



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

UNIDAD IZTAPALAPA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

“El sistema de transporte hidráulico vs la vulnerabilidad al embolismo de ocho especies arbóreas de una selva baja caducifolia del estado de Morelos”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN BIOLOGÍA

PRESENTA

Biól. Daniel Sánchez Gómez

COMITÉ TUTORAL

DIRECTORA

Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías

ASESORAS

M. en B. Ana Teresa Jaramillo Pérez

Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera

Iztapalapa, Ciudad de México, septiembre del 2020

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

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
De la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Biól. Daniel Sánchez Gómez
El día 24 de septiembre del 2020

Comité tutorial

Directora: Dra. Paz Alejandra Quintanar Isaías

Asesora: M. en B. Ana Teresa Jaramillo Pérez

Asesora: Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera

Sinodales



Presidente: Dr. Pedro Guillermo Angeles Álvarez



Secretaria: M. en B. María de Jesús Monserrat Jiménez



Vocal: Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera



Vocal: M. en B. Ana Teresa Jaramillo Pérez

**Esta tesis la dedico
a mi familia.**

***El corazón tiene sus razones,
que la razón desconoce.***

(Pascal)

***Sólo somos materia de estrellas
mirando a otras estrellas,
A través de miles de años de evolución.***

(Carl Sagan)

**La ciencia se compone de errores,
que, a su vez, son los pasos
hacia la verdad.**

(Julio Verne)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a mi familia por su incondicional apoyo para la finalización de esta tesis. También agradezco a todas las personas como amigos, compañeros de la Universidad, profesores que de alguna manera participaron en la elaboración de esta tesis. Valorando todas sus propuestas, puntos de vista, observaciones y críticas las cuales se ven reflejadas en este trabajo. Para la Dra. Alejandra Quintanar Isaías gracias por todo su experiencia y conocimiento compartido para la realización de este trabajo.

Para la M. en B. Ana Teresa Jaramillo Pérez por ser más que una profesora y asesora llegar a ser una valiosa amiga en todo momento, gracias por todo el apoyo. A la Dra. Carmen de la Paz Pérez Olvera por su asesoramiento y valioso conocimiento compartido. A la M. en B. Monserrat Jiménez por su asesoramiento en la parte estadística. Agradecimiento a mis amigas Kuriyeme Monserrat Ávila Lara, Mónica Ángeles Morales, Luz María Reyes Escobar, Valeria Monserratt Pérez Espinosa miembros del Laboratorio de Anatomía Funcional y Biomecánica de Plantas Vasculares. A los señores Oswaldo Roldán e Hipólito Roldán de la comunidad de Valle de Vázquez, Tlaquiltenango, Morelos, por su apoyo en el trabajo de campo, colecta y tratamiento para la obtención de los datos durante el desarrollo de los experimentos.

CONTENIDO

RESUMEN	9
ABSTRACT.....	10
1.- INTRODUCCIÓN	12
2.- ANTECEDENTES.....	14
3.- GENERALIDADES DE LAS ESPECIES	20
3.1.- <i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm. Familia: Pricamniaceae	20
3.2.- <i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst. Familia: Fabaceae, subfamilia: Caesalpinioideae	22
3.3.- <i>Senna wislizeni</i> (A. Gray) Irwin & Barneby. Familia: Fabaceae, subfamilia: Caesalpinioideae	24
3.4.- <i>Acacia bilimekii</i> J. F. Macbr. Familia: Fabaceae, subfamilia: Mimosoideae	26
3.5.- <i>Acacia pennatula</i> Schlecht. et Cham. Benth. Familia: Fabaceae, subfamilia: Mimosoideae.....	28
3.6.- <i>Gliricidia sepium</i> Jacq. Kunth ex Steud. Familia: Fabaceae, subfamilia: Faboideae.....	30
3.7.- <i>Ziziphus amole</i> (Sessé & Moc.) M.C. Johnst. Familia: Rhamnaceae...	32
3.8.- <i>Adelia oaxacana</i> Mull. Arg. Familia: Euphorbiaceae.	34
4.- JUSTIFICACIÓN.....	36
5.- HIPÓTESIS.....	36
6.- OBJETIVOS.....	37

6.1.- OBJETIVO GENERAL	37
6.2.- OBJETIVOS PARTICULARES	37
7.- METODOLOGÍA	38
7.1.- Sitio de estudio	38
7.2.- Longitud máxima de vasos	39
7.3.- Experimento de deshidratación ajustado	40
7.3.1 <i>Recolecta de material biológico durante las dos épocas</i>	40
7.3.2.- <i>Generación de embolismos por deshidratación, obtención de parámetros hidráulicos y preparación del material anatómico.</i>	43
7.4.- Análisis estadístico	47
7.4.1.- <i>Análisis de datos anatómicos</i>	47
7.4.2.- <i>Modelación de curvas de vulnerabilidad</i>	47
7.4.3. - <i>Análisis de Componentes Principales de características anatómicas e hidráulicas</i>	48
7.4.4.- <i>Modelos de ecuaciones estructurales</i>	49
8.- RESULTADOS	50
8.1.- Longitud de vasos	50
8.2.- Porosidad, tipo de agrupamiento, número de poros/mm ² y diámetro de los poros.	51
8.3.- Pérdida de conductividad hidráulica (PLC).....	59
8.4.- Análisis de Componentes Principales (ACP)	61
8.5.- Modelo de ecuaciones estructurales (SEM)	64

8.5.1.- SEM Caducifolias.....	64
8.5.2.- SEM Perennifolias	64
9.- DISCUSIÓN	66
10.- CONCLUSIONES	77
11.- BIBLIOGRAFÍA	79
ANEXO A.....	91
ANEXO B.....	92
ANEXO 1C.....	93
ANEXO 2C.....	93
ANEXO D.....	94
ANEXO E	95

RESUMEN

Las selvas bajas caducifolias de Morelos se caracterizan por presentar elementos arbóreos la mayoría caducifolias con algunos de hojas persistentes. En este estudio se revisó si existe alguna tendencia en la seguridad del sistema vascular con estas dos condiciones. Para este estudio se seleccionaron ocho especies: seis caducifolias y dos perennifolias. Se midió la longitud máxima de vasos para cada especie, así como las curvas de vulnerabilidad para ambas épocas. En caras transversales de los segmentos estudiados se midieron: diámetro y número de poros de poro/mm², tanto solitarios como agrupados.

Los resultados fueron: para las caducifolias en la sequía los Ψ_{x50} estuvieron entre los -3.06 hasta -5.72 MPa y para las de hojas persistentes entre -1.6 a -5.69 MPa. En la época de lluvia las caducifolias estuvieron entre los -2.4 y los -4.86 MPa y para de hojas persistentes entre -2.17 y -3.46 MPa. La especie más resistente durante la época de secas fue *Haematoxylum brasiletto* (caducifolia) mientras que la más vulnerable fue *Acacia bilimekii* (perennifolia) y durante las lluvias la más resistente *Adelia oaxacana* (caducifolia) y la menos resistente *Acacia bilimekii*, y a excepción de ésta última *Ziziphus amole* se comporta como caducifolia. Los análisis de Componentes Principales (ACP) mostraron dos ordenaciones, la primera entre el diámetro y número poros y la segunda entre el Ψ_x y el PLC. También se demuestra que la persistencia y caducidad de las hojas no se encuentra directamente relacionada con el sistema vascular, lo que podría explicarse

estudiando otro tipo de sinergias morfoanatómicas como el tipo de sistema radicular o varios atributos funcionales de las hojas.

