio, Fig. 3).



**Figura. 5.** Diagrama ombrotérmico del sitio de estudio, promedio de los años 2008, 2009 y 2010. La línea azul representa la temperatura y la línea roja la precipitación.

### 3. Anatomía de la madera e índices fisiológico-anatómicos.

Se cortó el tronco principal de un individuo de *A. amorphoides* seleccionado al azar, se tomó 1 rodaja del tronco y se almacenó en un frasco con fijador (F.A.A., formol: etanol: ácido acético: agua, 10:50:5:35, Johansen, 1940).

#### 3.1. Descripción anatómica y cálculo de la gravedad específica de la madera.

De la muestra de madera se obtuvieron muestras de 1 cm x 1 cm, se incluyeron PEG al 4% y posteriormente se realizaron cortes transversales, tangenciales y radiales de entre 12  $\mu$ m y 14  $\mu$ m utilizando un micrótopo de congelación (criostato) marca Leica,

modelo CM1510-3 a -20 °C y se almacenaron en viales de vidrio de 2 ml a 7 °C en la solución incluyente.

Los cortes se tiñeron dentro de los viales con la técnica de Azul de Alciano y Safranina y finalmente se montaron en resina sintética (Sass, 1961). Para los caracteres mensurables se calculó la media, la desviación y el error estándar. Los cualitativos se determinaron de acuerdo con el Comité de la IAWA (1989) y se llevó a cabo el registro fotográfico.

De la muestra de madera obtenida en campo, se cortaron 3 cubos de 0.5 cm<sup>3</sup>, se colocaron en un horno de secado de temperatura regulable a 70 °C por 15 días. Se midió el peso y el peso del volumen desplazado de cada cubo y se calculó la gravedad específica de la madera de *A. amorphoides* de acuerdo a la ecuación 1 (Williamson & Wiemann, 2010).

$$G.E. = \text{peso seco} / \text{peso del volumen desplazado} / \rho_{\text{agua}} \quad (\text{Ec. 1})$$

Donde G.E. es la gravedad específica y  $\rho_{\text{agua}}$  es la densidad del agua (1 g/cm<sup>3</sup>).

En la sección de la descripción de la anatomía microscópica de la madera, de los resultados, se expresa el valor de G.E. como el promedio de la gravedad específica de los 3 cubos de madera.

### 3.2. Cálculo de los índices fisiológico-anatómicos.

A partir de parámetros obtenidos del análisis de la anatomía microscópica de la madera, se calculó el índice de vulnerabilidad (I.V., ecuación 2), el de mesomorfia (I.M., ecuación 3) (Carlquist, 1977), el de colapso (I.C., ecuación 4, Hacke *et al.*, 2001) y el de proporción (ecuación 5, Quintanar-Isaías, 2011 com. pers.).

$$I.V. = (\text{diámetro de vaso}) / (\text{número de vasos por mm}^2) \quad (\text{Ec. 2})$$

$$I.M. = (I.V.) \times (\text{longitud de los elementos de vaso}) \quad (\text{Ec. 3})$$

$$I.C. = (\text{grosor de dos paredes de vasos contiguas} / \text{diámetro de vaso})^2 \quad (\text{Ec. 4})$$

$$I.P. = (\text{diámetro de vaso} / \text{longitud de los elementos de vaso}) \times 100 \quad (\text{Ec. 5})$$

#### **4. Experimento de deshidratación, curva de vulnerabilidad y resistencia a la cavitación.**

El objetivo de esta sección fue la obtención de parámetros de la arquitectura hidráulica de *A. amorphoides* para poder construir la curva de vulnerabilidad.

Para evitar errores metodológicos asociados a la longitud de las ramas muestreadas (*i.e.* evitar embolizar el mayor número posible de vasos), se determinó la longitud máxima de los vasos de acuerdo al método neumático propuesto por Ewers y Fisher, (1989) en 6 ramas de individuos adultos de esta planta. La longitud total de vasos expresada como el promedio de las 6 ramas fue de 1.37 metros.

Se construyó la curva de vulnerabilidad del xilema secundario de esta especie por el método de deshidratación (Sperry, 1986), que en general comprendió los siguientes procedimientos:

- a) Se colectaron 60 ramas con follaje de aproximadamente 2 m de longitud de aproximadamente el mismo número de individuos de *A. amorphoides* seleccionados al azar, se guardaron dentro de bolsas de plástico negro y se transportaron al laboratorio que se montó cerca del sitio de estudio. Luego, se sacaron todas las ramas de sus bolsas y se dejaron a la intemperie para que comenzara la deshidratación (Ewers *et al.*, 2004).
- b) De entre 3 y 5 de las ramas colectadas, se seleccionaron 12 ramas secundarias de entre 1 a 1.5 cm de diámetro que se guardaron en bolsas de plástico negro por alrededor de 4 horas para equilibrar la columna de agua en el xilema del tallo, al cabo de las cuales:

- c) Se colectó una hoja de cada rama secundaria seleccionada y se midió el  $\Psi_r$  utilizando una cámara de presión o bomba de Scholander (Scholander *et al.*, 1965) (Fig. 8), marca PMS Instrument Company, modelo 1000.
- d) Después se colectaron 12 segmentos de tallo (uno de cada rama) y se montaron en un sistema de mangueras que es una modificación del aparato de Sperry (Sperry *et al.*, 1988) (Figs. 6 y 7) para la obtención de los parámetros hidráulicos necesarios para obtener el PLC<sub>50%</sub>.
- e) De los flujos obtenidos con el aparato de Sperry, se calcularon la  $K_{h_i}$ ,  $K_{h_{max}}$ ,  $K_{s_i}$ ,  $K_{s_{max}}$  y el PLC como sigue (Tyree & Ewers, 1991; Zotz *et al.*, 1994; Patino *et al.*, 1995):

Para el cálculo de las conductividades hidráulicas experimentales:

$$K_{h_i, max} = F (dx / dp) \quad (\text{Ec. 6})$$

Donde F es el flujo que se obtuvo como volumen por unidad de tiempo con el aparato de Sperry, dx es la longitud de los segmentos de tallo utilizados y dp es la presión hidrostática del agua a cierta altura, dada por la altura del agua en el depósito de agua y la del reservorio de la balanza (Fig. 6).

Para el cálculo de las conductividades hidráulicas específicas:

$$K_{s_i, max} = (K_{h_i, max}) / A_x \quad (\text{Ec. 7})$$

Donde  $A_x$  es el área real del xilema, obtenido a partir de la medición del diámetro total del tallo, diámetro del xilema y el diámetro de la médula.

Utilizando los valores calculados de  $K_{s_i}$  y  $K_{s_{max}}$  se calculó el PLC utilizando la ecuación:

$$PLC = ((K_{s_{max}} - K_{s_i}) / K_{s_i}) \times 100 \quad (\text{Ec. 8})$$

El lote de ramas y segmentos utilizados en la primera medición de flujos fue considerado como representante del tiempo 0.

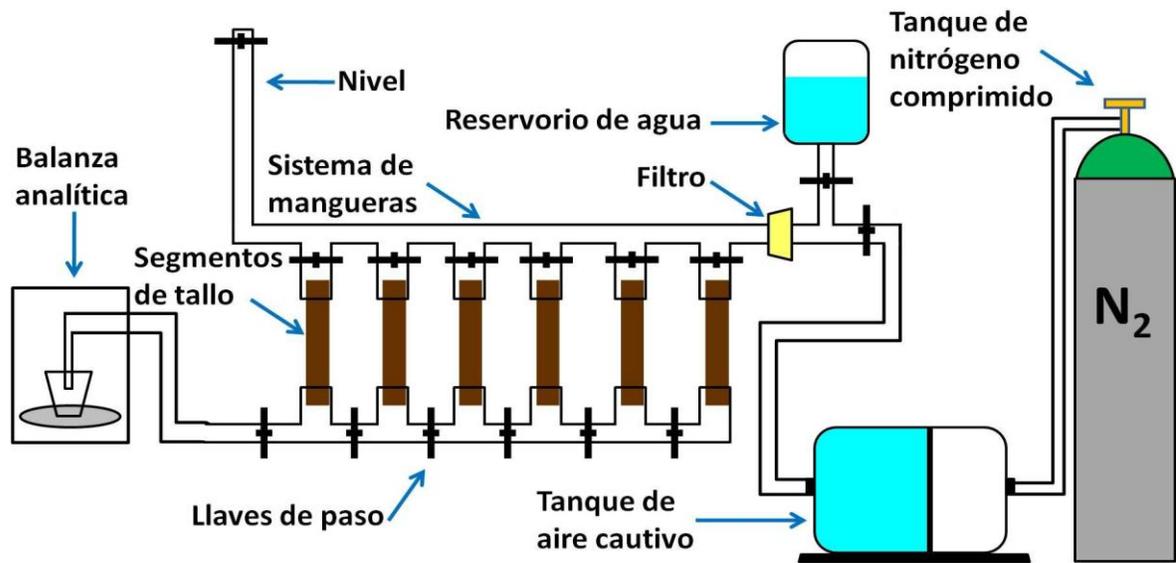
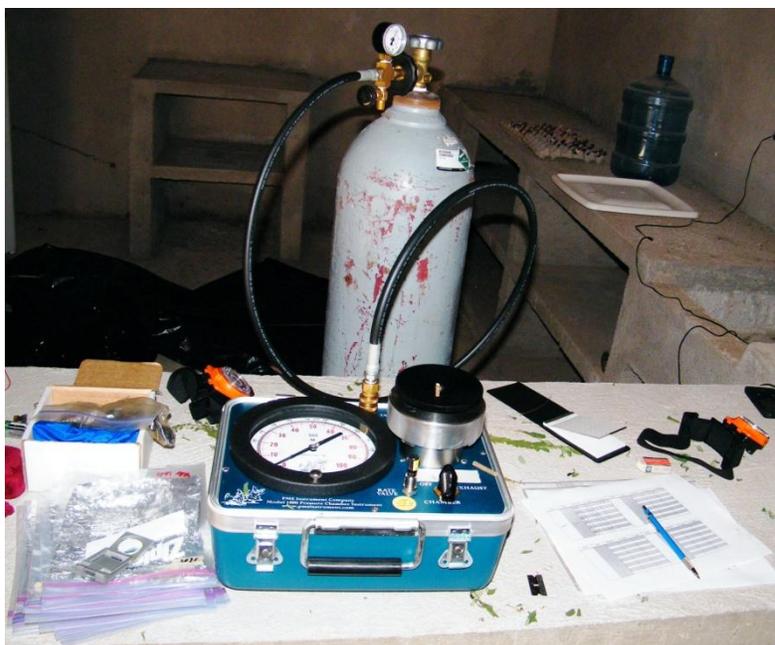


Figura 6. Esquema del modelo simplificado del aparato de Sperry.



Figura 7. Modificación del aparato de Sperry utilizado en este estudio.



**Figura 8.** Medición del potencial hídrico en el laboratorio montado cerca del sitio de estudio.

- f) El resto de las ramas permaneció a la intemperie y se seleccionaron hojas al azar para medir el  $\Psi_n$  para así monitorear el proceso de desecación.
- g) Cuando el  $\Psi_n$  descendió 1 MPa con respecto al primer lote, se seleccionaron nuevamente ramas, se etiquetaron los segmentos y se embolsaron nuevamente por 4 horas, se midió el  $\Psi_r$  y se repitió todo el proceso de medición de flujos.
- h) Se realizaron entre 2 y 3 mediciones (2 - 3 lotes de ramas, con sus segmentos) por día por aproximadamente 9 días, hasta que en el último lote se midieron potenciales hídricos del tallo de -10.7 MPa (1550 psi); es ese el límite de la escala de la cámara de presión utilizada y es también a esta presión que se comenzaron a encontrar los primeros casos de PLC= 100%, esto es, en estos casos se registró un flujo inicial= 0. (Ewers *et al.*, 2004).

Utilizando los valores calculados de PLC y los valores medidos de  $\Psi_r$  en el experimento de deshidratación, se obtuvo la ecuación para el ajuste al modelo

exponencial sigmoïdal de Pammenter y Vander Willigen (1998) de acuerdo a la ecuación 9 y usando el programa estadístico Stata 7 (Stata Corporation, 1985-2001).

$$PLC = 100 / (1 + \exp(a(\Psi - b))) \quad (\text{Ec. 9})$$

Donde  $\Psi$  es  $\Psi_r$ , PLC es la correspondiente pérdida de conductividad hidráulica y  $a$  y  $b$  son constantes.

Ahora, despejando  $\Psi$ :

$$\Psi = ((\ln((100/PLC) - 1)) / a) b \quad (\text{Ec. 10})$$

Se elaboró la gráfica (curva de vulnerabilidad) para obtener el  $PLC_{50\%}$  y así determinar la resistencia del xilema a la cavitación. El punto de intersección entre  $PLC_{50\%}$  y el potencial hídrico está dado por la ecuación:

$$PLC_{50\%} = ((\ln((100/50) - 1)) / a) b \quad (\text{Ec. 11})$$

## **5. Dinámica anual del estatus hídrico, del embolismo anatómico y del embolismo fisiológico.**

### 5.1. Estatus hídrico.

En los meses de Noviembre de 2009, Febrero, Abril, Junio, Julio, Septiembre y Noviembre de 2010, se colectaron entre 8 y 10 ramas de aproximadamente 2 metros de longitud, al azar y entre las 14:30 y 15:00 horas, haciendo diferencia en colectar la mitad de las ramas que tuvieran las hojas expuestas al sol y la otra mitad de las ramas con las hojas a la sombra (propia o ajena), de individuos adultos de *A. amorphoides*.

Dichas ramas se etiquetaron y conservaron (dejaron reposar) dentro de bolsas de plástico negras por alrededor de cuatro horas para permitir que se equilibraran las columnas de agua en los vasos del xilema. Al cabo de este tiempo se etiquetaron y colectaron al azar 24 segmentos de las ramas, 12 provenientes de las ramas con las

hojas expuestas al sol y 12 de las ramas con las hojas a la sombra, de 1 – 1.5 cm de diámetro y aproximadamente 22 cm de longitud. Los segmentos siempre se colectaron y conservaron bajo el agua (para evitar la intrusión de burbujas en el xilema y así alterar los datos de conductividad hidráulica) y se obtuvieron de las porciones terminales de las ramas secundarias.

De cada rama secundaria de la que se obtuvo un segmento de tallo, se colectó además una hoja al azar antes y otra después del tiempo de reposo, se guardaron dichas hojas en sobres de papel aluminio dentro de bolsas de plástico herméticas para evitar que siguieran perdiendo agua por evapotranspiración y conservar intacto el potencial hídrico al cual se encontraba el agua en el xilema al momento del corte de las hojas. Se midieron los potenciales hídricos de las hojas o potencial hídrico nativo ( $\Psi_n$ ) y el potencial hídrico del tallo o potencial hídrico reposado ( $\Psi_r$ ), utilizando la misma cámara de presión que se usó en el experimento de deshidratación.

Los segmentos de tallo colectados se etiquetaron en dos porciones, una para determinar el embolismo fisiológico y otra para el embolismo anatómico. Es así que cada segmento se cortó por la mitad (bajo el agua) y se pulieron los extremos de cada muestra con una navaja de un filo, quedando un total de 48 muestras, 24 para el lote “embolismo fisiológico” y 24 para el lote “embolismo anatómico”, además de que cada lote se compuso a su vez de 12 segmentos de la condición natural sol y 12 de sombra, de aproximadamente 10 cm de longitud.

A continuación se llevó a cabo la primera parte de la técnica de la doble tinción (Hargrave *et al.*, 1994; Quintanar-Isaías, 2009). Esta técnica consiste en teñir diferencialmente los vasos funcionales y los no funcionales de los segmentos de 10 cm obtenidos, con fucsina básica al 0.1% los primeros y, después de remover los

émbolos con agua a presión (0.1 MPa por al menos 1 minuto) (Fig. 9 y 10), con verde rápido acuoso al 0.1% los segundos. Después de realizar la técnica de la doble tinción, es posible diferenciar los vasos funcionales (teñidos con fucsina, V.F.), los no funcionales debido a la formación de émbolos por cavitación o “vasos bloqueados por aire” (teñidos con verde rápido, V.A.) y los vasos no funcionales que contienen tálides, gomas u otras sustancias (no teñidos, V.G.T.).



**Figura 9.** Remoción de burbujas de aire aplicando agua a presión a través del xilema de un segmento de tallo.



**Figura 10.** Primera parte de la técnica de la doble tinción, aplicación de fucsina para teñir los vasos funcionales.

Cuando se terminó esta parte de la doble tinción (tinción con fucsina), se conservaron las muestras teñidas sumergidas en agua con vinagre para evitar el desarrollo de microorganismos en el interior de los vasos del xilema hasta que se utilizaron en el laboratorio unas 6 horas después.

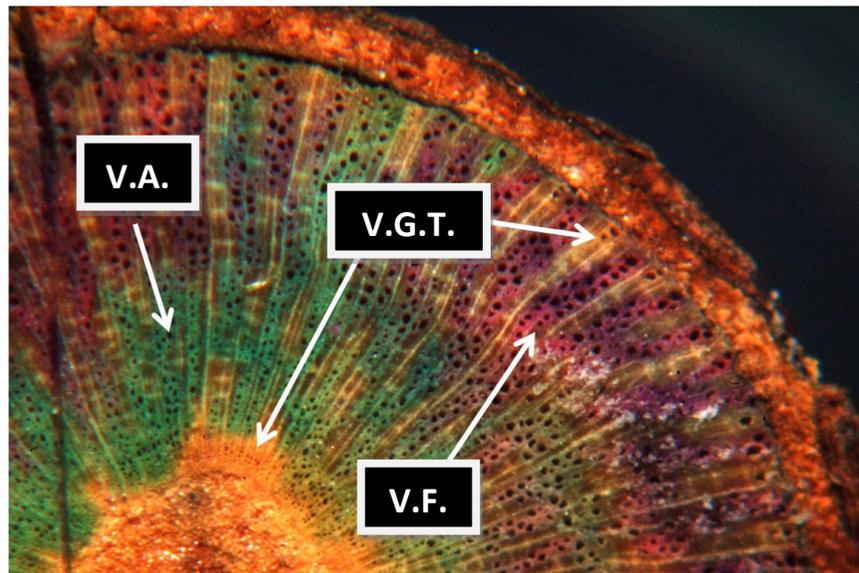
El número de muestras varió en algunos meses, en Noviembre de 2009, Febrero, Julio, Septiembre y Noviembre de 2010 se colectaron los 24 segmentos de tallo y en Abril y Junio de 2010 se colectaron únicamente 18 muestras pues las plantas no tuvieron hojas y no ofrecieron sombra en el primero y la misma *A. amorphoides* no presentó hojas y obviamente no ofreció sombra a sus hojas de las porciones más bajas en el segundo.

Todos los segmentos de tallo colectados bimestralmente, del lote de embolismo fisiológico, se montaron en una modificación del aparato de Sperry y se obtuvieron todos los parámetros hidráulicos tal y como fue descrito en el experimento de deshidratación y se interpretaron como elementos del estatus hídrico. El lote de

segmentos de tallo de embolismo anatómico se montó también en el aparato de Sperry pero únicamente para remover los émbolos formados por cavitación.

Se completó la técnica de la doble tinción en todos los segmentos de tallo y se realizó la medición del peso del volumen de agua desplazado, el peso fresco y, después de dejar secar aproximadamente 15 días cada segmento al aire libre, el peso seco. Utilizando un vernier se registró también la longitud, el diámetro total, el diámetro del xilema y el diámetro de la médula.

Cada segmento de tallo se cortó por la mitad, se pulió con una navaja de un filo y se contó el número de vasos totales, vasos teñidos con fucsina, vasos teñidos con verde rápido y vasos sin teñir (con un contador de células), observando la región pulida bajo un microscopio de disección marca Leica, modelo Zoom 2000 (Fig. 11).



**Figura 11.** Resultado de la técnica de la doble tinción, muestra lista para el conteo de las diferentes categorías de vasos. V.A.= Vasos embolizados con aire, V.F.= Vasos funcionales y V.G.T.= Vasos embolizados por tálides o gomas.

Utilizando los datos de peso fresco y peso seco registrados de cada segmento de tallo de las colectas bimestrales, se calculó el contenido de humedad de acuerdo a la ecuación 12 (Viscarra, 1998).

$$C.H.= ((Ph - Po) / Po) \times 100 \quad (\text{Ec. 12})$$

Donde Ph es el peso fresco, Po es el peso seco y C.H. es el contenido de humedad expresado en porcentaje.

Para la dinámica anual del estatus hídrico, se realizaron análisis de varianza de una vía para evaluar la existencia de diferencias significativas entre los meses de colecta. Posteriormente se realizó un análisis de comparaciones múltiples de Tukey-Kramer para determinar específicamente cuáles fueron los meses que difirieron del resto y cuáles formaron grupos (Zar, 1996). Para el estatus hídrico, se ponderó el número de V.A., V.F. y V.G.T. en función del número total de vasos obtenidos de los segmentos colectados bimestralmente, del lote del embolismo fisiológico, con el objetivo de expresar cada colecta como un porcentaje y también para analizar la dinámica anual de cada variable.

También se realizaron análisis de varianza de una vía de los elementos del estatus hídrico por mes de colecta entre temporadas (lluvias y secas) y entre condiciones naturales (sol y sombra), para evaluar la diferencia de los valores que tomó cada elemento al obtenerse de hojas y segmentos de tallo en las dos temporadas y en las dos condiciones de iluminación. Se analizó también la posible relación entre algunos de los elementos del estatus hídrico, así como la dependencia de algunos componentes con respecto a otros, mediante regresiones lineales simples (Zar, 1996).

Para todos los análisis realizados se utilizó el programa estadístico JMP 7 (SAS, 2007).

## 5.2. Embolismo anatómico y embolismo fisiológico.

Para el análisis de la dinámica anual del embolismo anatómico se utilizó la información obtenida del número de V.A., V.F. y V.T.G en la sección de estatus hídrico, pero se ponderaron en función del diámetro de cada segmento por que de este modo se hace notar el efecto del área del tallo ocupada por cada categoría y así poder analizar relaciones con el embolismo fisiológico.

Por otro lado, para el análisis del embolismo fisiológico se utilizó nuevamente la información de PLC de cada colecta.

Para evaluar la diferencia entre meses de colecta de los V.A., V.F. y V.G.T., se realizaron análisis de varianza de una vía y análisis de comparaciones múltiples. Se realizaron también análisis de varianza de una vía para determinar si existió diferencia entre los mismos V.A., V.F. y V.G.T. encontrados por condición natural (sol y sombra) y entre temporadas (secas y lluvias). Se realizaron los mismos análisis para el embolismo fisiológico, representado por el PLC de los mismos segmentos de tallo.

Se realizaron también regresiones lineales simples para analizar la relación del embolismo anatómico y el embolismo fisiológico.

Para todos los análisis realizados se utilizó el programa estadístico JMP 7 (SAS, 2007).

## **6. Análisis del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera.**

### 6.1. Potencial hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ).

A partir de la colecta del mes de Abril de 2010 se colocaron 6 tensiómetros de ensamblaje propio (Fig. 12), entre las 15:30 y las 16:30 horas para medir el potencial

hídrico del suelo ( $\Psi_s$ ), 3 justo debajo del dosel y alrededor del tronco principal de 2 individuos adultos de *A. amorphoides*.

En cada individuo se colocó cada uno de los tensiómetros a 3 profundidades:  $\Psi_{s1}$ = 18 cm,  $\Psi_{s2}$ = 27 cm y  $\Psi_{s3}$ = 32 cm (Fig. 13). Posteriormente se registró la presión medida (potencial hídrico) en cada tensiómetro al momento de ser colocado, después se revisó y registró entre las 19:00 y las 20:00; 23:00 y 24:00; 3:00 y 3:30; 6:00 y 8:00; 11:30 y finalmente a las 15:00 horas del día siguiente, la presión se registró en centi bares y se convirtió a mega pascales para propósitos de este estudio.



**Figura 12.** Tensiómetro de ensamble propio, utilizado en este estudio.



**Figura 13.** Tensiómetros colocados alrededor de un individuo de *A. amorphoides*.

## 6.2. Potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_{atm}$ ).

Con datos de humedad relativa (H.R.) y temperatura (T) tomados de una estación meteorológica marca Davis Instruments, modelo Vantage Pro2 montada a 2.45 km al noreste del sitio de estudio (Fig. 3) y utilizando la ecuación 13 (Salisbury & Ross, 1999), se calculó el potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_{atm}$ ) para el día y la hora en el que se colectaron las hojas para la medición del  $\Psi_n$  y la medición de los ángulos de apertura foliar. Lo anterior con el objetivo de poder analizar el cambio en dichos potenciales a nivel anual y su relación con el ángulo de apertura foliar antes mencionado, evitando errores asociados a haber tomado un valor de H.R. y/o T de otro momento (e incluso día).

$$\Psi_{atm} = -1.06 T \text{ Log}_{10} (100/HR) \quad (\text{Ec. 13})$$

Donde  $\Psi$  está dado en MPa, T en °K y HR= H.R.= humedad relativa.

Utilizando datos de precipitación (mm) y temperatura (°C) de tres años consecutivos tomados de la misma estación meteorológica, se elaboró el diagrama ombrotérmico del sitio de estudio (reportado en la sección de sitio de estudio en los antecedentes).

### 6.3. Construcción del gradiente de presiones del CSPA.

Con la información de  $\Psi_s$  (a tres profundidades),  $\Psi_n$  (potencial hídrico de la hoja) y  $\Psi_r$  (potencial hídrico del tallo) obtenida bimestralmente y el  $\Psi_{atm}$  calculado para cada colecta, se elaboró un gráfico (uno por condición natural -sol y sombra-) en el que se representó el gradiente de presiones. Para este fin se utilizó el programa estadístico JMP 7 (SAS, 2007). Para evaluar la diferencia de potenciales hídricos entre las hojas expuestas al sol y las hojas a la sombra, se realizaron análisis de varianza de una vía del  $\Psi_{n=hoja}$  y  $\Psi_{r=tallo}$  entre condiciones naturales (sol y sombra), utilizando el mismo programa.

## 7. Movimiento foliar, medición del ángulo de apertura foliar.

En cada mes de colecta se midieron los ángulos de apertura foliar de 34 hojas al azar, 17 expuestas al sol y 17 a la sombra, tomando como referencia el raquis, con un transportador circular convencional (Fig. 14), entre las 14:30 y las 15:00 horas. Las mismas 34 hojas se etiquetaron, colectaron y reservaron en sobres de papel aluminio dentro de bolsas de plástico herméticas. Posteriormente se midió el potencial hídrico de las hojas o potencial hídrico nativo ( $\Psi_n$ ) en el laboratorio.

En el mes de Junio de 2010 *A. amorphoides* no presentó hojas por lo que no se registraron ángulos de apertura foliar, pero sí se colectaron los raquis sin folíolos para medir el  $\Psi_n$ .



**Figura 14.** Medición del ángulo de apertura foliar.

Para analizar el comportamiento anual de los ángulos de apertura foliar, se graficaron los ángulos medidos bimestralmente, por condición natural (sol y sombra), en los que se muestra la media, el error estándar (de los valores de cada colecta) y la media de medias.

Las diferencias en los ángulos de apertura foliar entre condiciones (sol y sombra), meses de colecta y temporadas (secas y lluvias) fueron evaluadas por medio de estadística circular utilizando pruebas de  $F$  pareada o múltiple de Watson-Williams (Zar, 1996) según fuera el caso. Se elaboraron los gráficos de distribución de frecuencias circulares para representar la distribución angular de cada prueba. Tanto para los análisis estadísticos como para los gráficos que se acaban de mencionar se utilizó el programa estadístico NCSS 2007 (Hintze, 2009).

Para analizar la relación entre los elementos del CSPA ( $\Psi_s$ ,  $\Psi_{hoja}$ ,  $\Psi_{tallo}$  y  $\Psi_{atm}$ ) y algunos de los elementos selectos del estatus hídrico con el ángulo de apertura foliar, se realizaron regresiones angulares-lineales utilizando el programa de estadística circular Oriana 3.13 (Kovach Computing Systems, 1996-2010).

## **Resultados.**

### **1. Anatomía de la madera e índices fisiológico-anatómicos.**

#### 1.1. Descripción de la anatomía microscópica de la madera de *A. amorphoides*.

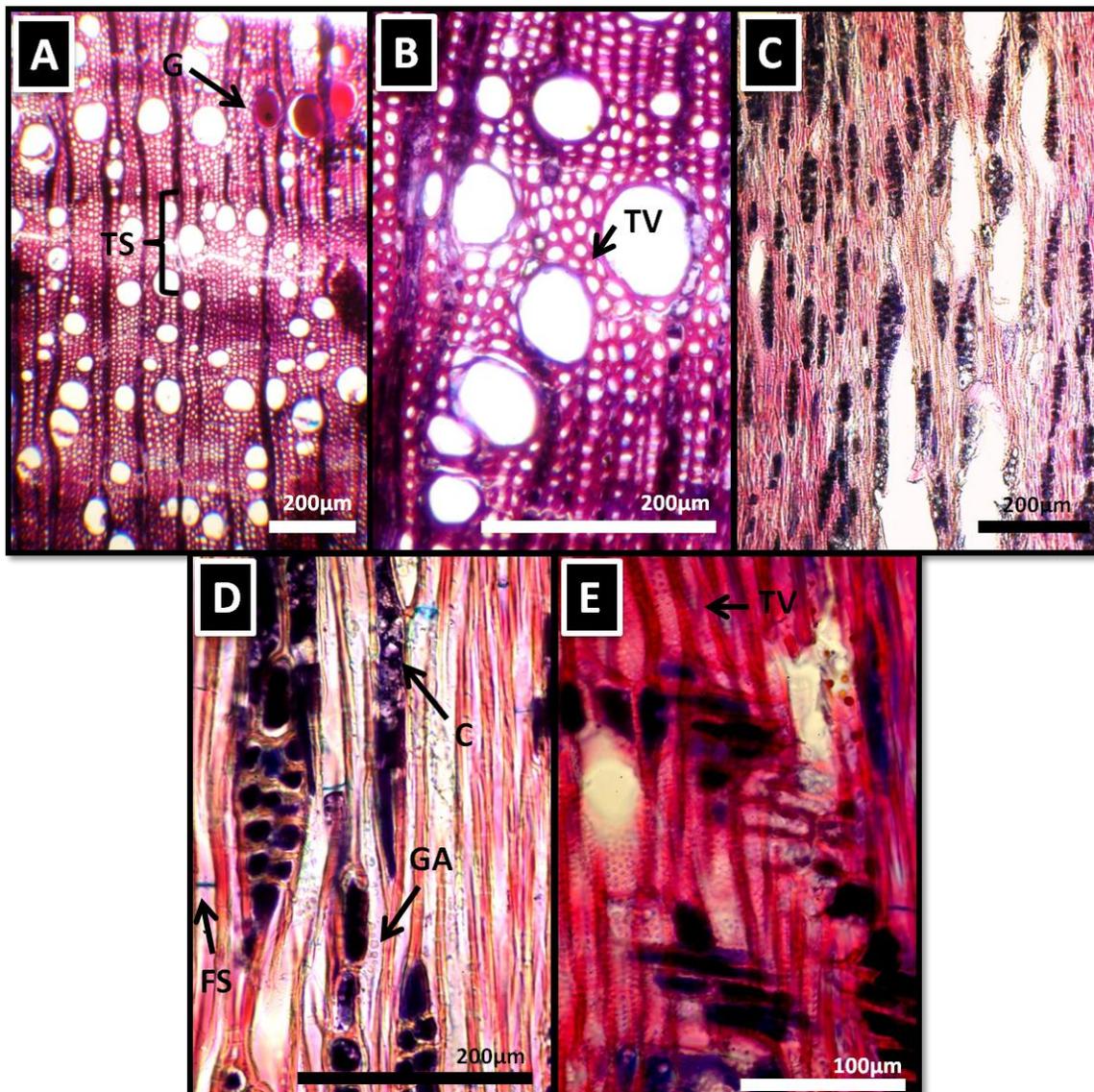
La madera no presenta anillos de crecimiento marcados. Los poros tienen una distribución difusa con tendencia semicircular (Fig. 15, A), están arreglados en un patrón radial y dendrítico, la mayoría son solitarios de contorno redondeado aunque algunos son agregados en múltiplos de 4 radiales, son numerosos de 40-100 vasos/mm<sup>2</sup> (46-77 vasos/mm<sup>2</sup>), con un diámetro tangencial de 50-100µm (52-104 µm). Los elementos de vaso presentan placas de perforación simples y sus paredes muestran punteaduras areoladas alternas pequeñas  $\leq 4\mu\text{m}$  (1-3 µm), algunos elementos de vaso presentan tílides y/o gomas (Fig. 15, A). Las punteaduras elemento de vaso-radio tienen bordes distinguibles y son similares en forma y tamaño a lo largo de las células de radio. Los elementos de vaso son medianos, tienen una longitud promedio de  $\leq 350\mu\text{m}$  (166.4-478 µm) y presentan tílides y gomas. Posee abundantes traqueidas vasculares (Fig. 15, B y E).

El parénquima axial es escaso, difuso y está compuesto en su mayoría por series de 3-4 células, aunque con frecuencia se observan 2 células de parénquima por serie longitudinal.

Los radios son heterogéneos, uni a multiseriados (1-5), los uniseriados tienen una altura promedio de 114 µm (62-156 µm) y los multiseriados de 229µm (104-385 µm). Aunque son pocos los casos, presenta radios agregados. En general, los radios están compuestos de células procumbentes con una fila de células erectas o cuadradas marginales, aunque se observan algunos radios con 2-4 filas de células

marginales. Hay en promedio  $\geq 12$  radios/mm<sup>2</sup> (9-16 radios/mm<sup>2</sup>). Presentan cristales romboidales (Fig. 15, D).

Las fibras son libriformes, la mayoría septadas, de pared delgada y una longitud promedio de 900-1600 $\mu$ m (800-1268  $\mu$ m), (Fig. 15, D). En algunas fibras se aprecia la presencia de almidones (Fig. 15, D). La madera tiene una gravedad específica de 0.6562 g/cm<sup>3</sup>.



**Figura. 15.** Fotomicrografías del xilema secundario de *A. amorphoides*: **A** y **B** secciones transversales, **C** y **D** secciones tangenciales y **E** sección radial. **G**= gomas, **TS**= tendencia semicircular, **TV**= traqueidas vasculares, **FS**= fibras septadas, **C**= cristales romboidales y **GA**= granos de almidón.

## 1.2. Índices fisiológico-anatómicos.

Se determinó el índice de vulnerabilidad (I.V., ecuación 2) y el de mesomorfia (I.M., ecuación 3) tomando los parámetros necesarios de la descripción anatómica de la madera de *A. amorphoides*.

$$\mathbf{I.V. = (55.6114 \mu\text{m}) / (77\text{vasos} / \text{mm}^2) = \mathbf{0.7222}} \quad (\text{Ec. 14})$$

$$\mathbf{I.M. = (0.7222) \times (239.1543 \mu\text{m}) = \mathbf{172.7172}} \quad (\text{Ec. 15})$$

Éstos índices sugieren que el xilema de *A. amorphoides* es muy resistente a la cavitación porque el  $\text{I.V.}_{A. amorphoides} < 1$  y es xerófito ya que el  $\text{I.M.}_{A. amorphoides} < 200$ , esto es, de acuerdo al I.V. la planta se encuentra en situación estresante y el I.M. indica el valor hídrico de respuesta al xilema. Por otro lado, con datos de la misma procedencia que los índices anteriores, se determinó el índice de colapso (I.C) dado por la ecuación 4:

$$\mathbf{I.C. = (15.1886 \mu\text{m} / 55.6114 \mu\text{m})^2 = \mathbf{0.0745}} \quad (\text{Ec. 16})$$

El valor de I.C. obtenido para esta planta indica la resistencia a la implosión de los vasos en función del grosor de sus paredes, lo que está relacionado con la densidad de la madera y con la gravedad específica de la misma.

Se calculó también el índice de proporción (I.P., porcentaje de la longitud del vaso ocupada por el diámetro del mismo, ecuación 5).

$$\mathbf{I.P. = (55.6114 \mu\text{m} / 239.1543 \mu\text{m}) \times 100 = \mathbf{23.2533\%}} \quad (\text{Ec. 17})$$

El reducido valor de I.P. indicó que los elementos de vaso son, en general, relativamente largos y angostos, lo que una vez más sugiere que el xilema de esta planta es muy resistente a la cavitación.

## 2. Curva de vulnerabilidad y resistencia a la cavitación.

Se construyó la curva de vulnerabilidad de acuerdo al modelo exponencial sigmoideal de Pammenter y Vander Willigen (1998), (ecuación 9).

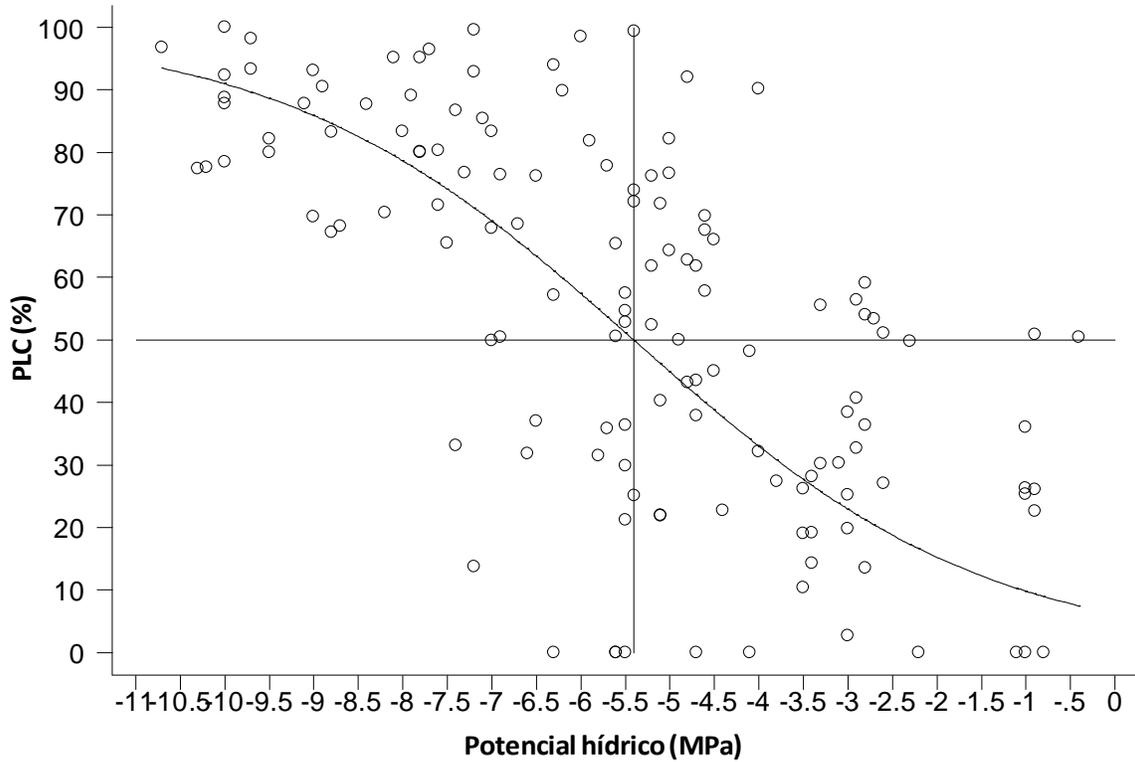
Utilizando la ecuación 10 para *A. amorphoides* tenemos que:

$$\Psi = ((\text{Ln} ((100/\text{PLC})-1)) / 0.5032) - 5.4075 \quad (\text{Ec. 18})$$

Ahora, se obtuvo el valor del  $\text{PLC}_{50\%}$  de acuerdo a la ecuación 11:

$$\text{PLC}_{50\%} = ((\text{Ln} ((100/50)-1)) / 0.5032365) - 5.4075 = \mathbf{-5.4075} \quad (\text{Ec. 19})$$

El valor resultante de la ecuación 19 indica que a un potencial hídrico de -5.4075 MPa *A. amorphoides* pierde la conductividad hidráulica del 50% de sus vasos naturalmente funcionales. Es en esta presión que se intersecta el  $\text{PLC}_{50\%}$  con la curva exponencial sigmoideal del modelo de Pammenter-Vander Willigen (Fig. 16). Sustituyendo diferentes porcentajes de PLC en la ecuación 19, se tabuló el potencial hídrico correspondiente a cada PLC desde 10% y hasta 90%, de este modo y conociendo potenciales hídricos medidos específicos (o rangos de presiones), es posible predecir el grado de pérdida de conductividad hidráulica que experimenta la planta (Tabla 1).