ABSTRACT

The dry-forests of Morelos are characterized by the presence of mostly deciduous trees and some persistent leaves. In this study we reviewed if there are some trends in the safety of the vascular system in dry season and wet one. We selected eight species: six deciduous and two evergreens. We measure the maximum length of vessels for each species, and we estimated the vulnerability curves for each species in both seasons. In transversal sections, we measured the length and diameter in solitary vessels-members and grouped ones, as well as the number of pores per mm².

The water potential at PLC_{50%} (Ψ_{X50}) in drought for deciduous-species was from -3.06 to -5.72 MPa and, for species with persistent leaves was from -1.6 to -5.69 MPa. The Ψ_{X50} in the wet season was from -2.4 to -4.86 MPa for deciduous-species and the Ψ_{X50} for the evergreen species was from -2.17 to -3.46 MPa. In dry season, *Haematoxylum brasiletto* was the most resistant specie, while *Acacia bilimekii* (evergreen specie) was the most vulnerable. In rainy season, *Adelia oaxacana* (deciduous specie) was the most resistant, while the less resistant was *Acacia bilimekii* and *Ziziphus amole* was behaving like a deciduous-specie. The Principal Components Analysis (PCA) showed two ordinations, the first was between

diameter and number of pores per mm^2 and the second was between Ψ_x and PLC. It is also shown that there is not a directly related between the persistence and fall of the leaves with the vascular system, which could be explained by studying other types of morphoanatomical synergies, such as the type of root system or various functional attributes of the leaves.

“El sistema de transporte hidráulico vs la vulnerabilidad al embolismo de ocho especies arbóreas de una selva baja caducifolia del estado de Morelos”

1.- INTRODUCCIÓN

El transporte de agua a través de la planta es un proceso indispensable para que puedan llevar a cabo todas las funciones metabólicas, fisiológicas y mecánicas. El agua en el suelo ingresa a la planta a través de las raíces hasta el sistema conductor primario incorporándose al torrente de circulación que alcanza las hojas dado por un gradiente de presión negativa establecida desde el suelo, a través de las raíces, las hojas y la atmósfera. Así el flujo del agua a través de la planta es directamente proporcional a la magnitud del gradiente de potencial entre las raíces y la atmósfera e inversamente proporcional a la suma de resistencias a lo largo de toda la planta lo que se puede interpretar como: el flujo disminuye conforme aumenta la resistencia limitando el libre ascenso de la columna de agua (Gil-Pelegrín *et al.*, 2005). Por lo tanto, la columna de agua en ascenso se encuentra en riesgo cuando existe una diferencia de presiones grandes, tal esfuerzo de succión puede llevar al colapso de las paredes de los capilares. La fatiga y eventual ruptura de las paredes puede ser el mecanismo de entrada de aire (embolia) a capilares funcionales, interrumpiendo el continuo de la columna de agua (Sperry *et al.*, 1996; Langan *et al.*, 1997; Hacke *et al.*, 2001; Bass *et al.*, 2004; Trueba *et al.*, 2017).

El flujo másico de agua asciende a través del sistema vascular (xilema secundario), que se caracteriza por el arreglo (porosidad difusa o anular), agrupamiento (vasos solitarios, múltiples radiales, tangenciales, diagonales o

agregados) y abundancia y dimensiones de los vasos conductores (número de poros/mm² y diámetro), (Wheeler *et al.*, 1989). Las variables antes mencionadas afectan los valores de flujo másico que circula por el sistema conductor, pero garantizan el abasto; lo anterior asociado al sistema mecánico que disminuye el riesgo de cavitación dependiendo del grosor de las paredes de los vasos y la cantidad de fibras en proporción.

El ascenso del agua a través del xilema, estará afectado por la diferencia de presión entre las raíces y la atmósfera. El diámetro de los conductos se va ajustando de forma inversa con respecto a la altura del individuo, con el fin de disminuir el riesgo de cavitación por despresurización. Por lo que los valores de flujo másico ($Q = K_{gH_2O} = /t$) disminuyen de acuerdo con la altura del árbol, dada una constante de proporcionalidad (K_h :conductividad hidráulica). La eficiencia conductiva de cada sistema de transporte (K_s) puede calcularse con los valores de K_h ponderando con el área real de conducción (A), interpretándose como el flujo másico que atraviesa un segmento de longitud L en un gradiente de presión (ΔP) y el área conductora involucrada en el proceso (Tyree y Sperry, 1988; Tyree y Zimmermann, 2002; Gil-Peegrín, 2005).

En sistemas vasculares que tienen diámetros pequeños (<50 μm) (Wheeler *et al.*, 1989), la resistencia al embolismo es mayor que en aquellos de categoría medianos (50 -100 μm), y grandes (100 – 200 μm) (Carlquist, 1988; Wheeler *et al.*, 1989). Las presiones negativas despresurizan el flujo másico que circula por los capilares, lo que provoca riesgo de formación de embolias, es decir, el riesgo de cavitación es directamente proporcional al diámetro de conducto.

Por otro lado, el impacto del diámetro del conducto está expresado en la ecuación de Hagen-Poiseuille, la que muestra que la conductividad que posee un capilar (poro) aumenta a la cuarta potencia del diámetro (D^4), por lo cual una duplicación de dicho diámetro generará una conductividad hidráulica 16 veces mayor y cuatro veces más sobre una sección de área transversal. Así, los tallos que desarrollen vasos grandes son más conductivos, pero más propensos a la cavitación, por lo tanto, existe una compensación entre la eficiencia hidráulica, la seguridad del xilema y la resistencia a la cavitación (Tyree y Zimmerman, 2002; Cai y Tyree, 2010).

Adicionalmente aquellos vasos que tienen que soportar presiones muy negativas mostrarán paredes más gruesas y viceversa (Hacke *et al.*, 2001). La pérdida de conductividad hidráulica (PLC) dependerá del grado de despresurización del líquido que está condicionado por la diferencia de presiones entre el agua del suelo y la atmósfera desecante.

2.- ANTECEDENTES

La característica más sobresaliente de la selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X, 1963) o bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 2006) es la pérdida de las hojas durante un periodo de 5 a 8 meses; así en este tipo de vegetación están presentes los dos aspectos estacionales: la época seca y la época de lluvias (Jaramillo-Pérez *et al.*, 2015). Este tipo de vegetación se caracteriza por presentar componentes arbóreos la mayoría caducifolios, con alturas que van de 4 a 15 m. La

pérdida de hojas no ocurre simultáneamente para todas las especies. Durante muchos meses la fisonomía de la época de sequía prevalece en un escenario que muestra letargo estacional, el cual se ve interrumpido en ocasiones por grupos o individuos de cactáceas o por escasos elementos florísticos siempre verdes. Muchas especies arbóreas presentan su floración únicamente a finales de esta época, cuando la temperatura alcanza valores máximos anuales, mostrando la fenología característica. En época de lluvia, la totalidad de sus componentes desarrolla follaje (Rzedowski, 2006).

Los estudios sobre la resistencia a la cavitación se han enfocado mayoritariamente en especies arbóreas de angiospermas de selvas medianas y altas y de gimnospermas. Maherali *et al.* (2004) reporta datos comparativos sobre los valores de potenciales hídricos al 50% de pérdida de conductividad hidráulica (Ψ_{X50}) de especies caducifolias y de hojas persistentes incluidos en su estudio (Tabla 1). En este se observa que los Ψ_{X50} de las angiospermas de bosques deciduos en sequía presentan un promedio de -2.13 MPa.