**Figura. 16:** Curva de vulnerabilidad del xilema secundario de *A. amorphoides*. Los círculos en el gráfico son los valores experimentales, la línea curva (exponencial-sigmoidal) continua representa los valores ajustados del modelo exponencial-sigmoidal ( $R^2=0.8$ ,  $P<0.05$ ), las líneas rectas vertical y horizontal indican el punto exacto del  $PLC_{50\%}$ .

<b>PLC (%)</b>	<b><math>\Psi_r</math> (MPa)</b>
90	-9.7738
80	-8.1623
70	-7.0913
60	-6.2133
<b>50</b>	<b>-5.4075</b>
40	-4.6019
30	-3.7239
20	-2.6528
10	-1.0414

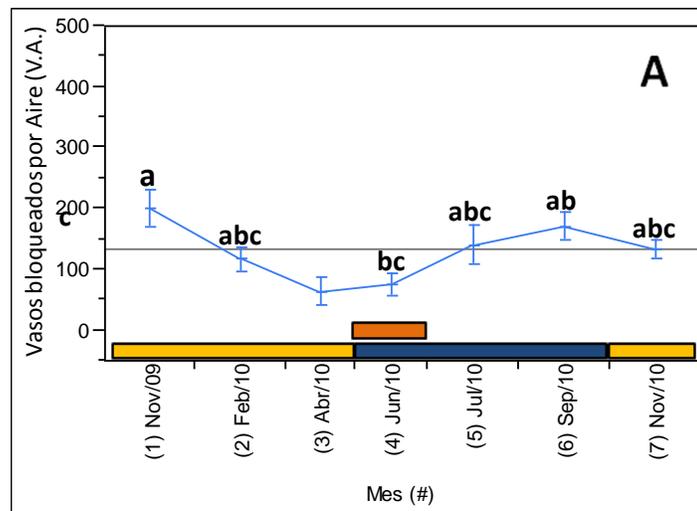
**Tabla 1.** Tabulación de la ecuación 21, de 10% a 90% de PLC con sus correspondientes  $\Psi_r$  (MPa).

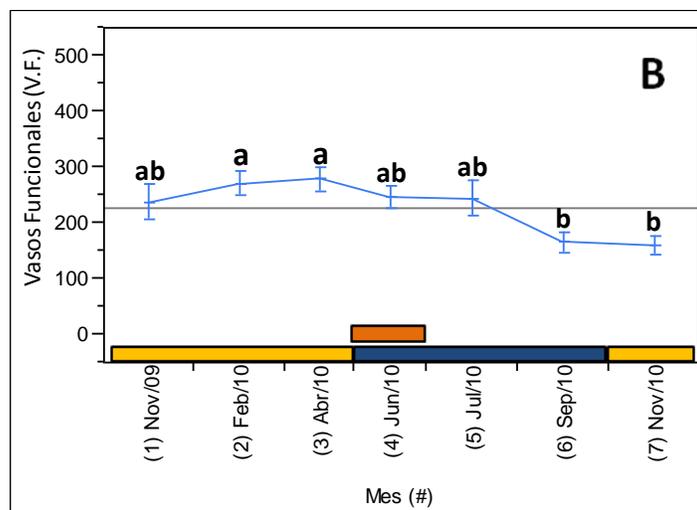
### 3. Dinámica anual del embolismo anatómico, el embolismo fisiológico y el estatus hídrico.

3.1. Embolismo anatómico: diferencias anuales del número de vasos bloqueados por aire (V.A.), vasos funcionales (V.F.) y vasos bloqueados por gomas o tílides (V.G.T.).

Al analizar el embolismo anatómico entre meses se detectaron diferencias significativas en el número de V.A. y V.F. (Figs. 17, A y B), no así en el caso del número de V.G.T.

En particular el análisis de comparaciones múltiples reveló que el valor medio más alto y más bajo de V.A. se presentó en el mes de Noviembre de 2009 y Abril de 2010, respectivamente (Fig. 17, A). Para el caso del número de V.F., los análisis revelaron que los valores en Febrero y Abril de 2010 son significativamente mayores a los de Septiembre y Noviembre de 2010 (Fig. 17, B). No se detectaron diferencias en el número de V.G.T. entre meses.



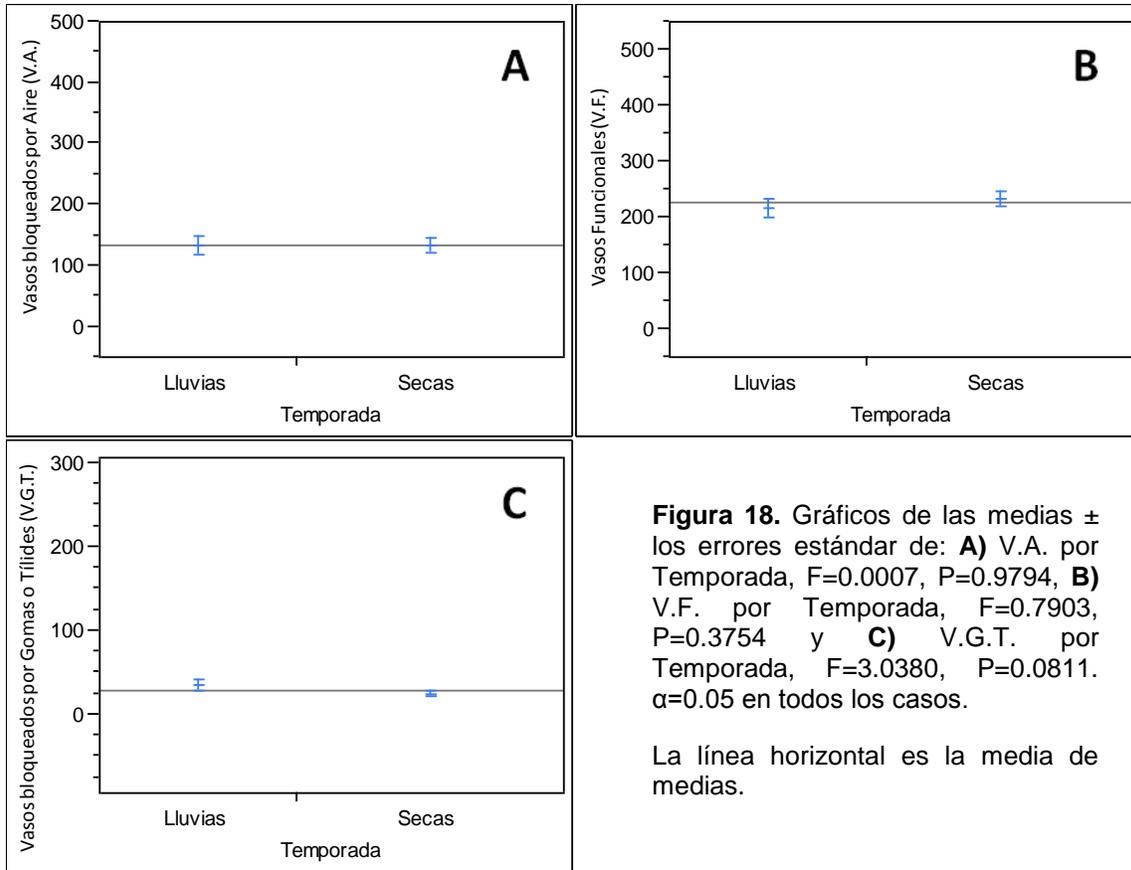


**Figura 17.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** V.A. por Mes (#),  $F=3.8626$ ,  $P=0.0013$  y **B)** V.F. por Mes (#),  $F=3.8051$ ,  $P=0$ .  $\alpha=0.05$  en ambos casos. La línea horizontal es la media de medias. Las letras situadas arriba de cada punto indican el resultado del análisis de comparaciones múltiples Tukey-Kramer,  $q=2.98876$  y  $\alpha=0.05$  en todos los casos. La barra anaranjada en Junio de 2010 indica que en ese mes *A. amorphoides* no presentó hojas, las barras amarillas y la barra azul indican la temporada de secas y la de lluvias, respectivamente. La línea azul las medias de cada mes e ilustra el comportamiento anual de cada categoría.

3.2. Embolismo anatómico, diferencias del número del número de vasos bloqueados por aire (V.A.), vasos funcionales (V.F.) y vasos bloqueados por gomas o tílides (V.G.T.), por temporada (secas y lluvias) y por condición natural (sol y sombra).

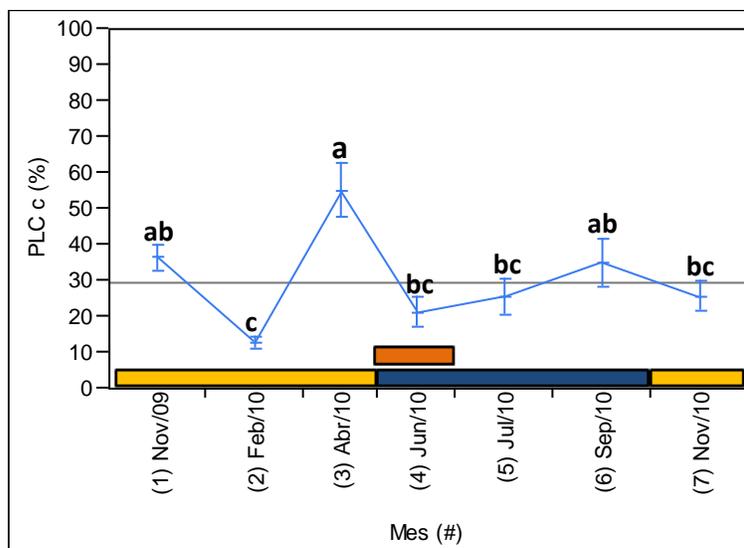
Al analizar los datos del número de V.A., V.F. y V.G.T. de las 7 colectas en conjunto no se detectaron diferencias significativas en ninguno de los casos cuando se comparó cada categoría entre temporadas (lluvias y secas) (Fig. 18).

Cuando se realizó la misma comparación anterior, pero dividiendo las 7 colectas en hojas expuestas al sol y hojas a la sombra, se observó la presencia de un número significativamente mayor de V.G.T. en la temporada de lluvias en condiciones de sombra, no así en condiciones de sol. Se observó además la carencia de diferencias significativas en todas las demás comparaciones.



### 3.3. Embolismo fisiológico: cambios anuales de la pérdida de conductividad hidráulica.

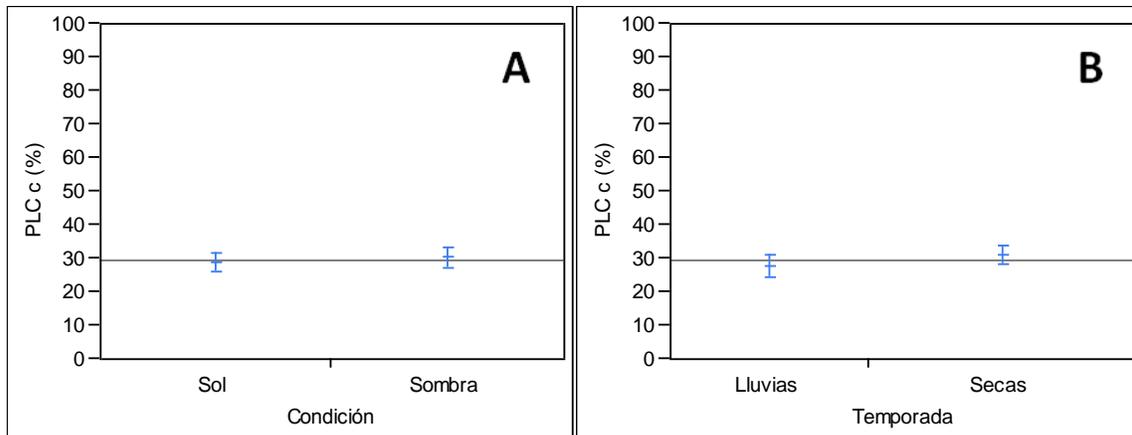
Se observó que el embolismo fisiológico, representado por la pérdida de conductividad hidráulica (PLC), fue en general más variable que el embolismo anatómico en cualquiera de sus categorías. Cuando se analizó el PLC se detectaron diferencias significativas entre meses de colecta (Fig. 19), en donde Abril y Febrero de 2010 experimentaron los valores más altos y más bajos respectivamente. Fue notable la diferencia de PLC entre uno de los meses con mayor temperatura y menor precipitación (Abril de 2010) y el mes con mayor precipitación, Julio de 2010, (Fig. 19), tomando como referencia el diagrama ombrotérmico presentado en la sección de antecedentes.



**Figura 19.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: PLC (%) por Mes (#),  $F=7.0035$ ,  $P<0.0001$ .  $\alpha=0.05$ . La línea horizontal es la media de medias, los puntos muestran el promedio  $\pm$  el error estándar. Las letras situadas arriba de cada punto indican el resultado del análisis de comparaciones múltiples Tukey-Kramer,  $q=2.98876$  y  $\alpha=0.05$ . La barra anaranjada en Junio de 2010 indica que en ese mes *A. morphoides* no presentó hojas, las barras amarillas y la barra azul indican la temporada de secas y la de lluvias, respectivamente. La línea azul conecta las medias de cada mes e ilustra el comportamiento anual del PLC.

### 3.3.1. Embolismo fisiológico, diferencias del PLC entre temporadas (secas y lluvias) y entre condiciones naturales (sol y sombra).

Los resultados del análisis revelaron la ausencia de diferencia en el PLC entre temporadas ( $F= 0.6107$ ,  $P=0.4357$ ) (Fig. 20, B). En este mismo sentido, no se encontraron diferencias significativas en el PLC de las hojas de las ramas expuestas al sol respecto a las que se encontraban a la sombra ( $F=0.1077$ ,  $P=0.7432$ ) (Fig. 20, A).



**Figura 20.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** PLC (%) por Condición y **B)** PLC (%) por Temporada. La línea horizontal es la media de medias.  $\alpha=0.05$  en ambos casos.

### 3.4. Relación entre el embolismo anatómico y el embolismo fisiológico.

Se detectó relación significativa entre el embolismo anatómico (como variables dependientes) y el fisiológico (como variable independiente). El análisis reveló la relación positiva entre la pérdida de conductividad hidráulica y los V.A. ( $R^2=0.14372$ ,  $F=23.4909$ ,  $P<0.0001$ ), así como una relación negativa entre el PLC y los V.F. ( $R^2=-0.078208$ ,  $F=12.369$ ,  $P=0.0006$ ) y, ninguna relación entre el PLC y los V.G.T ( $R^2=-0.00622$ ,  $F=0.171$ ,  $P=0.6799$ ). Lo anterior probablemente debido a que los V.G.T. son menos variables en función del número de eventos de cavitación porque no son necesariamente vasos obstruidos por aire, pueden estar obstruidos por gomas o tálides en esta planta.

### 3.5. Estatus hídrico: dinámica anual y diferencias entre condiciones naturales (sol y sombra).

Cuando se analizaron los componentes del estatus hídrico entre condiciones naturales (sol y sombra), se detectaron diferencias significativas de al menos un mes de colecta, en prácticamente todos los componentes (Tabla 2), exceptuando

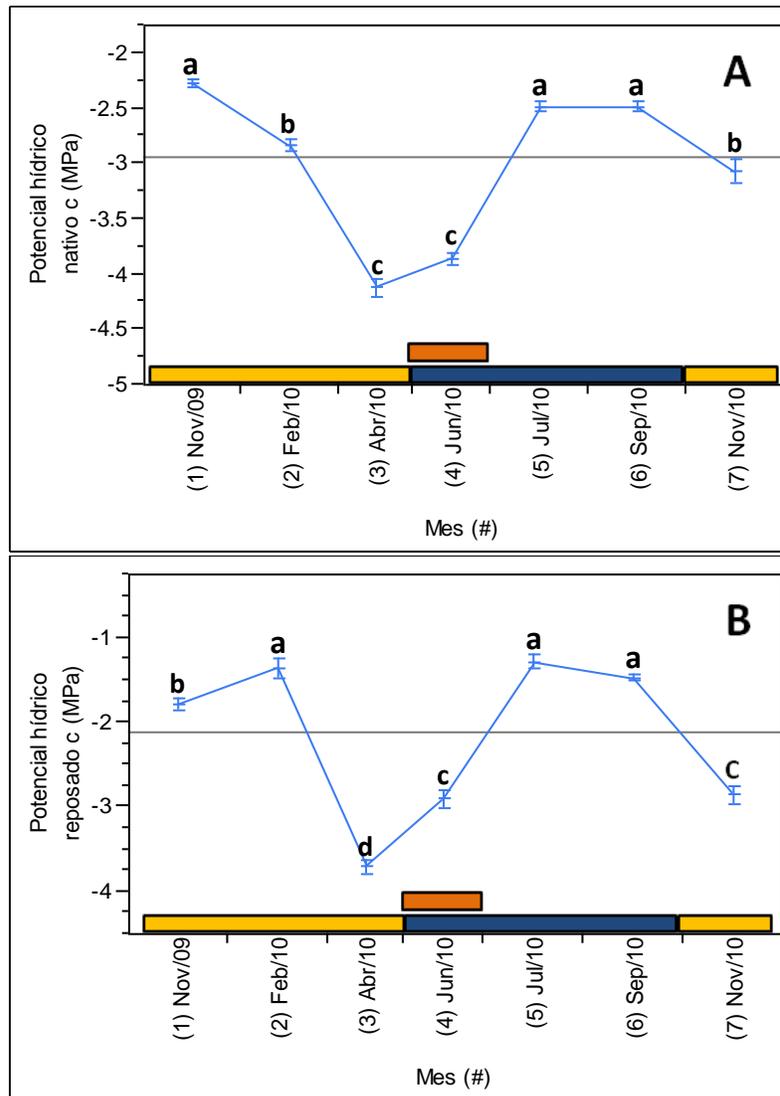
únicamente a los V.G.T. que, como en la sección de embolismo anatómico, presentaron menor variabilidad anual que los V.A. y V.F.