Al respecto Sobrado (1997) estudió especies de una selva baja caducifolia de Venezuela, algunas caducifolias y otras siempre verdes. En este estudio la autora encontró que las especies siempre verdes presentan Ψ_{X50} entre los -2.39 MPa hasta -2.45 MPa y las que tiran las hojas entre los -1.65 MPa hasta los -3.83 MPa. Adicionalmente evaluó el Ψ_{X50} a lo largo del año y encontró que las especies nunca llegan a cavitarse a esos porcentajes.

Tabla 1.- Potenciales hídricos (Ψ_{X50}) en diversos grupos funcionales (Maherali *et al.*, 2004).

Grupo funcional		Ψ_{X50}
Angiospermas	Árboles deciduos en invierno	-2.34 MPa
	Árboles deciduos en sequía	-2.13 MPa
	Árboles siempre verdes	-1.51 MPa
Gimnospermas	Árboles de coníferas	-4.17 MPa

Trueba *et al.* (2017), hizo un estudio más extenso para registrar los valores de Ψ_x cuando la pérdida de conductividad hidráulica se da al 12%, 50% y 88% en especies de una selva alta perennifolia en una isla del sur de Océano Pacífico. Los valores de los Ψ_x para una pérdida de conductividad hidráulica (PLC_{50}) se encuentran entre los -2.0 MPa y los -4.0 MPa. Quintanar (2009) reportó el comportamiento y resistencia a la cavitación en *Gliricidia sepium* Jacq. Kunth ex Steud de una selva baja caducifolia en la localidad de Cardel, Veracruz, encontrando que el xilema secundario de dicha especie alcanza el PLC_{50} a un valor de $\Psi_{X50} = -2.4$ MPa.

Alemán (2011) reportó la anatomía funcional del xilema secundario de *Alvaradoa amorphoides* Liebm de una selva baja caducifolia en la localidad “Los limoncillos”, Tlaquiltenango, Morelos. Este autor encontró que el valor de Ψ_{X50} fue de -5.40 MPa. Jaramillo-Pérez (2011) estudió la anatomía foliar y la dinámica anual de potenciales hídricos de *A. amorphoides* de una selva baja caducifolia de Morelos,

reportó que los Ψ_{hoja} en los meses más secos (abril y junio) fue de -4 MPa y -4.5 MPa y para el mes con mayor precipitación (agosto) fue de -2 MPa.

En las selvas bajas de Morelos casi todas las especies pierden sus hojas por periodos largos durante el año. Las principales especies arbóreas que conforman este tipo de vegetación en Morelos son, Caducifolias: *Acacia cymbispina* Sprague & Riley (Cubata), *Acacia farnesiana* (L.) Willd. (Huizache), *Acacia pennatula* Schlecht. Et Cham. Benth. (Cubata), *Adelia oaxacana* Mull. Arg. (Caca de gallina), *Alvaradoa amorphoides* (Zocón), *Bursera copallifera* (DC.) Bullock (Copal), *Bursera fagaroides* (Kunth) Engl (Cuajote), *Bursera morelensis* Ramírez (Cuajote colorado), *Crescentia alata* Kunth (Cuatecomate), *Ficus petiolaris* (Kunth) Miq. (Amate amarillo), *Gliricidia sepium* (Matarratas), *Guazuma ulmifolia* Lam (Cuauhlote), *Haematoxylum brasiletto* H. Karst. (Palo Brasil), *Ipomea* spp. (Cazahuates), *Lysiloma acapulcensis* (Kunth) Benth. (Tepehuaje), *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr., *Phoebe tampicensis* Mez, *Senna wislizeni* (A. Gray) Irwin & Barneby (Carrozo); Perennifolias: *Acacia bilimekii* J. F. Macbr (Tehuixtle) y *Ziziphus amole* (Sessé & Moc.) M.C. Johnst (Limoncillo) (Dorado *et al.*, 2005; Rendón y Nava, 2007). Adicionalmente en las selvas de Morelos se ha estudiado la tigmomorfogénesis en *Alvaradoa amorphoides* y *Euphorbia schlechtendalii* (Avilés, 2017), por lo que se requiere obtener más información sobre la resistencia a la cavitación en esta comunidad vegetal.

Borchert (1999) y Valdez-Hernández *et al.* (2010) coinciden en que los factores ambientales presentes en este tipo de vegetación como el déficit de vapor de agua, temperatura, precipitación, humedad del suelo, volumen suelo/planta y

factores propios de las plantas como: área foliar, edad de las hojas y tamaño de las raíces influyen en las especies arbóreas de una selva baja caducifolia controlando así la actividad del cambium vascular. Así, estos factores afectan principalmente la evapotranspiración y absorción del agua que en conjunto controlan el estado hídrico de la planta lo que se ve reflejado en la fenología típica en este tipo de vegetación.

Los trabajos de Borchert (1999) y Valdez-Hernández *et al.* (2010) demuestran que árboles deciduos tiene una rápida “rehidratación” y por tanto experimentan engrosamiento del tallo al llegar las primeras lluvias, y también cómo los factores ambientales están asociados a las fenologías de estas especies. Estos autores además relacionan la rehidratación con la presencia de los tejidos adyacentes al sistema vascular, lo que provoca el desarrollo de nuevos brotes y por lo tanto la activación del cambium vascular. Al final de la época de lluvias la disminución en humedad presente en el suelo y menor disponibilidad de agua, conlleva a una merma en la actividad del cambium vascular, al incremento del estrés hídrico y a la pérdida de hojas. Así mismo Borchert (1999) menciona que aquellas especies con hojas persistentes están relacionadas con raíces de gran profundidad.

Para comprender la relación que existe entre el abasto de agua, la resistencia a la cavitación de especies y el tipo de sistema de transporte que presentan las especies sometidas a los periodos largos de estrés típicos de una selva baja caducifolia, así como las estrategias que han desarrollado las comunidades vegetales de este tipo de vegetación se puede hacer uso de los modelos de ecuaciones estructurales (SEM por sus siglas en inglés), que de manera general

permiten relacionar el conjunto de variables dependientes e independientes y determinar el aporte de cada una de ellas en el sistema.

Los modelos de ecuaciones estructurales (SEM) son un método de análisis estadístico multivariado, que provee un marco flexible para el desarrollo y análisis de relaciones múltiples, pues integra una serie de ecuaciones y establece relaciones entre las variables de estudio. El uso de esta técnica permite modelar el error de medición, siendo ésta una de sus mayores ventajas por sobre otros métodos tradicionales de análisis de datos. El SEM puede ser aplicado a una amplia variedad de preguntas de investigación, haciendo uso de variables (continuas y discretas) y diseños de investigación (Cangur y Ercan, 2015; Grace *et al.*, 2015; Escobedo *et al.*, 2016).

Con este método se da una mejor perspectiva para comprender las estrategias de seguridad del sistema de transporte y reconocer qué variables fisiológicas y/o factores externos influyen en la seguridad del sistema de transporte.

3.- GENERALIDADES DE LAS ESPECIES

3.1.- *Alvaradoa amorphoides* Liebm. Figura 1

Familia: Picramniaceae.

Sinónimos: *Alvaradoa mexicana* Liebm. ex Benth.