<b>Componente del estatus hídrico.</b>	<b>Condición natural</b>	<b>F</b>	<b>P</b>
<b><math>\Psi_n</math></b>	Sol	71.7533	<b>&lt;0.0001 *</b>
	Sombra	121.5621	<b>&lt;0.0001 *</b>
<b><math>\Psi_r</math></b>	Sol	69.9463	<b>&lt;0.0001 *</b>
	Sombra	93.5917	<b>&lt;0.0001 *</b>
<b>PLC</b>	Sol	3.4285	<b>0.005 *</b>
	Sombra	4.5224	<b>0.0006 *</b>
<b><math>K_{hi}</math></b>	Sol	8.6386	<b>&lt;0.0001 *</b>
	Sombra	5.2096	<b>0.0002*</b>
<b><math>K_{hmax}</math></b>	Sol	2.6102	<b>0.0241 *</b>
	Sombra	8.4405	<b>&lt;0.0001 *</b>
<b><math>K_{si}</math></b>	Sol	11.7132	<b>&lt;0.0001 *</b>
	Sombra	6.6656	<b>&lt;0.0001 *</b>
<b><math>K_{smax}</math></b>	Sol	3.0252	<b>0.0108 *</b>
	Sombra	10.4332	<b>&lt;0.0001 *</b>
<b>C.H.</b>	Sol	35.9607	<b>&lt;0.0001 *</b>
	Sombra	9.5755	<b>&lt;0.0001 *</b>
<b>V.A.</b>	Sol	3.2277	<b>0.0073*</b>
	Sombra	4.7753	<b>0.0004*</b>
<b>V.F.</b>	Sol	2.8943	<b>0.0140*</b>
	Sombra	4.6279	<b>0.0005*</b>
<b>V.G.T.</b>	Sol	1.3437	0.2495
	Sombra	0.7900	0.5807

**Tabla 2.** Análisis de varianza de una vía de “componentes del estatus hídrico” por mes (todas las colectas juntas), por condición natural (sol y sombra). El asterisco (\*) indica diferencias significativas.  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

Se observó que el  $\Psi_n$  y el  $\Psi_r$  se comportaron de manera similar a lo largo del año (Fig. 21, A y B, respectivamente), registrándose en el mes de Abril de 2010 las presiones más negativas. Cabe mencionar que, de acuerdo al diagrama ombrotérmico, este mes corresponde con la temporada de secas y coincide con

registros de altas temperaturas. Por otro lado, se observó que los meses de Julio – Septiembre de 2010 y Noviembre de 2009 tuvieron los potenciales menos negativos, lo que concuerda con la temporada de lluvias en el diagrama ombrotérmico.



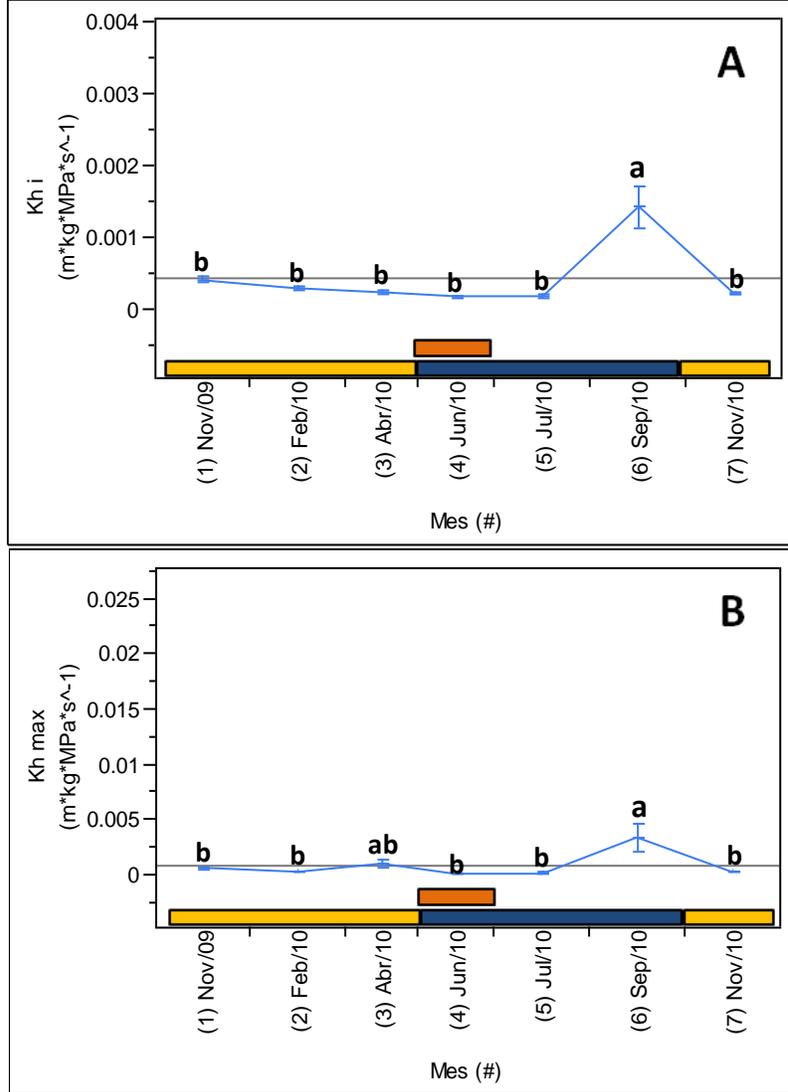
**Figura 21.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** Potencial hídrico nativo c (MPa) por Mes (#),  $F=117.3435$ ,  $P<0.0001$  y **B)** Potencial hídrico reposado c (MPa) por Mes (#),  $F=107.5034$ ,  $P<0.0001$ .  $\alpha=0.05$  en ambos casos. La línea horizontal es la media de medias. Las letras situadas arriba de cada punto indican el resultado del análisis de comparaciones múltiples Tukey-Kramer,  $q=2.98876$  y  $\alpha=0.05$  en ambos casos. La barra anaranjada en Junio de 2010 indica que en ese mes *A. amorphoides* no presentó hojas, las barras amarillas y la barra azul indican la temporada de secas y la de lluvias, respectivamente. La línea azul conecta las medias de cada mes e ilustra el comportamiento anual de los potenciales hídricos.

Retomando el PLC analizado de la sección 3.3., fue en Abril de 2010 donde se registró el mayor porcentaje de éste (50 % - 65 % aprox.), el menor se registró en Febrero del mismo año (15 % aprox.) y en Junio, Julio y Noviembre de 2010 se observó un PLC poco variable (17 % - 30 % aprox.).

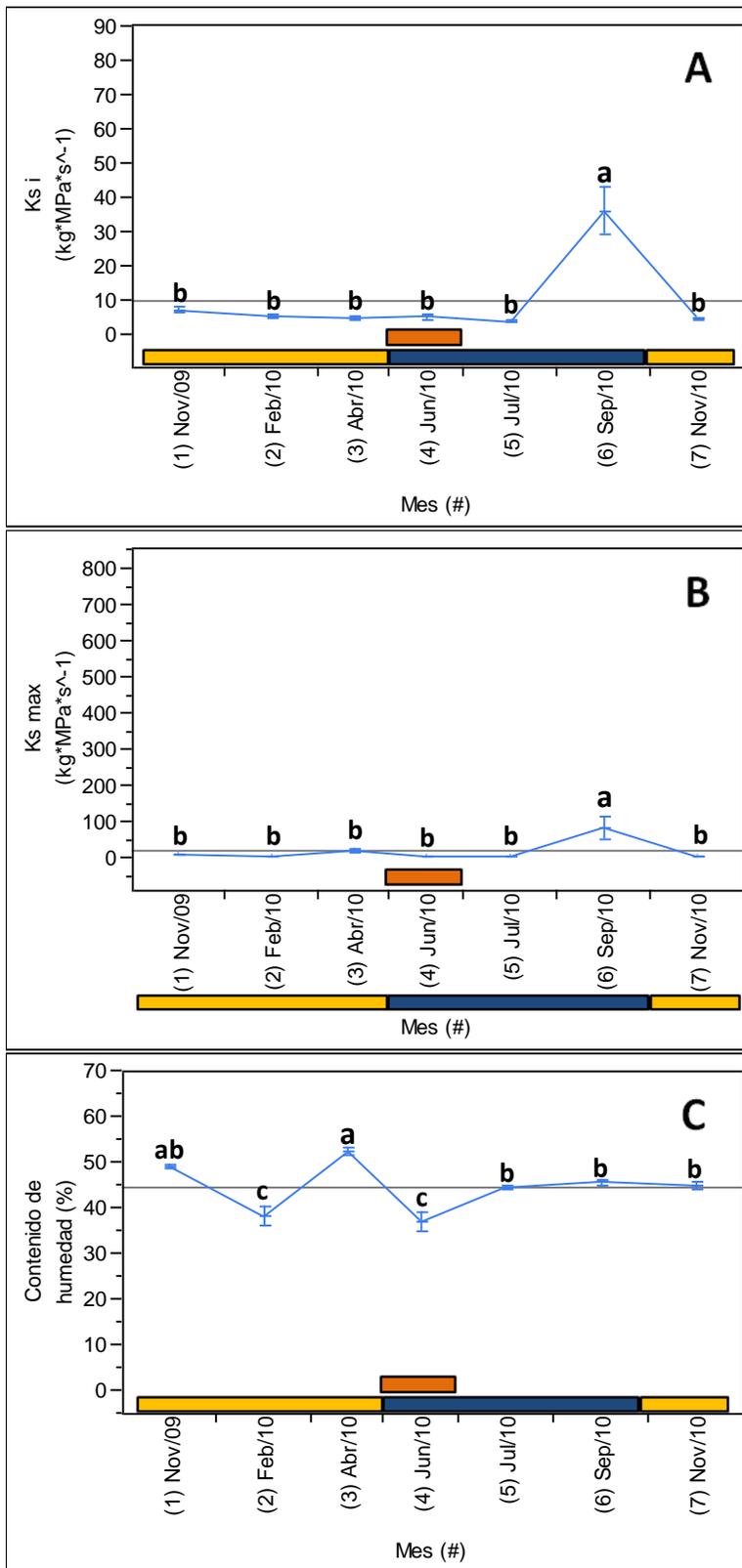
En cuanto a la conductividad hidráulica, se observó que en general todas se comportaron de un modo similar a lo largo del año. Se detectó un aumento significativo de conductividad en Septiembre de 2010 (Fig. 22, A y B y Fig. 23, A y B). Se observó también un descenso constante de la  $K_{hi}$  y la  $K_{si}$  de Noviembre de 2009 a Junio de 2010, un aumento en Septiembre de 2010 y de nuevo un descenso en Noviembre de 2010.

Es importante mencionar que aunque en Junio de 2010 *A. amorphoides* no tuvo hojas en el sitio de estudio, no fue en éste mes que se registraron los mínimos de conductividad hidráulica,  $\Psi_n$ ,  $\Psi_r$ , PLC, V.A., V.F. ni V.G.T., pero sí el mínimo de C.H. (Fig. 23, C). Contrario a lo esperado, se observó que el C.H. fue mayor en el mes de Abril de 2010 (50% - 55% aprox.) y el menor en Junio de 2010 (35% - 40% aprox.).

Se identificó también que los meses de Noviembre 2009/2010 tuvieron un porcentaje de V.A. muy parecido al de Septiembre de 2010 y Junio de 2010 al de Abril de 2010 (Fig. 24, A). La dinámica anual de los V.F. fue exactamente lo opuesto a la de los V.A., (Fig. 24, B) como consecuencia del método utilizado para la estimación del porcentaje de vasos en cada categoría.



**Figura 22.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)**  $Kh_i$  ( $m \cdot kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ ) por Mes (#),  $F=13.9065$ ,  $P<0.0001$  y **B)**  $Kh_{max}$  ( $m \cdot kg \cdot MPa \cdot s^{-1}$ ) por Mes (#),  $F=4.8315$ ,  $P=0.0002$ .  $\alpha=0.05$  en ambos casos. La línea horizontal es la media de medias. Las letras situadas arriba de cada punto indican el resultado del análisis de comparaciones múltiples Tukey-Kramer,  $q=2.98876$  y  $\alpha=0.05$  en ambos casos. La barra anaranjada en Junio de 2010 indica que en ese mes *A. amorphoides* no presentó hojas, las barras amarillas y la barra azul indican la temporada de secas y la de lluvias, respectivamente. La línea azul conecta las medias de cada mes e ilustra el comportamiento anual de la  $Kh_{max}$  y  $Kh_i$ .



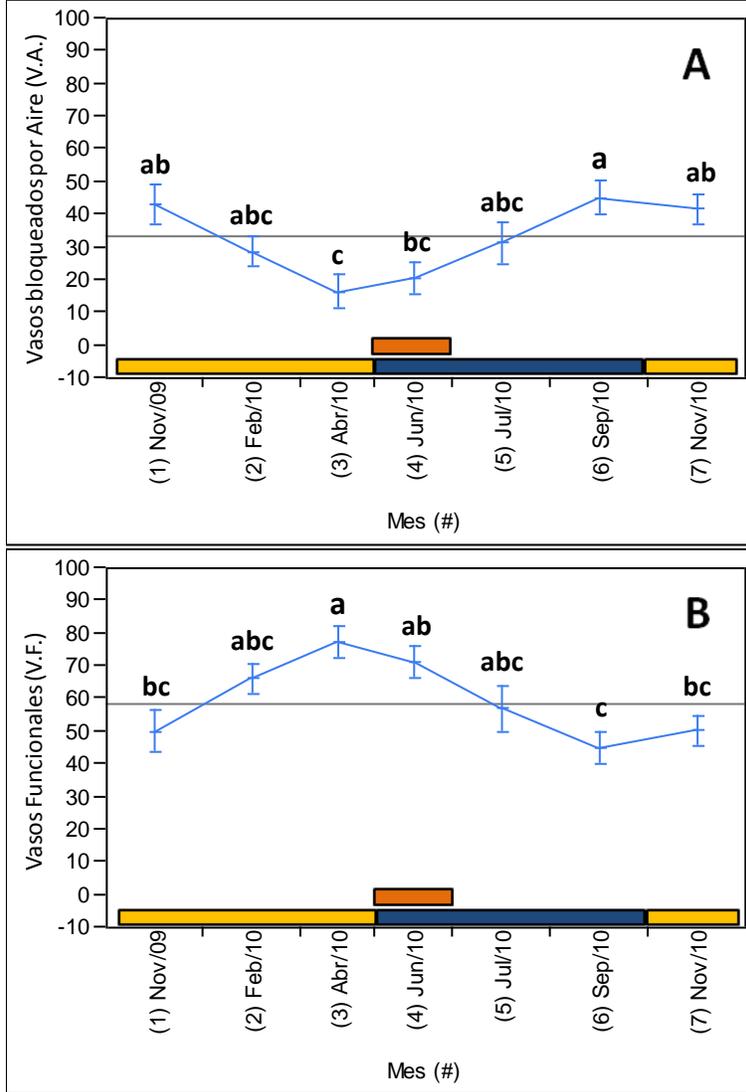
**Figura 23.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)**  $Ks_i$  (kg\*MPa\*s<sup>-1</sup>) por Mes (#),  $F=18.3079$ ,  $P<0.0001$ , **B)**  $Ks_{max}$  (kg\*MPa\*s<sup>-1</sup>) por Mes (#),  $F=5.7752$ ,  $P<0.0001$  y **C)** Contenido de humedad (%) por Mes (#),  $F=20.2751$ ,  $P<0.0001$ .  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

La línea horizontal es la media de medias.

Las letras situadas arriba de cada punto indican el resultado del análisis de comparaciones múltiples Tukey-Kramer,  $q=2.98876$  y  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

La barra anaranjada en Junio de 2010 indica que en ese mes *A. amorphoides* no presentó hojas, las barras amarillas y la barra azul indican la temporada de secas y la de lluvias, respectivamente.

La línea azul conecta las medias de cada mes e ilustra el comportamiento anual de la conductividad hidráulica específica y del contenido de humedad.



**Figura 24.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** V.A. por Mes (#),  $F=4.1846$ ,  $P=0.0006$  y **B)** V.F. por Mes (#),  $F=4.6119$ ,  $P=0.0003$ .  $\alpha=0.05$  en ambos casos.

La línea horizontal es la media de medias.

Las letras situadas arriba de cada punto indican el resultado del análisis de comparaciones múltiples Tukey-Kramer,  $q=2.98876$  y  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

La barra anaranjada en Junio de 2010 indica que en ese mes *A. amorphoides* no presentó hojas, las barras amarillas y la barra azul indican la temporada de secas y la de lluvias, respectivamente.

La línea azul conecta las medias de cada mes e ilustra el comportamiento anual de los V.A., V.F. y V.G.T.

La  $K_{s_{max}}$  tuvo el mismo comportamiento, en cuanto a diferencias entre meses se refiere, que la  $K_{s_i}$  (Fig. 23 B y A, respectivamente), sin embargo se detectó significativamente mayor conductividad hidráulica en Septiembre de 2010.

En cuanto al C.H., los meses Febrero y Junio de 2010 presentaron un porcentaje significativamente menor de contenido de humedad que el resto de los meses de colecta (Fig. 23, C).

El número de vasos funcionales y no funcionales expresados en porcentaje presentó diferencias anuales un poco diferentes a los presentados en la sección del embolismo anatómico. El porcentaje de V.A. del mes de Abril de 2010 fue significativamente menor que cuatro de los meses de colecta, tres de los cuales son de la temporada de secas (Fig. 24, A). Las diferencias anuales de los V.F. fueron iguales a las de los V.A. (Fig. 24, B) y, los V.G.T. no presentaron diferencias significativas entre meses.

### 3.5.1. Diferencias por mes de colecta entre condiciones naturales (sol y sombra) y entre temporadas (lluvias y secas).

Cuando se analizaron las diferencias de los componentes del estatus hídrico entre condiciones naturales, individualmente para cada mes de colecta, (Anexo 1), se detectaron diferencias significativas en los meses de Febrero, Julio, Septiembre y Noviembre de 2010 para el  $\Psi_n$  y Febrero, Julio y Noviembre de 2010 para el  $\Psi_r$ . No se observaron diferencias significativas en el PLC salvo en Julio de 2010, la  $Kh_i$  y  $Ks_i$  difirieron significativamente en Febrero y Abril de 2010, en cuanto a la  $K_{si}$ , fue marginalmente significativa la diferencia en éste último mes y también presentó diferencias en Noviembre de 2010 (Anexo 1).

Se presentaron diferencias significativas de la  $Kh_{max}$  en Febrero de 2010 y de la  $Ks_{max}$  en Febrero y Noviembre de 2010. Sólo se obtuvo diferencia significativa en el contenido de humedad en Julio de 2010. En cuanto al embolismo anatómico, se observaron diferencias significativas por condición en Febrero de 2010 en los V.A., Febrero y Abril de 2010 en los V.F. y Abril de 2010 los V.G.T. (Anexo 1).

Se observó que tanto el  $\Psi_n$  como el  $\Psi_r$  tienden a ser más negativos en condiciones de sol que en condiciones de sombra, la pérdida de conductividad hidráulica no

parece ser influenciada fuertemente por la condición a la que estén sujetas las hojas, sin embargo, tiende a ser mayor el PLC en condiciones de sombra, del mismo modo, la conductividad hidráulica parece ser indistinta del sol o de la sombra en esta planta pero se observó que en la mayoría de los casos fue mayor la conducción de agua en condiciones de sol que en condiciones de sombra (Anexo 1).

De acuerdo a lo anterior, también se observó que en la mayoría de las colectas fue mayor el C.H. en plantas con las hojas expuestas al sol que en plantas con las hojas a la sombra.

Los vasos bloqueados por aire presentaron la misma tendencia en todas las colectas, esto es, se obtuvo una tendencia a la presencia de un mayor porcentaje de V.A. en condiciones de sombra; por el contrario, se identificó la tendencia a un mayor porcentaje de V.F. en condiciones de sol. Fue posible identificar un mayor porcentaje de V.G.T. en condiciones de sol en la temporada de secas y al contrario, un mayor porcentaje de dicha categoría de vasos en condiciones de sombra en la temporada de lluvias (Anexo 1).

Al analizar las diferencias de los otros componentes del estatus hídrico entre temporadas se observó que el  $\Psi_r$  fue significativamente más negativo en la temporada de secas (misma tendencia -no significativa- que presentó el  $\Psi_n$ ).

Se obtuvo mayor PLC en la temporada de lluvias que conlleva a un mayor C.H. en la temporada de secas. El porcentaje de V.A. fue prácticamente igual en ambas temporadas ( $F=0.0036$ ,  $P=0.9366$ , tabla 3), mientras que el porcentaje de V.F. tendió a ser mayor en la temporada de secas, por otro lado el porcentaje de V.G.T. fue ligeramente mayor en la temporada de lluvias.

Componente del estatus hídrico.	F	P
$\Psi_n$	1.2919	0.2574
$\Psi_r$	13.2622	<b>0.0004*</b>
PLC	0.6107	0.4357
$Kh_i$	8.7278	<b>0.0036*</b>
$Kh_{max}$	3.384	0.0677
$Ks_i$	14.6136	<b>0.0002*</b>
$Ks_{max}$	5.238	<b>0.0234*</b>
C.H.	6.4645	<b>0.0120*</b>
V.A.	0.0063	0.9366
V.F.	0.5089	0.4767
V.G.T.	2.7913	0.0968

**Tabla 3.** Análisis de varianza de una vía de “componentes del estatus hídrico” por temporada (lluvias y secas). El asterisco (\*) indica diferencias significativas.  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

### 3.5.2. Relaciones entre los elementos del estatus hídrico.

Se observó que el  $\Psi_r$  se relaciona positivamente con las conductividades hidráulicas iniciales (experimental y específica) y con los V.A.; por el contrario, tuvo relación negativa con el PLC, el C.H. y con los V.F.

Aunque también se trata de presión negativa, el  $\Psi_n$ , al expresar el potencial hídrico de la hoja, tuvo relación (positiva) con la  $Kh_i$  (Anexo 2), pues esta conductividad hidráulica es la más relacionada con éste potencial, toda vez que es el flujo de agua experimental inicial medido a cierta presión ( $\Psi_n$ ) de agua en el xilema.

## 4. Análisis del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera (CSPA), por condición natural (sol y sombra).

Con los datos de presión del suelo ( $\Psi_s$ ), el potencial hídrico del tallo ( $\Psi_{tallo}=\Psi_r$ ), el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_{hoja}=\Psi_n$ ) y el potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_{atm}$ ), se

graficó el comportamiento anual del gradiente de presiones o continuo suelo-planta-atmósfera (Fig. 25), para cada condición natural estudiada (sol y sombra).

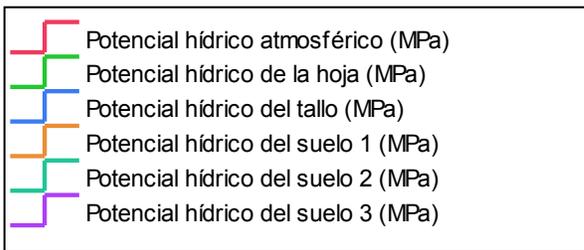
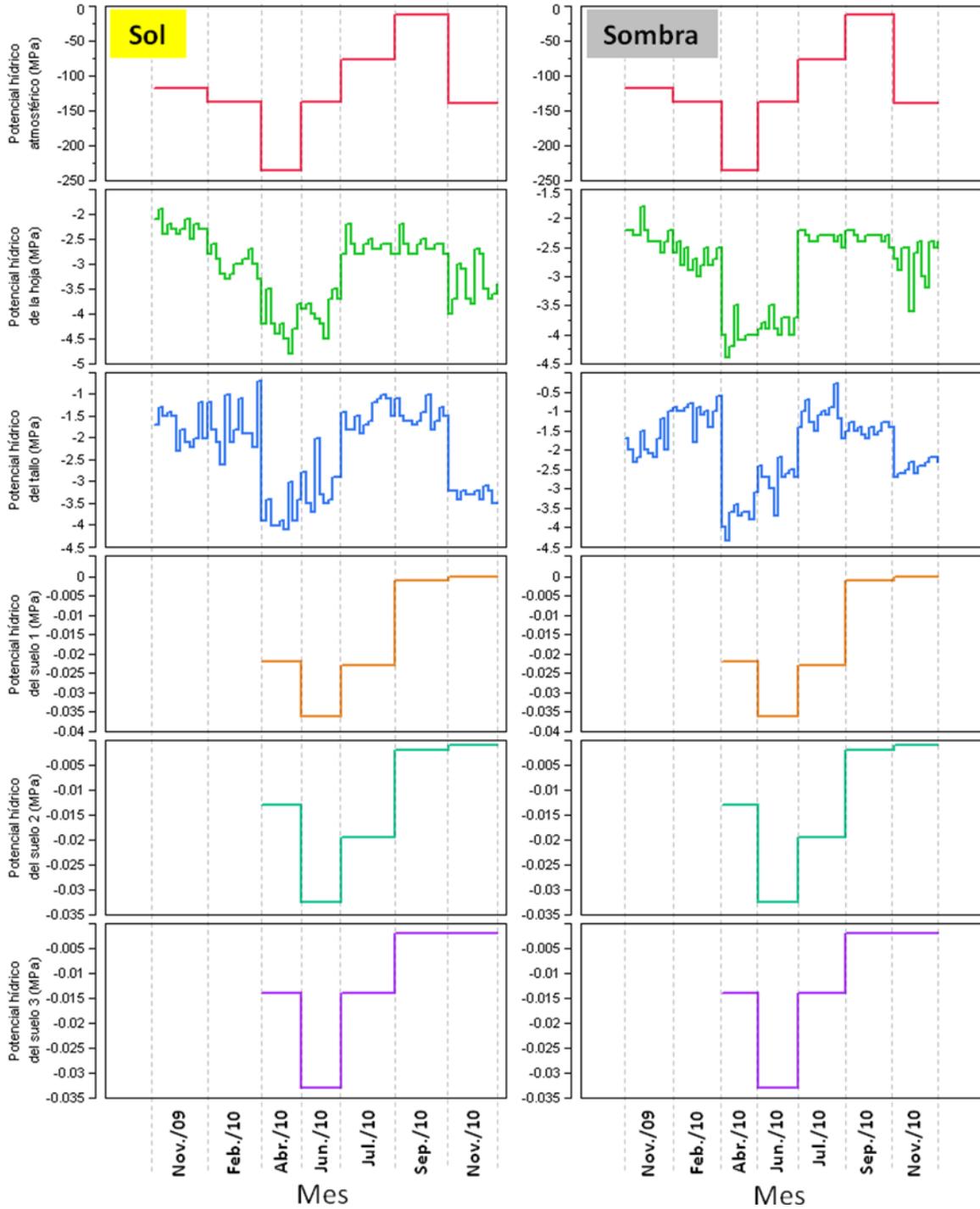
Se observaron, potenciales hídricos más negativos en la temporada de secas (particularmente en los meses de Abril y Junio de 2010) y potenciales menos negativos en la temporada de lluvias, tanto en sol como en sombra.

Se estimó la magnitud máxima de la diferencia de potenciales alcanzada entre los límites del CSPA (suelo y atmósfera) en el sitio de estudio. Se tomaron los datos del potencial hídrico del suelo a 32 cm de profundidad ( $\Psi_{s3}$ ) y el potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_{atm}$ ), del mes de Abril de 2010, entre las 14:30 y la 15:00 horas. De acuerdo a lo anterior tenemos que  $\Psi_{s3} + \Psi_{atm}$  = máxima diferencia de potenciales, por lo tanto  $((-0.014 \text{ MPa}) + (-235.1667 \text{ MPa})) = -235.1527 \text{ MPa}$ .

Al analizar todo el gradiente de presiones del continuo en el mes de Abril de 2010 se observó que el potencial hídrico promedio del suelo fue  $\Psi_{s \text{ prom}} = -0.1633 \text{ MPa}$ , del tallo  $\Psi_r = -3.7 \text{ MPa}$ , de la hoja  $\Psi_n = -4.12 \text{ MPa}$  y de la atmósfera  $\Psi_{atm} = -235.1667 \text{ MPa}$ .

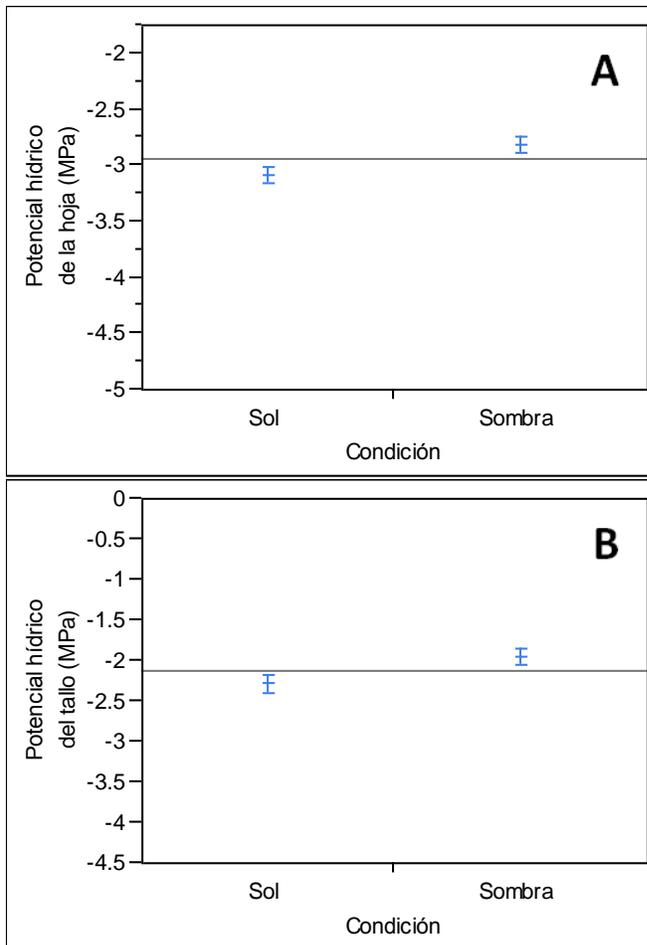
Este tipo de análisis descriptivo permitió corroborar que el flujo de agua a través de las plantas se da a favor de un gradiente de presiones, donde la atmósfera (fuertemente desecante) es la que tiene la presión más negativa.

En los potenciales hídricos del suelo y en los de la atmósfera no se obtuvo ninguna diferencia entre sol y sombra, pues de hecho no se midieron y/o estimaron dichas presiones diferenciando entre condición natural.



**Figura 25.** Representación gráfica del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera, a lo largo del año. Potencial hídrico del suelo 1: profundidad= 18 cm, Potencial hídrico del suelo 2: profundidad= 27 cm y Potencial hídrico del suelo 3: profundidad= 32 cm.

Por otro lado, los valores del  $\Psi_{\text{hoja}}$  y el  $\Psi_{\text{tallo}}$  mostraron diferencias significativas entre las presiones medidas en condiciones de sol y en condiciones de sombra ( $F=5.9365$ ,  $P=0.0160$  y  $F=4.7410$ ,  $P=0.0310$ , respectivamente). En ambos casos el potencial hídrico fue significativamente menor en condiciones de sol que en condiciones de sombra (Fig. 26).



**Figura 26.** Gráficos de las medias  $\pm$  los errores estándar de: **A)** Potencial hídrico de la hoja (MPa) por condición natural (sol y sombra),  $F=5.9365$ ,  $P=0.0160$  y **B)** Potencial hídrico del tallo (MPa) por condición natural (sol y sombra),  $F=4.7410$ ,  $P=0.0310$ .  $\alpha=0.05$  en ambos casos.

La línea horizontal es la media de medias.

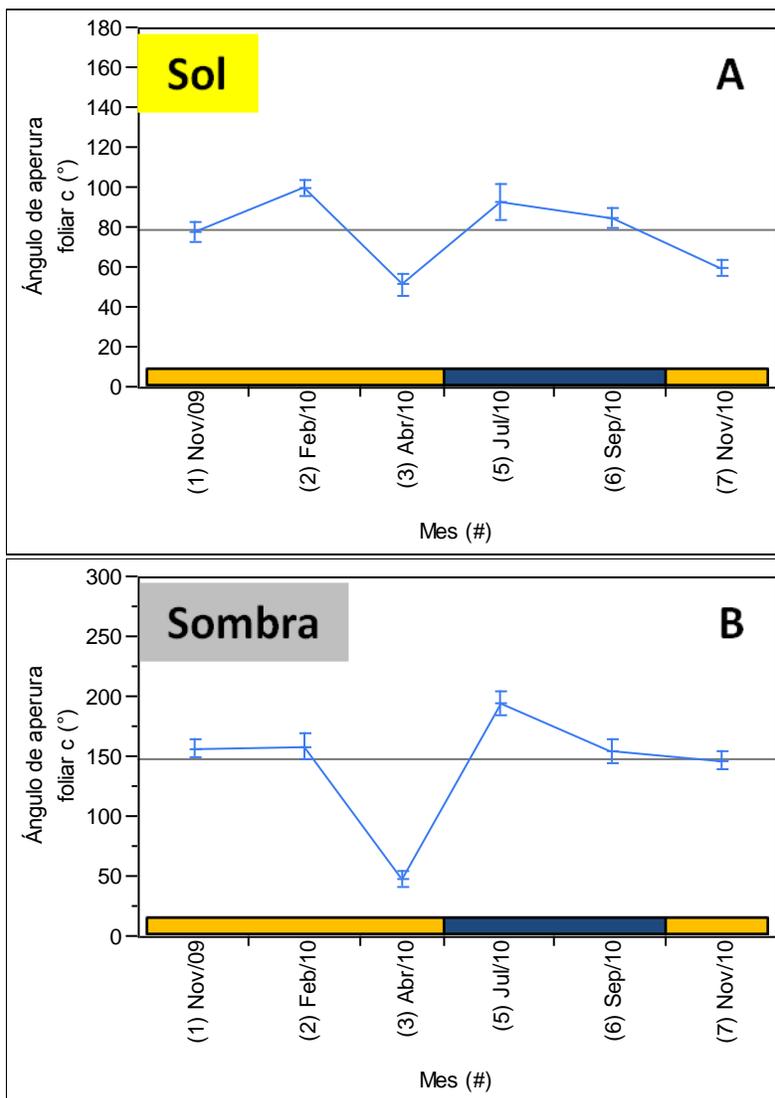
## 5. Ángulo de apertura foliar.

### 5.1. Dinámica anual de los ángulos de apertura foliar.

El ángulo de apertura foliar más pequeño se registró en Abril de 2010 que corresponde al mes con mayor temperatura y una de las más bajas cantidades de

precipitación, mientras que el más grande se registró en Septiembre de 2010, el mes con mayor cantidad de precipitación (Figs. 3 y 27).

Se midieron ángulos de apertura foliar menores en la temporada de secas que en la de lluvias, esto ocurrió en condiciones de sol y en condiciones de sombra. Es importante hacer notar que estos resultados son muy parecidos a lo obtenido para el  $\Psi_n$  y el  $\Psi_r$ , lo que permite suponer una relación entre la tensión de la columna de agua en el xilema (y en última instancia el estrés hídrico) y el ángulo de plegamiento foliar.



5.2. Diferencias entre meses de colecta, entre temporadas (lluvias y secas) y entre condiciones naturales (sol y sombra).

Los análisis revelaron que los ángulos de apertura difieren significativamente entre meses de colecta (Tabla 4). En este sentido, se observó nuevamente que en Abril de 2010 se registraron los menores ángulos de apertura, mientras que en Septiembre de 2010 los mayores (Fig. 28 y Tabla 4). Cuando se descartó a Abril de 2010 en la prueba de  $F$  múltiple de Watson-Williams, no se detectaron diferencias significativas entre los meses de colecta ( $F=1.6614$ ,  $P=0.1614$ ). Lo anterior indica que fue Abril de 2010 el que difirió significativamente del resto de los meses de colecta.

Mes	Media angular.	Watson-Williams	
		F	P
Nov./09	115.9492	18.511	<0.0001
Feb./10	126.6917		
Abr./10	46.5947		
Jul./10	123.0816		
Sep./10	139.2829		
Nov./10	104.7811		

**Tabla 4.** Prueba de  $F$  múltiple de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar por colecta (mes).  $\alpha=0.05$ . Los datos de media angular están expresados en grados ( $^{\circ}$ ).

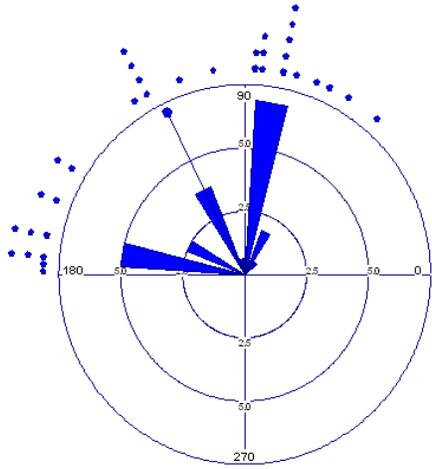
Al analizar los ángulos de apertura foliar entre condiciones naturales se detectaron diferencias significativas (Tabla 5). Los ángulos de apertura de las hojas expuestas al sol son significativamente menores a los de las hojas a la sombra (Tabla 5).

Se observó que la mayoría de los ángulos de apertura foliar medidos en hojas a la sombra se encontraron entre los  $90^{\circ}$  y los  $180^{\circ}$ , mientras que en las hojas expuestas al sol se encontraron entre los  $0^{\circ}$  y los  $90^{\circ}$  (Fig. 29).

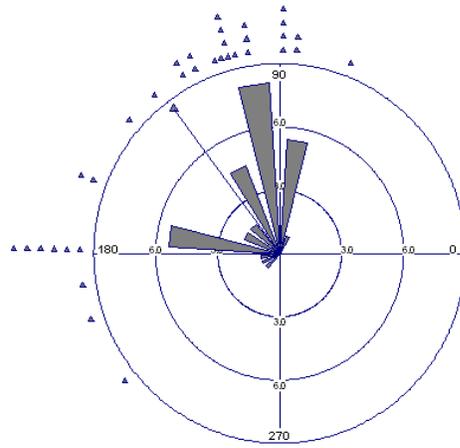
Condición natural.	Media angular.	Watson-Williams	
		F	P
Sol	76.3972	183.1175	<0.0001*
Sombra	154.6969		

**Tabla 5.** Prueba de  $F$  pareada de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar por condición natural (sol y sombra).  $\alpha=0.05$ . Los datos de media angular están expresados en grados ( $^{\circ}$ ).