Nombres comunes: ardillo, camarón, chinito, cola de borrego, guaje, palo bermejo, palo de hormiga, ruda cimarrón, tamarindillo, zarillo, zocón. be siinik che', be-sink-ché, beel siinik che, beel sinik, bel-ciniché, suetsink-ché, x-beel sinik che', xbalsinikché, xbesinikché (Maya) (Martínez, 1979).

Descripción: árbol de hasta 10 m de alto con tronco ramificado desde la mitad, aunque puede crecer mucho más en ambientes húmedos. Hojas compuestas plumosas de 5 a 32 cm con 10 a 30 pares de folíolos de 8-30 mm de largo y 7-11 mm de ancho. Flores verdosas, unisexuales y pequeñas, crecen en racimos colgantes rojizo amarillentos. Las flores femeninas y masculinas se producen en diferentes árboles. El fruto es aplanado, con una sola semilla ligera cubierta por un ala larga (Villaseñor *et al.*, 2013).

Distribución: Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Zacatecas, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Morelos, Puebla, Veracruz, Guerrero, Oaxaca, Chiapas y la península de Yucatán (Dorado *et al.*, 2005).

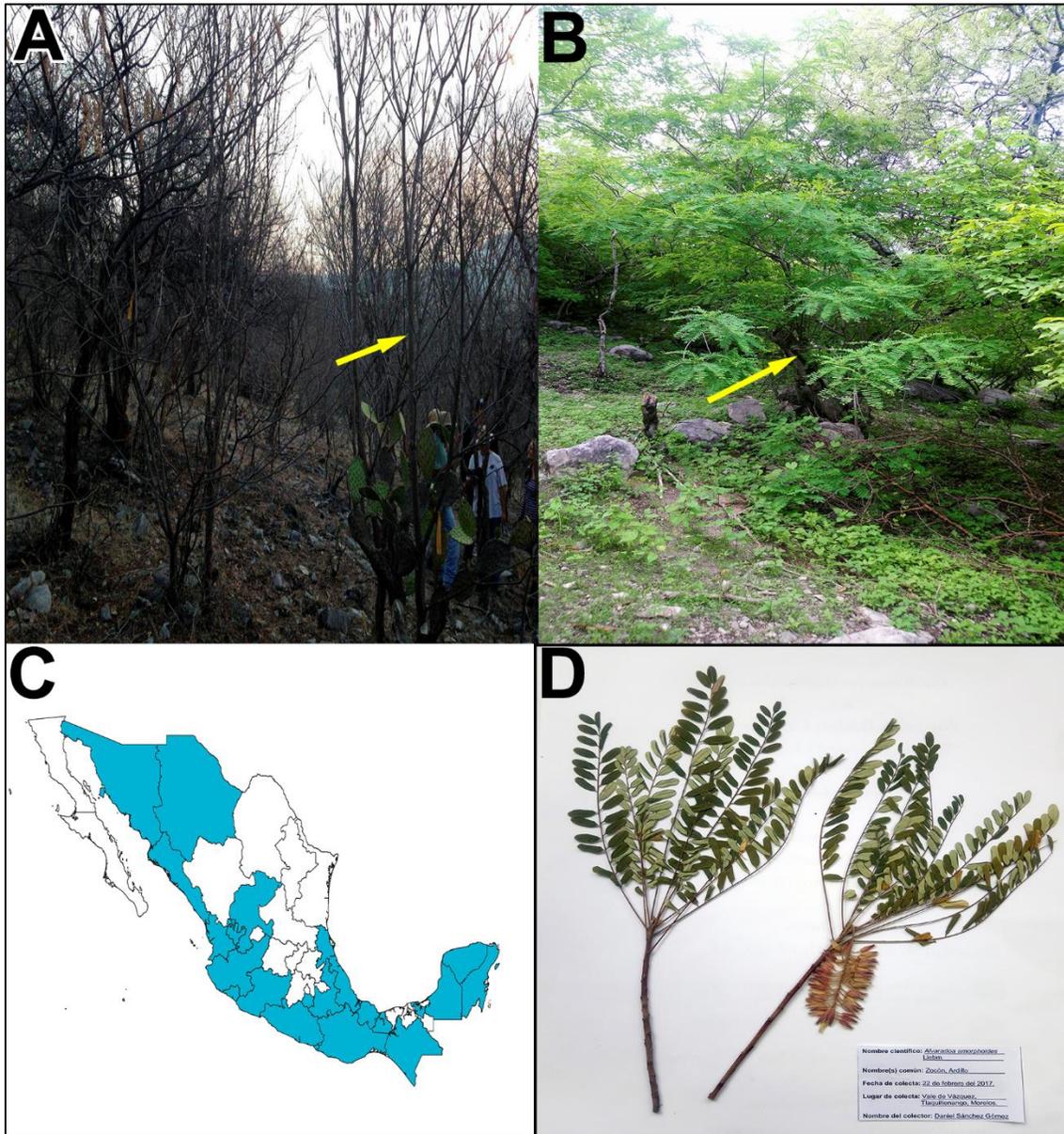


Figura 1. A y B: *Alvaradoa amorphoides* durante ambas épocas (secas y lluvias). C: Distribución geográfica en México. D: muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

3.2.- *Haematoxylum brasiletto* H. Karst. Figura 2

Familia: Fabaceae.

Subfamilia: Caesalpinioideae.

Sinónimos: *Haematoxylon boreale* S. Watson.

Nombres comunes: azulillo, campeche, palo brasil, palo de campeche, palo de tinta, palo tinto; huitzcuahuitl (Náhuatl); churuqua (Purepecha); huachachago (Guarijio); sitagapi (Raramuri) (Martínez, 1979).

Descripción: árbol de 3 - 5 m de alto, con el tallo principal formado por hendiduras profundas, las ramas glabras, grisácea o rojiza, con espinas axilares formadas por ramas modificadas de 5 - 15 (22) mm de largo, las ramas jóvenes estriguladas. Hojas frecuentemente pinnadas de 1.2 - 11.5 cm de largo. Inflorescencia con 7 - 30 flores. Legumbre linear, oblonga o elíptica, semillas de 1 - 3 comprimidas de 8 - 10 mm de largo. (Dorado *et al.*, 2005).

Distribución: Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Estado de México, Morelos, Puebla, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Dorado *et al.*, 2005).