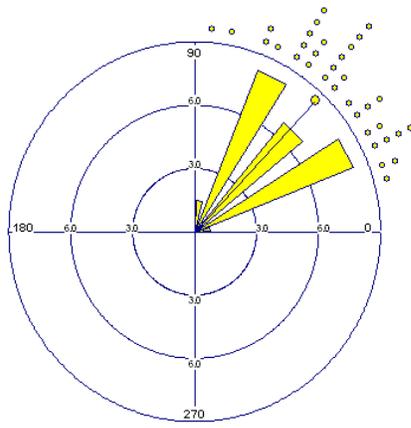
**Nov./09**



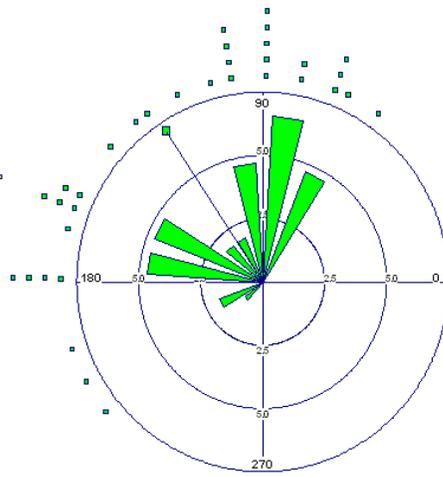
**Feb./10**



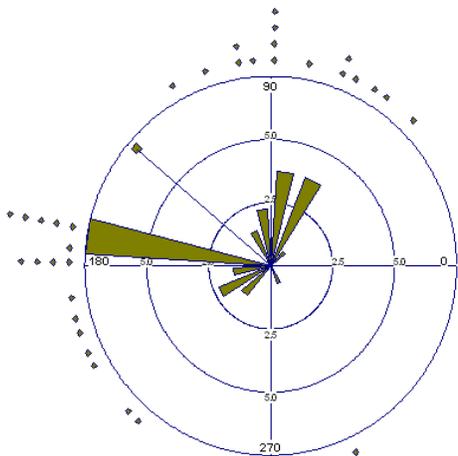
**Abr./10**



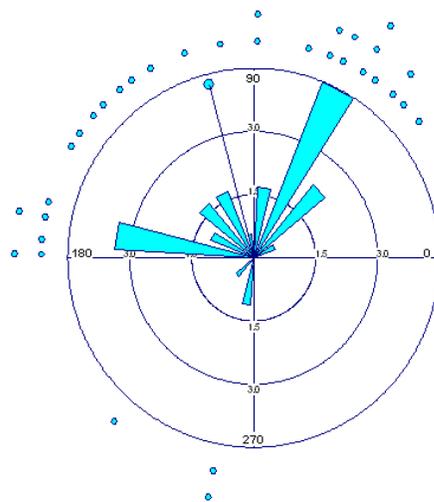
**Jul./10**



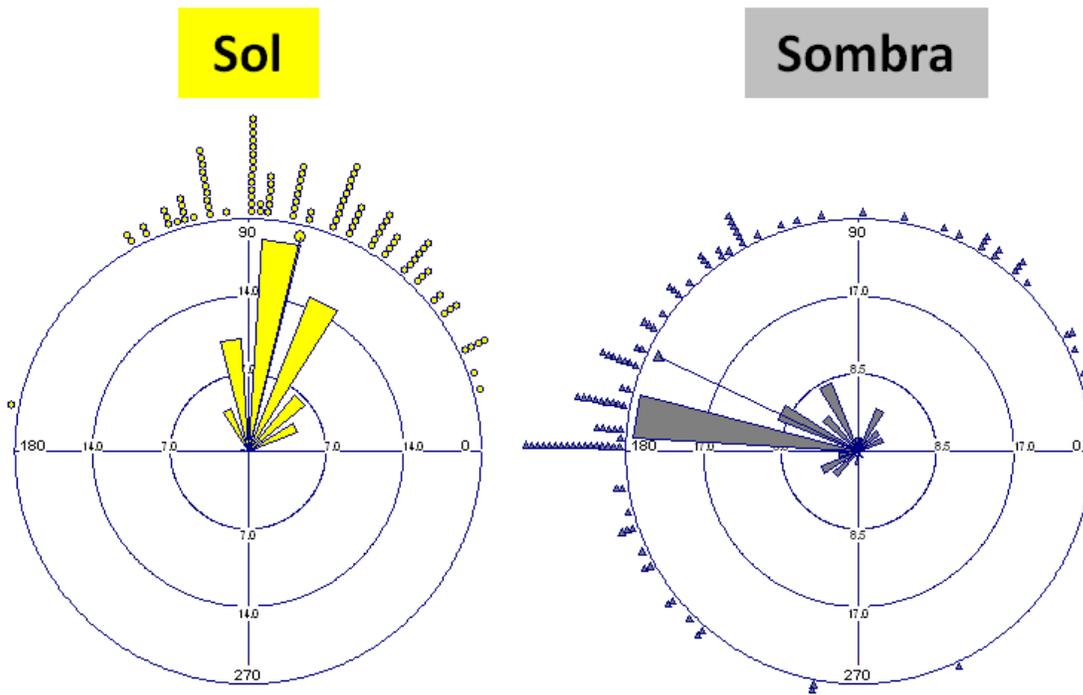
**Sep./10**



**Nov./10**



**Figura 28.** Gráficos de distribución de frecuencias circulares de los ángulos de apertura foliar (°) por colecta (mes). La línea recta que va del centro de las gráficas al exterior es la media angular (ver Tabla 4).

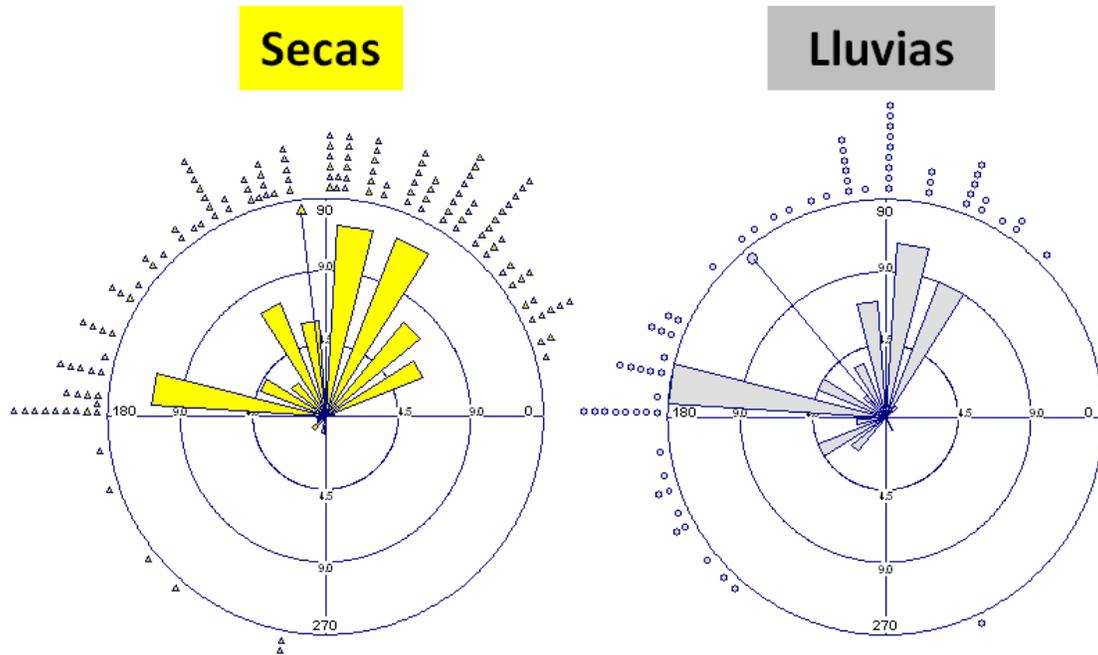


**Figura 29.** Gráficos de distribución de frecuencias circulares de los ángulos de apertura foliar (°) por condición natural (sol y sombra). La línea recta que va del centro de las gráficas al exterior es la media angular (ver tabla 5).

De igual forma, los ángulos de apertura foliar difieren significativamente entre temporadas (Tabla 6). La media angular durante la temporada de secas fue significativamente menor que durante la temporada de lluvias (Tabla 6 y Fig. 30) y en temporada de lluvias. La media angular de la temporada de secas fue de  $96.6775^\circ$  y de la temporada de lluvias fue de  $130.0239^\circ$  (Tabla 6). En general, los ángulos medidos de los folíolos en la temporada de secas fueron menores que los de la temporada de lluvias (Fig. 30).

Temporada	Media angular.	Watson-Williams	
		F	P
Secas	96.6775	15.5861	0.0001*
Lluvias	130.0239		

**Tabla 6.** Prueba de  $F$  pareada de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar por temporada (secas y lluvias).  $\alpha=0.05$ . Los datos de media angular están expresados en grados ( $^\circ$ ).



**Figura 30.** Gráficos de distribución de frecuencias circulares de Watson-Williams de los ángulos de apertura foliar (°) por temporada (secas y lluvias). La línea recta que va del centro de las gráficas al exterior es la media angular (ver tabla 6).

### 5.3. Correlaciones entre los elementos del continuo suelo-planta-atmósfera, del estatus hídrico y los ángulos de apertura foliar.

Se detectaron correlaciones significativas entre el ángulo de apertura y todos los elementos del gradiente de presiones del CSPA (Anexo 3). La correlación más alta se presentó con el límite superior del gradiente de presiones ( $\Psi_{s3}$ ).

También se estimaron correlaciones significativas entre los ángulos de apertura foliar y la mayoría de los elementos del estatus hídrico. Finalmente, se detectó una correlación significativa entre los ángulos de apertura y el  $PLC_{sol}$  (Anexo 3).

## **Discusión.**

### **1. Anatomía de la madera, índices fisiológico-anatómicos y resistencia del xilema a la cavitación.**

*Alvaradoa amorphoides* presenta características anatómicas que permiten suponer una alta resistencia a la cavitación como son: porosidad difusa, poros agregados, parénquima axial muy escaso, elementos de vaso relativamente cortos y angostos y punteaduras areoladas pequeñas (Hacke *et al.*, 2006; Sperry & Sullivan, 1992; Taneda Sperry, 2008).

Sin embargo esta especie también tiene características que le permiten hacer más eficiente su conducción de agua como son la presencia de abundantes traqueidas vasculares, que sirven como sistema de conducción subsidiario y al mismo tiempo como soporte (Moglia & López, 2001). En este mismo sentido ha conservado caracteres hidráulicos como las placas de perforación simples que también permiten un flujo hídrico más eficiente.

Por otro lado, la gran cantidad de fibras que rodean a los vasos y la consecuentemente elevada densidad relativa (y gravedad específica) de la madera también son indicadores de la alta resistencia a la cavitación de esta planta (Hacke *et al.*, 2001).

Los índices de vulnerabilidad y de mesomorfia (Carlquist, 1977) indican que el xilema de *A. amorphoides* es en general resistente a la cavitación y es xerófito. El índice de colapso (Hacke *et al.*, 2001) de esta planta indica que sus vasos son resistentes a la implosión en función de las paredes de dos vasos contiguos, ahí la importancia de los vasos agregados, cabría también esperar que, dado el valor de este índice, fuera fácil encontrar en condiciones naturales vasos que presenten fatiga por cavitación.

Finalmente, el índice de proporción (Quintanar-Isaías, com. pers., 2010) indicó que los elementos de vaso son en general relativamente largos y angostos, es decir, explica la aparentemente alta resistencia a la cavitación en función del supuesto compromiso entre las características dimensionales de los elementos de vaso y sus propiedades de conductividad hidráulica, soporte y resistencia a la cavitación.

Aunque los cuatro índices son un buen acercamiento como indicadores de la resistencia de las plantas a la sequía y por tanto a la cavitación, también fallan al tratar de explicar un fenómeno que es en gran medida fisiológico, la resistencia del xilema a la cavitación, utilizando únicamente parámetros anatómicos y/o basándose en supuestos que se han demostrado falsos para algunas especies (Herbette & Cochard, 2010; Lens *et al.*, 2010; Sperry *et al.*, 2003).

Del valor de PLC<sub>50%</sub> podemos decir con seguridad que *A. amorphoides* es muy resistente a la cavitación pues pierde el 50% de su conductividad hidráulica cuando las condiciones hídricas ambientales causan que la presión del agua en los vasos de su xilema secundario caiga hasta -5.4075 MPa.

El modelo exponencial-sigmoidal utilizado permite también predecir con cierta precisión qué tan estresada estará la planta a un potencial hídrico dado, o visto de otro modo, cuál es el estado hídrico aproximado del CSPA y qué le significa esto a la planta, con solo medir una muestra representativa de potenciales hídricos del tallo.

Para comprender bien cómo el PLC<sub>50%</sub> de *A. amorphoides* indica cuán resistente es su xilema secundario a la cavitación hay que poner este valor en contexto. Maherali *et al.* (2004) llevaron a cabo un estudio acerca del significado adaptativo de la resistencia a la cavitación recabando datos del PLC<sub>50%</sub> de 167 especies de plantas leñosas, demostraron que las coníferas son más resistentes a la cavitación que las

angiospermas pues mostraron en promedio un  $PLC_{50\%}$  80% más negativo, de acuerdo a dicho estudio. Dentro de las angiospermas se encuentran los árboles y arbustos de hojas deciduas con un  $PLC_{50\%} = -2.13(\pm 0.48, n = 5)$  MPa y  $-4.47(\pm 0.64, n = 5)$  MPa, respectivamente y árboles y arbustos de hojas perennes con un  $PLC_{50\%} = -1.51(\pm 0.23, n = 22)$  MPa y  $-5.09(\pm 0.54, n = 8)$  MPa, respectivamente.

Ahora, ya en la sección de antecedentes se definió *A. amorphoides* como un árbol de hojas perennes, en esas circunstancias podemos ver claramente que es mucho más resistente a la cavitación que el promedio de 22 especies del mismo grupo funcional (Maherali *et al.*, 2004). Se mencionó también que esta planta perdió las hojas en un corto periodo de tiempo entre los meses de Mayo y Junio de 2010 por lo que no se podría caracterizar estrictamente como de hojas perennes, aún en esas circunstancias resulta más resistente a la cavitación que el promedio de 5 especies de árboles de hojas deciduas. Al comparar el  $PLC_{50\%}$  de esta planta con el de los grupos funcionales de las gimnospermas pasan cosas similares, el  $PLC_{50\%}$  de coníferas arbustivas fue de  $-8.95(\pm 1.81, n = 2)$  MPa y el de coníferas arbóreas de  $-4.17(\pm 0.33, n = 22)$ .

En el mismo estudio comparan la resistencia a la cavitación entre tipos de vegetación y tipifican a la selva baja caducifolia con un  $PLC_{50\%}$  promedio de  $n = 19$  especies de entre  $-2$  MPa y  $-3$  MPa y a un desierto con un  $PLC_{50\%}$  promedio de  $n = 20$  especies de entre  $-4$  MPa y  $-5$  MPa (Maherali *et al.*, 2004), resulta entonces que *A. amorphoides* sí es particularmente resistente a la cavitación.

Estas comparaciones sobre estiman un poco la resistencia del xilema de esta planta porque al comparar contra promedios obviamente se pierden de vista las medidas extremas de cada grupo funcional y tipo de vegetación. En lo particular, se puede

hablar de plantas muy vulnerables a la cavitación como en individuos juveniles de *Pinus ponderosa* con un PLC<sub>50%</sub> de las raíces de -0.7 MPa, especies del género *Bursera* con un PLC<sub>50%</sub> de -0.8 MPa (Domec *et al.*, 2004; Lopez *et al.*, 2005). Plantas moderadamente vulnerables a la cavitación como el Cocuite (*Gliricidia sepium*) con un PLC<sub>50%</sub> de -2.4 MPa, especie arbórea de hojas decíduas que se encuentra también en selvas bajas caducifolias, con caracteres anatómicos muy diferentes a los de *A. amorphoides*, entre los más notables se encuentran el diámetro de los vasos, el número de vasos por mm<sup>2</sup> y por lo tanto la densidad y la gravedad específica de la madera (Quintanar-Isaías, 2009).

También se encuentran casos de plantas mucho más resistentes a la cavitación como es el caso del árbol *Rizophora mangle* que en sitios costeros alcanza un PLC<sub>50%</sub>= -6.3 MPa (Sperry *et al.*, 1988) o el arbusto *Ceanothus megacarpus* con un PLC<sub>50%</sub> de -11 MPa (Jacobsen *et al.*, 2007).

La resistencia a la cavitación, al ser un rasgo específico, depende de las características anatómicas y de los procesos fisiológicos de las plantas, este valor recae principalmente en la historia evolutiva de las especies, pero presenta también cierta variabilidad interindividual en función de las restricciones o presiones que las condiciones ambientales ejercen en las plantas durante su desarrollo (McCulloh *et al.*, 2010; Sperry, 2003; Sperry *et al.*, 2003).

## **2. Estatus hídrico.**

Al analizar el estatus hídrico descompuesto en algunas de sus diferentes partes fue posible observar su comportamiento anual y las relaciones que guardan entre sí. Fue notable que, en general, las condiciones hídricas de *A. amorphoides* responden a las condiciones de temperatura y disponibilidad de agua del ambiente.

Con la información obtenida del diagrama ombrotérmico y los análisis de los elementos del estatus hídrico, fue posible determinar que el mes de Noviembre representa un periodo de transición, en las condiciones hídricas ambientales y desde luego en las de *A. amorphoides*, entre las temporadas de secas y de lluvias hacia el final del año. Esto explica que a pesar de considerarse a este mes dentro de la temporada de secas, se encuentre en general un estatus hídrico de la planta más favorable con respecto al punto medio de la temporada de secas y moderadamente menos favorable que en el punto medio de la temporada de lluvias.

Los resultados obtenidos muestran que en condiciones de poca precipitación y mucha luz y temperaturas elevadas, el estrés hídrico y el PLC se incrementan, mientras que los valores de  $\Psi_n$ , y  $\Psi_r$  se vuelven más negativos. Conforme se hacen más negativos los potenciales se espera que existan más eventos de cavitación o que exista alguna adaptación que permita reducir o reparar el embolismo en las células conductoras de agua por éstas cavidades.

El incremento en los valores de las conductividades hidráulicas máximas ( $K_{h_{max}}$  y  $K_{s_{max}}$ ) en el mes de Abril de 2010 sugiere que debe haber adaptaciones en el sistema radicular de esta planta y algún mecanismo fisiológico o bioquímico que explique estos incrementos en el uso del agua previo a las lluvias, porque fue en este mes en el que en condiciones naturales *A. amorphoides* alcanzó el 50% de PLC (Fig. 19) pero a potenciales hídricos menores que en el experimento de deshidratación (entre -3 y -4 MPa, Fig. 21, B) y aún así conservó sus hojas. Esto último puede deberse a que en el experimento de deshidratación están sometidas a un proceso de desecación que no se presenta en la naturaleza y en realidad se pone a prueba la

seguridad de su sistema vascular descartando toda señalización química proveniente de las raíces.

Es de particular interés lo ocurrido en el mes de Febrero de 2010; a pesar de estar situado entre los meses de secas, en este mes se registraron potenciales hídricos mucho menos negativos, valores menores de PLC y un mayor C.H. que en el mes de Abril de 2010. Aquí podría estar ocurriendo que las hojas ya están en su última fase funcional o que el sistema radicular es propio de un estatus hídrico anisohídrico facultativo, es decir, podría responder a pulsos de lluvia y desarrollar raíces superficiales a pesar de poseer un sistema radicular profundo, que garantiza un estatus isohídrico (Figura 3). Por otro lado, este comportamiento del estatus hídrico se explica también con el hecho de que esta especie se encuentra sin hojas por un periodo de tiempo muy corto, lo que conlleva a la tendencia semicircular de su porosidad.

Es posible que su tipo de sistema radicular le permita tener un uso oportunista del agua (Taneda y Sperry 2008), la absorción de agua subterránea e incluso que posea la capacidad de mover agua de horizontes del suelo más profundos y húmedos hacia los más superficiales y ahí absorberla con las raíces superficiales (Goldstein *et al.*, 2008), asegurando una cantidad mínima de agua y por tanto permitiéndole conservar sus hojas aún en los meses más secos del año en el sitio de estudio.

Uno de los puntos más importantes de este trabajo fue que los PLC por condición natural (sol y sombra) son similares, esto quiere decir que esta planta experimenta básicamente la misma pérdida de conductividad hidráulica provocada por cavitación en ramas con las hojas expuestas al sol que en ramas con las hojas a la sombra, lo que es importante porque cabría esperar que ya que las hojas experimentan el

movimiento que ya se ha mencionado, éste tuviera un efecto en el potencial hídrico y por lo tanto en el PLC.

En efecto, se observó una fuerte relación entre el  $PLC_{sol}$  y el ángulo de apertura foliar, cuando las hojas se encontraban expuestas al sol dicho ángulo fue menor que cuando estaban a la sombra, por otro lado la no relación con el  $PLC_{sombra}$  puede deberse a que, como es evidente, las hojas no se pliegan cuando están a la sombra y ya presentarían un PLC dado.