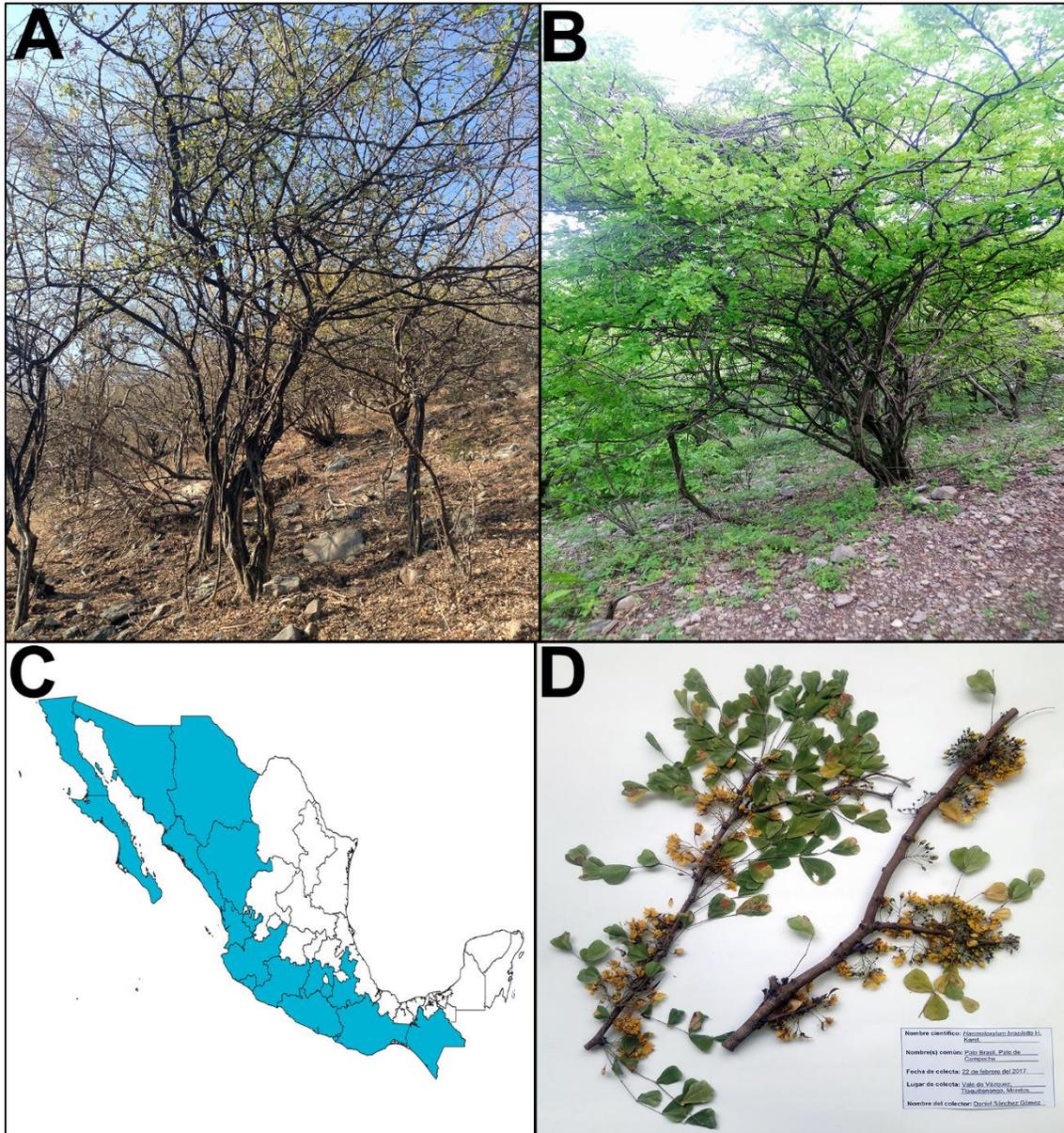


Figura 2. A y B: *Haematoxylum brasiletto* durante ambas épocas (secas y lluvias). **C:** Distribución geográfica en México. **D:** muestra de herbario.

3.3.- *Senna wislizeni* (A. Gray) Irwin & Barneby. Figura 3

Familia: Fabaceae.

Subfamilia: Caesalpinioideae.

Sinónimos: *Cassia wislizeni* A.Gray, *Palmerocassia wislizeni* (A. Gray) Britton.

Nombres comunes: carrozo, palo prieto, rompebotas (Dorado *et al.*, 2005).

Descripción: árbol de hasta 5 m de alto, algunas ramas se reducen en tamaño y asemejan una espina. Hojas fasciculadas de 1.4 – 4.1 cm de largo. Flores amarillas. Legumbre de 13.3 – 22.5 cm de largo, de 0.5 – 0.8 cm de ancho linear, oblonga, dehiscente. Semillas de 25 – 36 por fruto, 3 -5 mm de largo, de 3 – 4 mm de ancho (Dorado *et al.*, 2005).

Distribución: Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Jalisco, Querétaro, Guanajuato, Colima, Michoacán, Morelos, Puebla, Guerrero, Oaxaca y Tabasco (Dorado *et al.*, 2005).

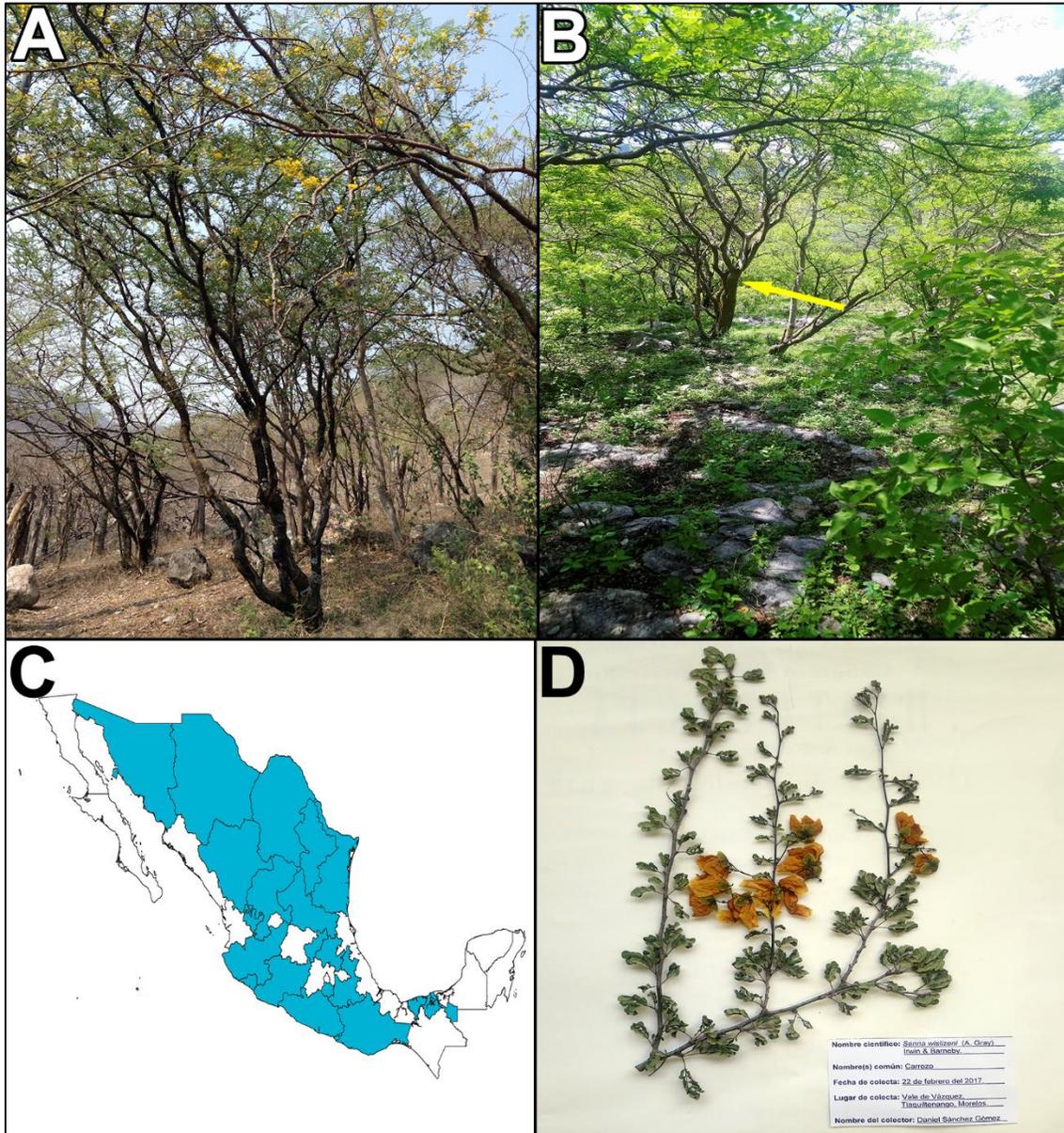


Figura 3. A y B: *Senna wislizeni* durante ambas épocas (secas y lluvias) **C:** Distribución geográfica en México. **D:** muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

3.4.- *Acacia bilimekii* J. F. Macbr. Figura 4

Familia: Fabaceae.

Subfamilia: Mimosoideae.

Sinónimos: *Acacia ambigua* Rose, *Acacia sericocarpa* Rose, *Vachellia bilimekii* (J.F. Macbr.) Seigler & Ebinger, *Acaciopsis bilimekii* (J.F. Macbr.) Britton & Rose.

Nombres comunes: tehuiztle, tehuistle, mushel espinoso (Rico, 2011).

Descripción: árbol de hasta 6 m de altura con ramas y tallo hispídulos. Hojas de 1 a 3 cm de largo; estípulas hasta 2.5 cm de largo, transformadas en espinas, persistentes; peciolo hasta 1 mm de largo; pinnas un par hasta 8 mm de largo, foliolos 1 (-2) pares por pinna de 0.6 a 2.5 cm de largo: (0,4) 0.6 – 2.0 cm de ancho, oblingo-elípticos, la base truncada, el ápice agudo, algunas veces mucronatos. Flores amarillas. Legumbre de 7-12 cm de largo, 3-7 mm de ancho. Semillas de 6.5 – 7 mm de largo y 3.5 – 4.5 mm de ancho (Contreras-Hinojosa *et al.*, 2014).

Distribución: Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca, siendo más abundante en los estados de Morelos, Puebla y Guerrero (Guízar y Sánchez, 1991).

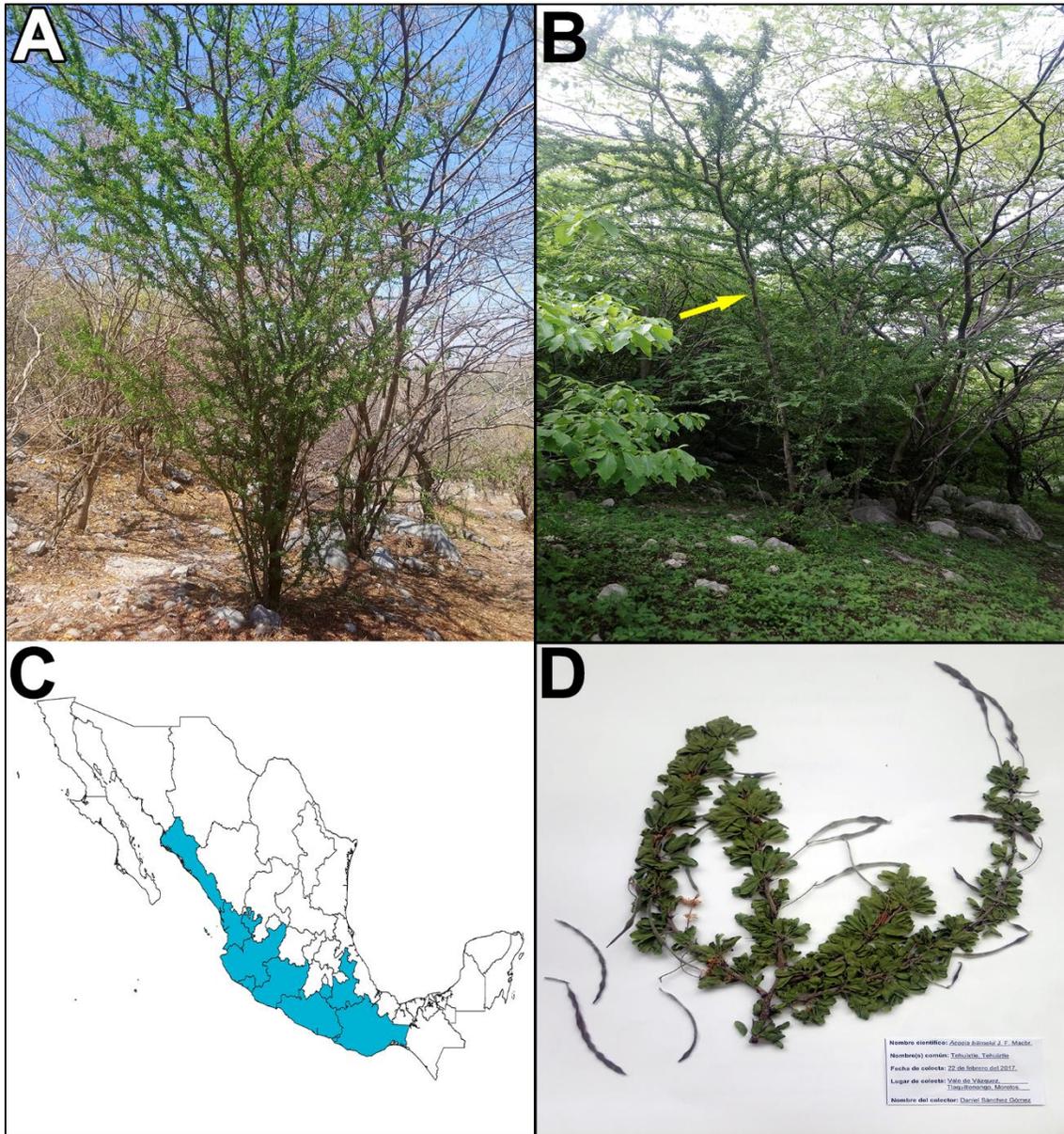


Figura 4. A y B: *Acacia bilimekii* durante ambas épocas (secas y lluvias) C: Distribución geográfica en México. D: muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

3.5.- *Acacia pennatula* Schlecht. et Cham. Benth. Figura 5.

Familia: Fabaceae.

Subfamilia: Mimosoideae.

Sinónimos: *Inga pennatula* Schldl. & Cham, *Pithecellobium minutissimum* M.E. Jones, *Vachellia pennatula* (Schldl. & Cham.) Seigler & Ebinger.

Nombres comunes: cubata blanca, cenizo (Guerrero), guizache tepamo, huizache tepamo (Michoacán y Guerrero), acacia, algarrobo, cajui (Tarahumara), chimay (Maya), espino, espino blanco, espino jote, huixtle (Huasteco), huizache, te-pam (Huasteco), yepovecha (Guarijío) (Martínez, 1979; Cervantes *et al.*, 2001).

Descripción: árbol de hasta 3 m de altura. Hojas dispuestas en espiral, bipinnadas de 5 a 10 cm de largo incluyendo el pecíolo, compuestas por 22 a 28 pares de folíolos primarios, cada uno con 21 a 28 pares de folíolos secundarios. Las ramas presentan espinas divergentes pareadas, oscuras de 1 a 1.5 cm de largo o menos en las ramas jóvenes. Inflorescencias en fascículos y flores amarillas. Semillas elípticas de 7 mm de largo y 4-4.5 mm de ancho (McVaugh, 1987).

Distribución: Sonora, Chihuahua, Tamaulipas, Sinaloa, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Nayarit, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Colima, Michoacán, Estado de México, Morelos, Puebla, Veracruz, Guerrero, Oaxaca, Chiapas y la península de Yucatán (Arriaga, 1991).