Se demostró que el movimiento foliar como adaptación para evitar el embolismo por cavitación permite que el  $PLC_{sol}$  no sea significativamente diferente del  $PLC_{sombra}$ , es decir, evita que en condiciones de sol ocurra un número peligroso de eventos de cavitación y mantiene a las hojas en esta condición con un estatus hídrico prácticamente igual al de las hojas a la sombra.

Se observó que existe una tendencia a un mayor C.H. en temporada de secas que en la de lluvias y si consideramos que *A. amorphoides* pierde las hojas en un periodo muy corto de la temporada de secas y las conserva el resto del año, se puede identificar que dicha pérdida de hojas le significa una forma de evitar la desecación, al reducir (y virtualmente eliminar) la superficie evapotranspirativa y con ella la probabilidad de que ocurra un número peligroso de eventos de cavitación como consecuencia del  $\Psi_s$ ,  $\Psi_{atm}$  particularmente negativos en esta época del año (por ejemplo:  $\Psi_{atm} = -235$  MPa en Abril de 2010, a la hora de la colecta).

Queda claro que debe existir relación entre al menos algunos de los elementos del estatus hídrico, pero es de mayor interés saber cuál depende de cuál. En este sentido, el  $\Psi_r$  tiene como variables dependientes a las conductividades hidráulicas

iniciales (experimental y específica), la pérdida de conductividad hidráulica, el contenido de humedad, los vasos bloqueados por aire y los vasos funcionales.

Este sistema de dependencias puede verse como una cadena de eventos, cuando las condiciones ambientales (temperatura y humedad relativa de la atmósfera y del suelo, entre otros) hacen que la presión del agua en el xilema del tallo ( $\Psi_r$ ) descienda demasiado, ocurre el fenómeno de cavitación, (por el cual se forman cavidades dentro de los elementos de vaso y se interrumpe la columna de agua), se pierde conductividad hidráulica y por tanto disminuye el flujo de la misma (PLC,  $Kh_i$  y  $Ks_i$ ). Dichos eventos de cavitación vuelven disfuncionales a los vasos en los que ocurren (V.A.) y así es que, con el descenso de presión, aumenta el número de V.A.

La explicación para la dependencia de la conductividad hidráulica respecto al potencial hídrico es la entrada progresiva de aire en conductos llenos de agua conforme la presión se hace más negativa (Sperry *et al.*, 2003).

Es importante hacer notar que al parecer los V.G.T. no dependen ni se relacionan con ningún elemento del estatus hídrico, no mostraron un comportamiento notable ni diferencias mayores, esto puede deberse a que en realidad llevan una especie de desfase temporal para con el resto de los elementos del estatus hídrico, toda vez que éstos son dependientes en su mayoría del potencial hídrico de la planta y por tanto se relacionan en gran medida con los eventos de cavitación, en su número y variabilidad, hay que recordar que la formación de tálides o la deposición de gomas llevan más tiempo que la formación de émbolos por cavitación.

### **3. Análisis del gradiente de presiones del continuo suelo-planta-atmósfera.**

Del comportamiento anual de los potenciales hídricos de las hojas y del tallo fue remarcable la relación que tienen con el comportamiento de los elementos del

estatus hídrico, ya que el  $\Psi_{\text{hoja}} = \Psi_n$  y el  $\Psi_{\text{tallo}} = \Psi_r$  y los dos son potenciales de agua xilemática (y como tales dependen de las condiciones ambientales). Como estos potenciales fueron medidos en ramas con las hojas sometidas a diferentes intensidades de estrés (sol y sombra) se observó que los dos potenciales son más negativos en condiciones de sol que en condiciones de sombra.

La explicación a este fenómeno es que el agua en el xilema está sometida a una presión negativa acotada por las condiciones hídricas de la atmósfera pero principalmente del suelo.

En la selva baja caducifolia en la que se encuentra el sitio de estudio existe un gran mosaico de tipos de suelo que pueden cambiar cada relativamente poca distancia (observaciones de campo), el tipo de suelo en el que se encuentran los individuos de *A. amorphoides* se caracteriza como un feozem háplico o feozem esquelético, esto quiere decir a grandes rasgos que es un suelo relativamente pobre, con un horizonte "A" muy delgado, es un suelo muy rocoso y con afloramientos de roca madre.

Las características de este suelo permiten suponer que no retiene mucha humedad una vez que comienzan las lluvias y posiblemente esto mismo tiene que ver con que prácticamente todas las plantas que integran la comunidad tengan hojas deciduas.

En este sentido, se observó que el potencial hídrico del suelo del mes de Junio de 2010 fue el más negativo en cualquiera de las tres profundidades medidas, probablemente fue este potencial el responsable de que en ese mes *A. amorphoides* perdiera las hojas.

Hay que decir que esta sección fue principalmente descriptiva pues se puso de manifiesto la magnitud e importancia de la diferencia de presiones como fuerza motora del ascenso de agua en las plantas en lo particular y del flujo de agua a

través del CSPA en lo general y no se consideraron las resistencias ni capacitancias involucradas en dichos flujos de agua (Sperry *et al.*, 2003).

#### **4. Movimiento foliar.**

El comportamiento anual de los ángulos de apertura foliar fue en concordancia con los elementos del estatus hídrico y del CSPA. Se midieron ángulos menores cuando hubo condiciones más estresantes y mayores cuando las condiciones hídricas del ambiente fueron más benignas.

Es de particular importancia el resultado de la correlación angular-lineal de los elementos del estatus hídrico y del CSPA con el ángulo de apertura foliar. En primer lugar, como ya se mencionó, se correlaciona significativamente con el  $PLC_{sol}$  y con las conductividades hidráulicas, también con el C.H. y con los V.A. y los V.F., esto último deja ver que el movimiento foliar está directamente relacionado con el número de eventos de cavitación que experimenta *A. amorphoides*. Más en particular, se demostró que cuando esta planta pliega sus hojas, sus condiciones hídricas no se ven afectadas tan negativamente y se encuentran prácticamente como si sus hojas se encontraran a la sombra.

En cuanto al CSPA, más allá de decir que el ángulo de apertura foliar se relaciona con todas las partes del sistema, hay hacer notar que entre el  $\Psi_{atm}$ ,  $\Psi_{planta}$  y  $\Psi_{suelo}$  es éste último el que presenta el mayor coeficiente de correlación, en particular cuando se situaron los tensiómetros a 32 cm de profundidad ( $r= 0.807$ ,  $P< 0.0001$ ), esto quiere decir que el ángulo de plegamiento foliar depende mayoritariamente de qué tan accesible está el agua del suelo para esta planta, en este punto sale a la luz el efecto directo que tiene el movimiento foliar de esta planta como adaptación para la regulación de su estatus hídrico.

La conductividad hidráulica específica incorpora la noción del flujo por un área xilemática conductora, esta área es responsable del flujo en una porción de la planta y en consecuencia del ángulo de plegamiento foliar de la misma, se observó que este ángulo de plegamiento foliar se correlaciona fuertemente con la  $K_{s_i}$  pero no con la  $K_{s_{max}}$ , debido a que el valor de la conductividad hidráulica específica inicial considera los embolismos nativos que fueron producto de la tensión del agua en los vasos, misma tensión que fue responsable del movimiento foliar.

## **Conclusiones.**

### **1. Anatomía de la madera, índices fisiológico-anatómicos y resistencia del xilema a la cavitación.**

- *A. amorphoides* presenta características morfológicas y anatómicas características de ambientes en los que el agua es un factor limitante. Estas características permiten suponer una alta resistencia a la cavitación.
- De los índices fisiológico-anatómicos se concluye que esta planta es muy resistente a la cavitación, tiene un xilema xerófito, que sus vasos son muy resistentes a la implosión y que tiene elementos de vasos relativamente largos y angostos.
- De la construcción de la curva de vulnerabilidad se concluye que el xilema de *A. amorphoides*, con un  $PLC_{50\%} = -5.4$  MPa es muy resistente a la cavitación.
- Esta planta alcanza (y en algunos casos supera) su  $PLC_{50\%}$  en condiciones naturales en el sitio de estudio.
- La alta resistencia a la cavitación de *A. amorphoides* permite tomarla en consideración como posible especie pionera para planes de reforestación de zonas perturbadas.
- El desarrollo de esta planta en el tipo de suelo descrito, su resistencia a la sequía y su tipo de raíz evidencian el importante papel edafogénico que juega en el sitio de estudio.

### **2. Embolismo en el xilema secundario, estatus hídrico, CSPA y movimiento foliar.**

- Dentro del embolismo anatómico, el número de V.A. describe el mismo fenómeno que el embolismo fisiológico, aún así, no es similar su comportamiento anual.

- La diferencia en la variabilidad anual entre embolismo anatómico y el fisiológico se debe a que el primero depende únicamente al número de vasos no funcionales por que han cavitado y el segundo depende del diámetro, arreglo, características estructurales y distribución en el tallo de los vasos.
- Con el aumento del PLC aumenta también el número V.A. y disminuye el número de V.F.
- Los V.G.T. no se comportan como, ni se relacionan con el resto de los elementos del estatus hídrico porque esta categoría incluye vasos no funcionales obstruidos por tálides o gomas y ambos tipos de émbolos se forman después de los eventos de cavitación, de acuerdo a esto:
- Los procesos de conducción de agua y de embolismo son independientes de la depósito de gomas y formación de tálides.
- En general, los elementos del estatus hídrico de *A. amorphoides* están acotados por las condiciones ambientales.
- Prácticamente todos los elementos del estatus hídrico de *A. amorphoides* tuvieron un comportamiento anual, estacional y por condición natural (sol y sombra), al menos en tendencia, de acuerdo a lo esperado. Cuando la planta se encontraba en situación estresante el estatus hídrico se vio afectado perjudicialmente y al contrario, cuando la planta no se encontraba particularmente estresada el estatus hídrico prácticamente no fue afectado.
- *A. amorphoides* experimenta, en general, la misma pérdida de conductividad hidráulica en ramas con las hojas expuestas al sol que en ramas con las hojas a la sombra.
- *A. amorphoides* tiene un estatus hídrico con comportamiento anisohídrico.

- *A. amorphoides* pierde las hojas facultativamente dependiendo de las condiciones hídricas del CSPA.
- El comportamiento anual y por condición natural (sol y sombra) de los límites del gradiente de presión del CSPA concuerda con el del potencial hídrico de la planta y por lo tanto encaja con la dinámica del estatus hídrico.
- *A. amorphoides* presenta ángulos de apertura foliar significativamente menores en las hojas expuestas al sol que en las hojas a la sombra y ángulos significativamente menores en la temporada de secas que en la de lluvias.
- El movimiento foliar de *A. amorphoides* depende del estrés hídrico y por lo tanto responde a la tensión del agua en el xilema secundario.
- El ángulo de plegamiento foliar de esta planta depende principalmente del potencial hídrico del suelo, pero se relaciona significativamente con todos los elementos del CSPA y con la mayoría de los del estatus hídrico.
- *A. amorphoides* pliega en sentido adaxial los folíolos de las hojas expuestas al sol y se encuentra sometida a estrés hídrico y los extiende cuando las hojas están a la sombra y las condiciones hídricas son menos estresantes.
- El movimiento foliar en esta planta es una importante adaptación que le permite regular su estatus hídrico.

## **Perspectivas.**

Para mejorar la comprensión de las relaciones hídricas de *A. amorphoides* se propone lo siguiente:

- Estudiar a detalle la importancia del medio físico en la arquitectura hidráulica y en la distribución de esta planta.
- Estudiar la conductancia estomática en condiciones de sol y sombra.
- Explorar nuevas metodologías que permitan estudiar a detalle el estatus hídrico de esta planta y explicar lo ocurrido en los meses de Febrero y Abril de 2010.
- Estudiar la importancia de la ultra estructura de las punteaduras de los vasos y el efecto iónico de la savia en el flujo de agua y en la resistencia a la cavitación de esta planta.

## Referencias.

- (IAS-UCO), I. de A. S.-U. de C. (1995, August). Deficit irrigation for mediterranean agricultural systems "DIMAS", Methodology Workshop, Plant Water Status. American journal of botany. Córdoba, España.
- Ackerly, D. (2004). Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, 74(1), 25-44.
- Agenda Estadística 2004-2005 Morelos. (2004). (p. 334).
- Alder, N. N., Pockman, W. T., Sperry, J. S., & Nuismer, S. (1997). Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 48, 665-674.
- Awad, H., Barigah, T., Badel, E., Cochard, Herve, & Herbette, Stephane. (2010). Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia plantarum*, 139(3), 280-8.
- Baas, P., Nederland, N. H., Branch, U. L., Bargel, H., Barthlott, W., Beerung, D. J., Sciences, P., et al. (2004). *The Evolution of plant physiology*. (A. R. Hemsley & I. Poole, Eds.) Earth (First.). San Diego, California: Elsevier Academic Press.
- Barchuk, A. H., & Valiente-Banuet, A. (2006). Comparative analysis of leaf angle and sclerophylly of *Aspidosperma quebracho-blanco* on a water deficit gradient. *Austral Ecology*, 31(7), 882-891.
- Brodribb, T. J., & Cochard, Hervé. (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant physiology*, 149(1), 575-84.
- Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American journal of botany*, 64(7), 887-896.
- Cochard, H., & Tyree, M T. (1990). Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree physiology*, 6(4), 393-407.
- Cochard, H, Cruiziat, P, & Tyree, M T. (1992). Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the airseeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant physiology*, 100(1), 205-9.
- Cochard, H. (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell and Environment*, 25(6), 815-819.

- Cochard, H., Lemoine, D., & Dreyer, E. (1999). The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant, Cell and Environment*, 22(1), 101-108.
- Cochard, Hervé, Casella, E., & Mencuccini, M. (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree physiology*, 27(12), 1761-7.
- Cochard, Hervé, Coll, L., Le Roux, X., & Améglio, T. (2002). Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in Walnut. *Plant Physiology*, 128(January), 282-290.
- Cochard, Hervé, Damour, G., Bodet, C., Tharwat, I., Poirier, M., & Améglio, T. (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124(4), 410-418.
- Cochard, Hervé, Herbette, Stéphane, Hernández, E., Hölttä, T., & Mencuccini, M. (2010). The effects of sap ionic composition on xylem vulnerability to cavitation. *Journal of experimental botany*, 61(1), 275-85.
- Cochard, Hervé, Hölttä, T., Herbette, Stéphane, Delzon, S., & Mencuccini, M. (2009). New insights into the mechanisms of water-stress-induced cavitation in conifers. *Plant physiology*, 151(2), 949-54.
- Cowan, L. R. (1965). Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, 2, 221-239.
- Cruziat, Pierre, Cochard, Hervé, & Améglio, T. (2002). Hydraulic architecture of trees : main concepts and results. *Annals of Forest Science*, 59, 723-752.
- Dixon, H. H., & Joly, J. (1895). On the Ascent of Sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 186(1895), 563- 576.
- Domec, J.-C., Warren, J. M., Meinzer, F C, Brooks, J. R., & Coulombe, R. (2004). Native root xylem embolism and stomatal closure in stands of Douglas-fir and ponderosa pine: mitigation by hydraulic redistribution. *Oecologia*, 141(1), 7-16.
- Elfving, D. C., Kaufmann, M. R., & Hall, A. E. (1972). Interpreting Leaf Water Potential Measurements with a Model of the Soil-Plant-Atmosphere Continuum. *Physiologia Plantarum*, (27), 161-168.
- Ennajeh, M., Nouiri, M., Khemira, H., & Cochard, Hervé. (2011). Improvement to the air-injection technique to estimate xylem vulnerability to cavitation. *Trees*. doi:10.1007/s00468-011-0548-8

- Ewers, Frank W, Lopez-Portillo, J., Angeles, Guillermo, & Fisher, Jack B. (2004). Hydraulic conductivity and embolism in the mangrove tree *Laguncularia racemosa*. *Tree physiology*, 24(9), 1057-62.
- Ewers, Frank W., & Fisher, Jack B. (1989). Techniques for Measuring Vessel Lengths and Diameters in Stems of Woody Plants. *American Journal of Botany*, 76(5), 645 - 656.
- Ezcurra, E., Arizaga, S., Valverde, P. L., Mourelle, C., & Flores-Martínez, A. (1992). Foliole movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts. *Oecologia*, 92(1), 83-89.
- Finney, J. L. (2004). Water? What's so special about it? *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 359(1448), 1145-1165.
- Fisher, J. B., Angeles, G., Ewers, F. W., & López-Portillo, J. (1997). Survey of root pressure in tropical vines and woody plants. *International Journal of Plant Sciences*, 158, 44-50.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2006). *World reference base for soil resources 2006* (2006th ed.). Rome.
- Gil-Pelegrín, E., Aranda, I., Peguero-Piña, J. J., & Vilagrosa, A. (2005). El continuo suelo-planta-atmósfera como un modelo integrador de la ecofisiología forestal. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales.*, 14(3), 358-370.
- Gobierno del Estado de Morelos. (2005). *Anuario Estadístico de Morelos*.
- Goldstein, G., Meinzer, Frederick C, Bucci, S. J., Scholz, Fabian G, Franco, A. C., & Hoffmann, W. a. (2008). Water economy of Neotropical savanna trees: six paradigms revisited. *Tree physiology*, 28(3), 395-404.
- Google Inc. (2011). *Google Earth v. 6.0.3.2197*. Earth.
- Gradmann, H. (1928). Untersuchungen tiber die Wasserverhiiltnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums. *Wiss. Bot.*, 69, 1-100.
- Hacke, U G, Stiller, V, Sperry, J S, Pittermann, J., & McCulloh, K a. (2001). Cavitation fatigue. Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant physiology*, 125(2), 779-86.
- Hacke, Uwe G, Sperry, John S, Wheeler, J. K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree physiology*, 26(6), 689-701.

- Hacke, Uwe G., Sperry, John S., Pockman, William T., Davis, Stephen D., & McCulloh, K. a. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.
- Haman, D. Z., & Izuno, F. T. (2003). Soil plant water relationships. University of Florida, IFAS Extension, (CIR1085), 5.
- Hargrave, K. R., Kolb, K. J., Ewers, F. W., & Davis, S.D. (1994). Conduit diameter and drought-induced embolism in *Salvia mellifera* Greene (Labiatae). *New Phytologist*, 126(4), 695-705.
- Herbette, Stephane, & Cochard, Herve. (2010). Calcium is a major determinant of xylem vulnerability to cavitation. *Plant Physiology*, 153(August), 1932-1939.
- Hintze, J. (2009). NCSS. NCSS, LLC. Kaysville, Utah.
- van den Honert, T. H. (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3, 146-153.
- Huber, B. (1924). Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. *Jahrbucher für Wissenschaftliche Botanik*, 64, 1-120.
- IAWA, C. (1989). IAWA list of microscopic identification, features for hardwood. *IAWA Bull.*, 10, 219-332.
- Instituto Forestal de Oxford, & Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. (n.d.). Árboles de centroamérica. Retrieved from [http://www.google.com.mx/url?sa=t&rct=j&q=alvaradoa+amorphoides&source=web&cd=1&ved=0CB0QFjAA&url=http%3A%2F%2Fwww.arbolesdecentroamerica.info%2Fcms%2Findex.php%3Foption%3Dcom\\_phocadownload%26view%3Dcategory%26download%3D10%3Aalvaradoa-amorphoides%26id%3D2%3Aespecies%26Itemid%3D3&ei=j42\\_Tpr5PNGBsgL\\_3fCsBA&usg=AFQjCNHlqKnblo-VF9-kxpGPYb02E-lknA&cad=rja](http://www.google.com.mx/url?sa=t&rct=j&q=alvaradoa+amorphoides&source=web&cd=1&ved=0CB0QFjAA&url=http%3A%2F%2Fwww.arbolesdecentroamerica.info%2Fcms%2Findex.php%3Foption%3Dcom_phocadownload%26view%3Dcategory%26download%3D10%3Aalvaradoa-amorphoides%26id%3D2%3Aespecies%26Itemid%3D3&ei=j42_Tpr5PNGBsgL_3fCsBA&usg=AFQjCNHlqKnblo-VF9-kxpGPYb02E-lknA&cad=rja)
- Intercooled Stata 7.0 for Windows 98/95/NT. (n.d.). .
- JMP v. 7.0. (2007). SAS Institute Inc.
- Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Ewers, Frank W, & Davis, Stephen D. (2007). Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California. *Ecological Monographs*, 77(1), 99-115.
- Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. (p. 523). New York: Mc. Graw Hill.
- Jones, H. G. (1990). Physiological aspects of the control of water status in horticultural crops. *HortScience*, 25(1).