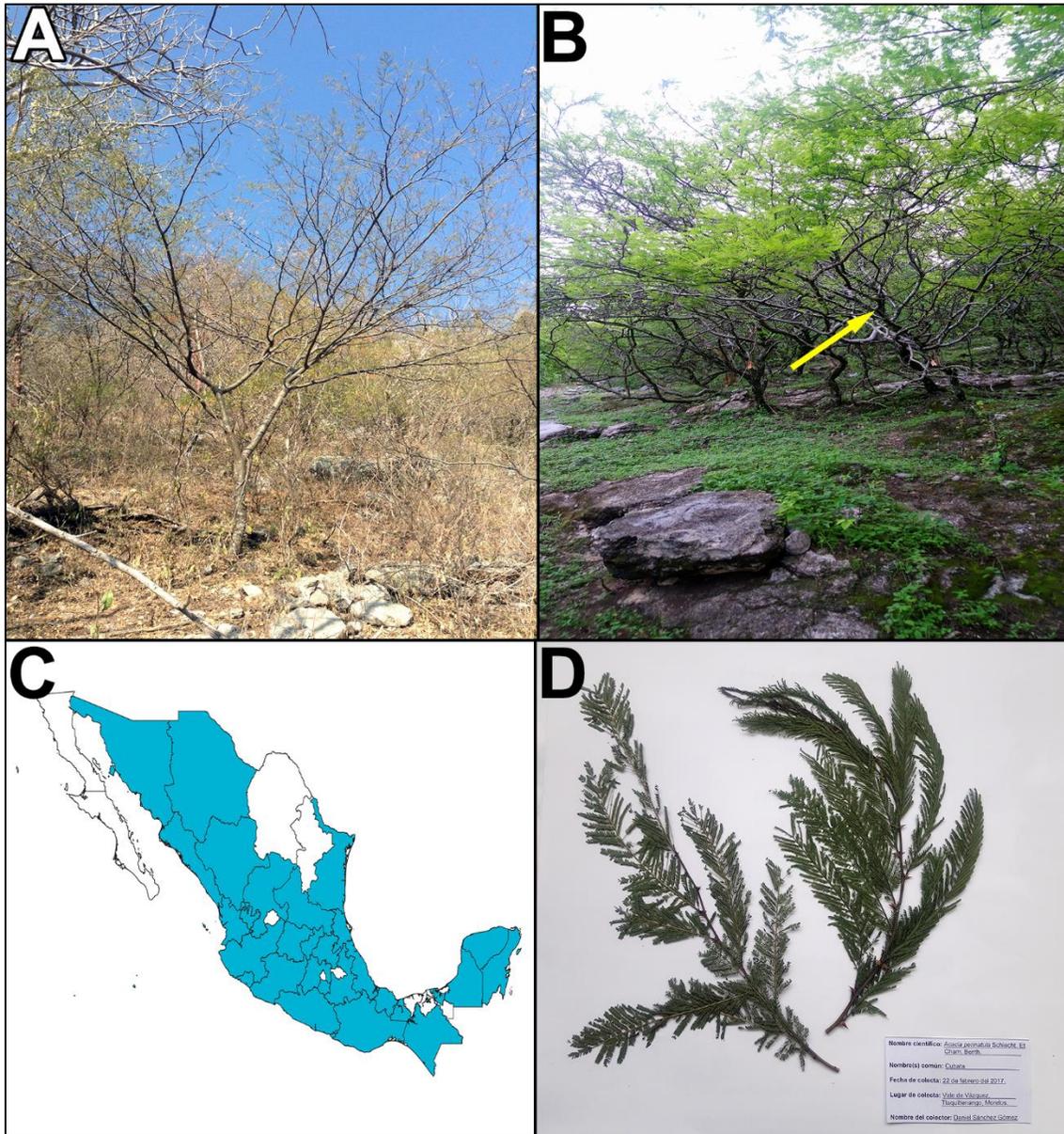


Figura 5. A y B: *Acacia pennatula* durante ambas épocas (secas y lluvias) **C:** Distribución geográfica en México. **D:** muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

3.6.- *Gliricidia sepium* Jacq. Kunth ex Steud. Figura 6.

Familia: Fabaceae.

Subfamilia: Faboideae

Sinónimos: *Galedupa pungam* Blanco., *Gliricidia lambii* Fernald., *Gliricidia maculata* (Kunth) Steud., *Gliricidia maculata* (Kunth) Walp., *Gliricidia maculata* var. *Multijuga* Micheli., *Lonchocarpus maculatus* (Kunth) DC., *Lonchocarpus sepium* (Jacq.) DC., *Millettia luzonensis* A. Gray., *Robinia hispida* L., *Robinia maculata* Kunth., *Robinia sepium* Jacq., *Robinia variegata* Schltldl.

Nombre común: cacahuananche, cocoito, cocuite, cuacuite, flor de San José, frijolillo, madero negro, mata ratón, matarrata, palo de corral, palo de sol, Cacahuanal (Náhuatl) (Vázquez-Yanes *et al.*, 2001).

Descripción: árbol de 2-8 m, con tallos grisáceos, con ramas glabras. Hojas compuestas imparapinnadas con 7-25 foliolos opuestos, de 3 a 8 cm de largo y 2-4 cm de ancho, glabros. Flores rosadas y agrupadas en racimos densos que miden de 10 a 20 cm de largo, los racimos con 20 a 40 flores. Fruto 10 a 20 cm de largo y 1 a 3 cm de ancho. Semillas de 7.9 a 18 mm de largo por 12 – 15 mm de ancho (Dorado *et al.*, 2005).

Distribución: Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Estado de México, Morelos, Puebla, Veracruz, Guerrero, Oaxaca, Tabasco, Chiapas y la península de Yucatán (Dorado *et al.*, 2005).