- Jones, H. G. (2007). Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *Journal of experimental botany*, 58(2), 119-30.
- Kirkham, M. B. (2005). *Principles of soil and plant water relations* (First Edit., p. 500). Kansas State University, Kansas, USA.: Elsevier Academic Press.
- Kramer, P. J., & Boyer, J. S. (1995). *Water relations of plants and soils* (First Edit., p. 482). San Diego, California: Academic Press Inc.
- Kubitzki, K. (2007). *The families and genera of vascular plants. Volume IX. Flowering Plants. Eudicots. Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales.... Vascular (Vol. IX)*. Berlin: Springer.
- Kursar, T. a, Engelbrecht, B. M. J., Burke, A., Tyree, Melvin T., El Omari, B., & Giraldo, J. P. (2009). Tolerance to low leaf water status of tropical tree seedlings is related to drought performance and distribution. *Functional Ecology*, 23(1), 93-102.
- Lens, F., Sperry, John S, Christman, M. A., Choat, B., Rabaey, D., & Jansen, S. (2010). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*.
- Li, Y., Sperry, John S, Taneda, H., Bush, S. E., & Hacke, Uwe G. (2008). Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse- and ring-porous angiosperms. *The New phytologist*, 177(2), 558-68.
- Lindorf, H. (1994). Eco-anatomical wood features of species from a very dry forest. *IAWA Journal*, 15(4), 361-376.
- Lopez, O. R., Kursar, T. a, Cochard, Hervé, & Tyree, Melvin T. (2005). Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree physiology*, 25(12), 1553-62.
- Maherali, H.M., Pockman, W. T. and J. R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8), 2184-2199.
- Martre, P., Cochard, H., & Durand, J.-L. (2001). Hydraulic architecture and water flow in growing grass tillers ( *Festuca arundinacea* Schreb.). *Plant, Cell & Environment*, 24(1), 65-76.
- Martínez Urioso, J. (2010). Plan municipal de desarrollo de Tlaquiltenango, Morelos. (p. 225).
- Martínez-Vilalta, J., & Piñol, J. (2003). Limitaciones hidráulicas al aporte de agua a las hojas y resistencia a la sequía. *Ecosistemas*, 1(Enero-Abril), 7.

- Mc Millen, G. G., & Mc Clendon, J. H. (1979). Leaf angle : an adaptive feature of sun and shade. *Botanical Gazete*, 140(4), 437-442.
- McCulloh, Katherine, Sperry, John S, Lachenbruch, B., Meinzer, Frederick C, Reich, P. B., & Voelker, S. (2010). Moving water well: comparing hydraulic efficiency in twigs and trunks of coniferous, ring-porous, and diffuse-porous saplings from temperate and tropical forests. *The New phytologist*, 186(2), 439-50.
- Mcelrone, A. J., Pockman, William T, Martínez-vilalta, J., & Jackson, R. B. (1999). Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*, 163, 507–517.
- Moglia, J. G., & López, C. R. (2001). Estrategia adaptativa del leño *Aspidosperma quebracho blanco*. *Madera y Bosques*, 7(002), 13-25.
- Morales Soto, M., Guadarrama Oliver, R., García-Gómez, E., & Taboada Salgado, M. (2011). El potencial de la agricultura de temporal de la región oriente de Morelos. Retrieved from <http://132.248.35.1/bibliovirtual/Libros/Delgadillo/Morelos/Morales.htm>
- Morelos. (2005). Enciclopedia de los municipios de México. Retrieved from <http://www.e-local.gob.mx/work/templates/enciclo/morelos/>
- Niklas, K. J. (1992). *Plant biomechanics, an engineering approach to plant form and function* (First Edit., p. 607). Chicago, USA: The University of Chicago Press.
- Nobel, P. S. (1983). *Biophysical plant physiology and ecology*. Plant Physiology. San Francisco: W. H. Freeman.
- Oriana v. 3.13. (1996-2010). Kovach Computing Systems .
- Pammenter, N. W., & Willigen, C. V. (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, (18), 589-593.
- Pastenes, C., Pimentel, P., & Lillo, J. (2005). Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *Journal of experimental botany*, 56(411), 425-33.
- Patino, S., Tyree, M. T., & Herre, A. E. (1995). Comparison of hydraulic architecture of woody plants of differing phylogeny and growth form with special reference to free-standing and hemi-epiphytic *Ficus* species from Panama. *New Phytologist*, 129(1), 125-134.
- Pearce, R. B. (2000). Decay development and its restrictions in trees. *Journal Of Arboriculture*, 26(January), 1-11.

- Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México, manual para la identificación de las principales especies. (Universidad Nacional Autónoma de México., Ed.) (Tercera Ed., p. 527). México.
- Philip, J. R. (1966). Plant water relations: some physical aspects. *Annu. Rev. Plant Phys.*, 17, 245-268.
- Pockman, W. T., Sperry, J. S., & O'Leary, J. W. (1995). Sustained and significant negative water pressure in xylem. *Nature*, 378, 715-716.
- Quintanar-Isaías, P. A. (2011). Comunicación personal. Departamento de Biología. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.
- Quintanar-Isaías, Paz Alejandra. (2009). Efecto de la inducción de tálides por cavitación en la arquitectura hidráulica del Cocuite, *Gliricidia sepium* (Fabaceae). Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa.
- Ramesh Babu, V., Murty, P. S. S., Sankara Reddi, G. H., & Reddy, T. Y. (1983). Leaflet angle and radiation avoidance by water stressed groundnut (*Arachis hypogaea* L.) plants. *Environmental and Experimental Botany*, 23(2), 183-188.
- Rawlins, S. L. (1963). Resistance to water flow in the transpiration stream. *Bull. Conn. Agric. Exp. Stn.*, 664, 69-85.
- Rebollar-Domínguez, S., De La Paz Pérez Olvera, C., & Quintanar-Isaías, Paz Alejandra. (1997). Anatomía de la madera de ocho especies de la selva mediana sub perennifolia de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 44(Mar), 66-77.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México* (p. 432). México: Limusa.
- Salisbury, F. B., & Ross, C. W. (1999). *Fisiología vegetal*. (p. 759). Grupo Editorial Iberoamérica S. A. de C. V.
- Salleo, S., Hinckley, T. M., Kikuta, S. B., Lo Gullo, M. A., Weilgony, P., Yoon, T. M., & Richter, H. (1992). A method for inducing xylem emboli in situ: Experiments with a field-grown tree. *Plant, Cell and Environment*, 15, 491-497.
- Sass, J. F. (1961). *Botanical Microtechnique*. (Third Edit., p. 228). Iowa: The Iowa State University Press.
- Scholander P. F. , Hammel H. T. , Bradstreet Edda D., A., & Hemmingsen, E. A. (1965). Sap pressure in vascular plants negative hydrostatic pressure can be measured in plants . *Advancement Of Science*, 148(3668), 339-346.

- Schuepp, P. H. (1993). Tansley Review No. 59 Leaf boundary layers. *New Phytologist*, 125(59), 477-507.
- Schulze, E.-D., Beck, E., & Müller-Hohenstein, K. (2005). *Plant Ecology. Stress: The International Journal on the Biology of Stress* (First., p. 702). Berlin: Springer.
- Scoffoni, C., Rawls, M., McKown, A., Cochard, Hervé, & Sack, L. (2011). Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant physiology*, 156(2), 832-43.
- Simonin, G., Cochard, H, Delatour, C., Granier, a, & Dreyer, E. (1994). Vulnerability of young oak seedlings (*Quercus robur* L) to embolism: responses to drought and to an inoculation with *Ophiostoma querci* (Georgevitch) Nannf. *Annales des Sciences Forestières*, 51(5), 493-504.
- Slatyer, K. O., & Taylor, S. A. (1960). Terminology in plant and soil water relations. *Nature*, 187, 922-924.
- Sosa, V., Flores, J. S., Rico-Gray, V., Lira, R., & Ortíz, J. J. (1985). *Etnoflora yucateense, Fascículo 1. Lista florística y sinonimia maya.* (p. 225). Xalapa, Veracruz.: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- Sperry, J . S., Donnelly, J. R., & Tyree, M. T. (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, (11), 35-40.
- Sperry, J. S. (1986). Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure, and shoot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. *Plant Physiology*, 80, 110-116.
- Sperry, John S. (2003). Evolution of Water Transport and Xylem Structure. *International Journal of Plant Sciences*, 164(3), S115-S127.
- Sperry, J. S., & Saliendra, N. Z. (1994). Intra-and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*, 17, 1233-1241.
- Sperry, J. S., & Tyree, M. T. (1990). Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant, Cell and Environment*, 13, 427-436.
- Sperry, J. S., Saliendra, N. Z., Pockman, W. T., Cochard, H., Cruiziat, P., Davis, S. D., Ewers, F. W., et al. (1996). New evidence for large negative xylem pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell and Environment*, 19, 427-436.

- Sperry, J. S., Tyree, M. T., & Donnelly, J. R. (1988). Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae. *Physiologia plantarum*, 74, 276-283.
- Sperry, John S, Stiller, Volker, & Hacke, Uwe G. (2003). Xylem Hydraulics and the Soil-Plant-Atmosphere Continuum: Opportunities and Unresolved Issues. *Agronomy Journal*, (95), 1362-1370.
- Sperry, John S., & Sullivan, J. E. M. (1992). Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant physiology*, 100(2), 605-13.
- Sperry, John S., Nichols, K. L., Sullivan, J. E. M., & Eastlack, S. E. (1994). Xylem Embolism in Ring-Porous , Diffuse-Porous , and Coniferous Trees of Northern Utah and Interior Alaska. *Ecology*, 75(6), 1736-1752.
- Standley, P. C. (1923). Simarubaceae. Trees and shrubs of Mexico. (pp. 539-540). Washington: Contr. Smith. Inst. U. S. Natl. Herb.
- Streeter, L., Wylie, E., & Bedford, K. (2000). *Mecánica de fluidos*. (p. 740). Colombia: Mc. Graw Hill.
- Taneda, H., & Sperry, John S. (2008). A case-study of water transport in co-occurring ring- versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree physiology*, 28(11), 1641-1651.
- Tyree, M. T., & Ewers, F. W. (1991). Tansley Review No . 34 . The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, 119(34), 345-360.
- Tyree, M. T., & Sperry, J. S. (1989). Vulnerability of Xilem to Cavitation and Embolism. *Annu. Rev. Plant Phys.*, (40), 19-38.
- Tyree, M. T., & Zimmermann, M. H. (2002). Xylem Structure and the Ascent of Sap. *Forest Ecology and Management (Second Edit., Vol. 12, p. 283)*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Ucci, S. J., Scholz, Fabián G., Iogna, P. A., & Goldstein, G. (2011). Economía del agua de especies arbustivas de las Estepas Patagónicas. *Ecología Austral*, (21), 43-60.
- Universidad Nacional Autónoma de México. (2009). Biblioteca Digital de la Medicina Tradicional Mexicana. Atlas de las Plantas de la Medicina Tradicional Mexicana. Retrieved 2011, from <http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/monografia.php?l=3&t=&id=71>

- Valiente-Banuet, A., Verdú, M., Vallardes, F., & García-Fallos, P. (2009). Functional and evolutionary correlations of steep leaf angles in the mexical shrubland. *Oecologia*.
- Valladares, F., Vilagrosa, Alberto, Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S., et al. (2004). Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de sequías. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. (pp. 163-190). Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A.
- Valverde, P. L., Arizaga, S., & Ezcurra, E. (1993). Movimiento foliar en *Larrea tridentata* (Sesse & Moc. ex DC.) Cov. en relación con la sequía y la edad de la hoja. *Acta Botánica Mexicana*, 21, 15 - 21.
- Viscarra, S. (1998). Guía para el secado de la madera en hornos. (p. 64). Santa Cruz, Bolivia.
- Williamson, B. G., & Wiemann, M. C. (2010). Measuring wood specific gravity... correctly. *American Journal of Botany*, 97(3), 1-6.
- Zar, J. H. (1996). *Biostatistical Analysis*. Third edition. (Prentice-Hall, Ed.) (p. 907.). New Jersey.
- Zotz, G., Tyree, M. T., & Cochard, H. (1994). Hydraulic architecture, water relations and vulnerability to cavitation of *Clusia uvitana* Pittier: a C3-CAM tropical hemiepiphyte. *New Phytologist*, 127(2), 287-295.

Anexo 1

Componente del estatus hídrico.	Colectas (meses).					
	Nov-09		Feb-10		Abr-10	
	F	P	F	P	F	P
$\Psi_n$	0.2075	0.6532	13.2678	<b>0.0014*</b>	1.4144	0.2517
$\Psi_r$	0.2189	0.6445	12.7352	<b>0.0017*</b>	0.1081	0.7466
PLC	0.011	0.9176	0.4136	0.5268	0.3	0.5915
$Kh_i$	0.0994	0.7555	6.3446	<b>0.0195*</b>	5.2947	<b>0.0352*</b>
$Kh_{max}$	0.2759	0.6047	7.9829	<b>0.0098*</b>	1.9249	0.1843
$Ks_i$	0.7597	0.3928	5.4911	<b>0.0286*</b>	4.1848	<b>0.0576**</b>
$Ks_{max}$	1.1504	0.2951	6.7105	<b>0.0167*</b>	0.0152	0.3287
C.H.	1.381	0.2525	3.0648	0.0939	0.0039	0.951
V.A.	0.2542	0.6191	6.0833	<b>0.0219*</b>	3.5248	0.0788
V.F.	0.0058	0.94	5.5403	<b>0.0279*</b>	6.5548	<b>0.0210*</b>
V.G.T.	0.9145	0.3493	0.5709	0.4579	4.1365	<b>0.0589**</b>
	Jun-10		Jul-10		Sep-10	
	F	P	F	P	F	P
$\Psi_n$	1.2641	0.2765	32.1538	<b>&lt;0.0001*</b>	32.1538	<b>&lt;0.0001*</b>
$\Psi_r$	3.3611	0.0843	6.9143	<b>0.0153*</b>	0.0452	0.08336
PLC	1.2889	0.272	4.3619	<b>0.0485*</b>	0.2437	0.6265
$Kh_i$	0.33	0.5732	3.051	0.0946	0.5513	0.4656
$Kh_{max}$	0.0385	0.8469	0.0095	0.9234	1.0809	0.3098
$Ks_i$	0.4799	0.4901	3.1714	0.0888	0.8163	0.3761
$Ks_{max}$	0.0782	0.7831	0.0111	0.9172	1.1432	0.2966
C.H.	0.3882	0.5415	44.0588	<b>&lt;0.0001*</b>	2.6422	0.1183
V.A.	0.7107	0.4109	1.0196	0.3233	1.1383	0.2976
V.F.	0.3639	0.5543	2.5141	0.1271	0.62	0.4395
V.G.T.	0.4708	0.5019	1.3922	0.2506	1.2947	0.2674
	Nov-10					
	F	P				
$\Psi_n$	17.9444	<b>0.0003*</b>				
$\Psi_r$	193.772	<b>&lt;0.0001*</b>				
PLC	0.0155	0.9022				
$Kh_i$	3.6165	0.0704				
$Kh_{max}$	3.2981	0.083				
$Ks_i$	5.2499	<b>0.0319*</b>				
$Ks_{max}$	8.7846	<b>0.0072*</b>				
C.H.	0.6332	0.4347				
V.A.	0.0101	0.9208				
V.F.	0.0016	0.9684				
V.G.T.	0.9274	0.346				

Análisis de varianza de una vía de "componentes del estatus hídrico" por mes (analizando las colectas individualmente), por condición natural (sol y sombra). El asterisco (\*) indica diferencias significativas, el doble asterisco (\*\*) indica diferencias marginalmente significativas.  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

## Anexo 2

Variables					
Independiente	Dependiente	R <sup>2</sup>	F	P	Relación
$\Psi_r$	PLC	0.042726	7.9628	<b>0.0054*</b>	<b>Negativa</b>
	Kh <sub>i</sub>	0.035946	6.8166	<b>0.0099*</b>	<b>Positiva</b>
	Ks <sub>i</sub>	0.036107	6.8437	<b>0.0098*</b>	<b>Positiva</b>
	C.H.	0.031228	6.0287	<b>0.0152*</b>	<b>Negativa</b>
	V.A.	0.023216	4.7077	<b>0.0316*</b>	<b>Positiva</b>
	V.F.	0.034952	6.6500	<b>0.0108*</b>	<b>Negativa</b>
	V.G.T.	-0.00166	0.7419	0.3904	---
$\Psi_n$	$\Psi_r$	0.591766	227.1337	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>Positiva</b>
	Kh <sub>i</sub>	0.02482	4.9704	<b>0.0272*</b>	<b>Positiva</b>
PLC	Kh <sub>max</sub>	0.080589	14.6739	<b>0.0002*</b>	<b>Positiva</b>
	Ks <sub>i</sub>	-0.00604	0.0629	0.8024	---
	Ks <sub>max</sub>	0.077235	14.0571	<b>0.0002*</b>	<b>Positiva</b>
	C.H.	0.079661	14.5028	<b>0.0002*</b>	<b>Positiva</b>
	V.A.	0.001567	1.2448	0.2663	---
	V.F.	0.00178	1.2781	0.2600	---
	V.G.T.	-0.0062	0.0389	0.8439	---
Kh <sub>i</sub>	Kh <sub>max</sub>	0.364229	90.3715	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>Positiva</b>
	V.A.	0.003375	1.5282	0.2183	---
	V.F.	0.009355	2.4731	0.1178	---
	V.G.T.	0.001119	1.1747	0.2801	---
Ks <sub>i</sub>	Ks <sub>max</sub>	0.373149	93.8631	<b>&lt;0.0001*</b>	<b>Positiva</b>
	V.A.	0.004494	1.7043	0.1937	---
	V.F.	0.012638	2.9967	0.0854	---
	V.G.T.	-0.00136	0.7876	0.3762	---

Regresiones lineares simples entre una selección de los componentes del estatus hídrico. Los asteriscos (\*) indican relaciones significativas.  $\alpha=0.05$  en todos los casos.

### Anexo 3

Variable	Por variable	r	P
Ángulo de apertura foliar.	$\Psi_{atm}$	0.395	<0.0001*
	$\Psi_n$ (hoja)	0.736	<0.0001*
	$\Psi_r$ (tallo)	0.629	<0.0001*
	$\Psi_{s1}$	0.731	<0.0001*
	$\Psi_{s2}$	0.742	<0.0001*
	$\Psi_{s3}$	0.807	<0.0001*
	PLC <sub>sol</sub>	0.286	0.002*
	PLC <sub>sombra</sub>	0.176	0.094
	Kh <sub>i</sub>	0.209	0.001*
	Kh <sub>max</sub>	0.15	0.031*
	Ks <sub>i</sub>	0.179	0.007*
	Ks <sub>max</sub>	0.13	0.074
	C.H.	0.234	0.022*
	V.A.	0.266	<0.0001*
	V.F.	0.147	0.036*
V.G.T.	0.119	0.113	

Correlación circular-lineal de ángulo de apertura foliar y todos los elementos del CSPA y del estatus hídrico.  $\alpha=0.05$  en todos los casos. El asterisco (\*) indica correlaciones significativas.