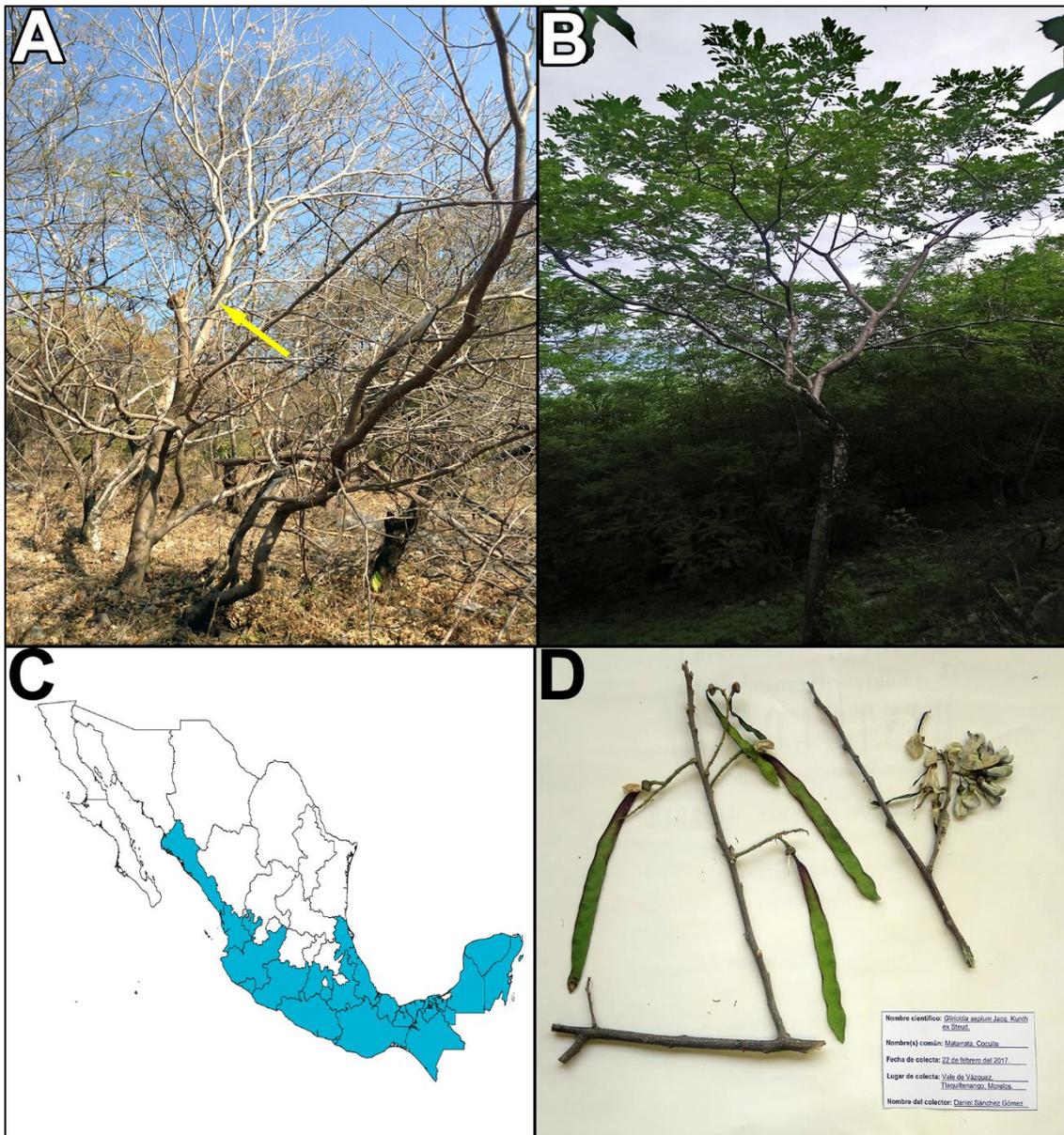


Figura 6. A y B: *Gliricidia sepium* durante ambas épocas (secas y lluvias **C:** Distribución geográfica en México. **D:** muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

3.7.- *Ziziphus amole* (Sessé & Moc.) M.C. Johnst. Figura 7

Familia: Rhamnaceae

Sinónimos: *Rhamnus amole* Sessé & Moc., *Ziziphus sonorensis* S. Watson.
Ziziphus seleri Loes., *Ziziphus endlichii* Loes.

Nombres comunes: amole dulce, cahuasquite, ceituna, chahuasquite, cholulo, coróngoro (Tarasco), frutilla, manzanita, manzanita de costoche, nanche ceituna, nanche de la costa, naranjillo, quesquite, saituna. (Martínez, 1979).

Descripción: árbol espinoso de aproximadamente 10 m de altura de hojas ovoides cordadas o redondeadas en la base y con tres nervaduras de 3 a 5 cm, flores en grupos axilares pubescentes, fruto globoso, de color rojo de 1 cm, nativo de México. (Johnston, 1963; Fernández, 1986; Romero-Castillo *et al.*, 2011).

Distribución: Sonora, Tamaulipas, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Morelos, Puebla, Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Romero-Castillo *et al.*, 2011).

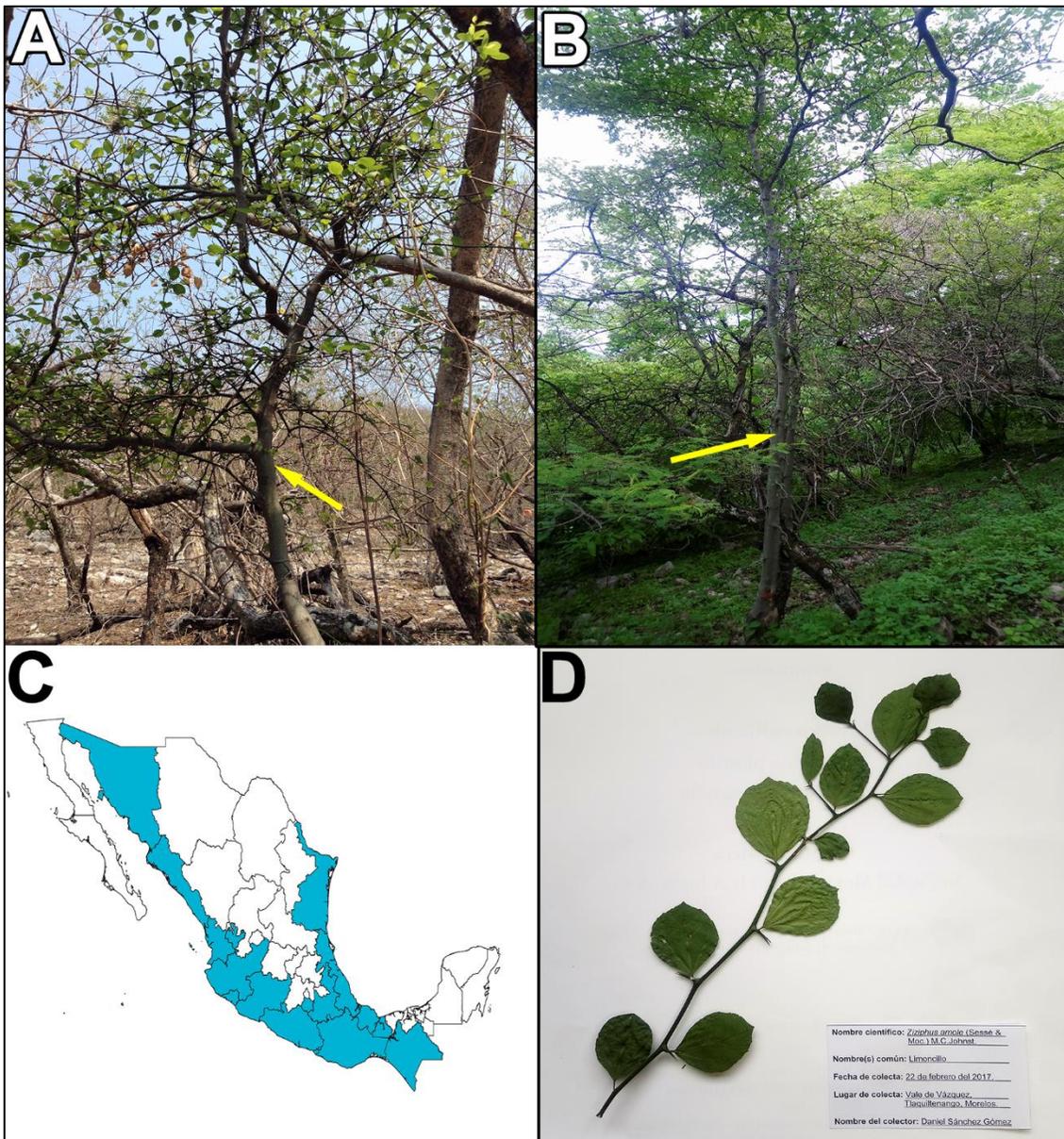


Figura 7. A y B: *Ziziphus amole* durante ambas épocas (secas y lluvias) **C:** Distribución geográfica en México. **D:** muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

3.8.- *Adelia oaxacana* Mull. Arg. Figura 8.

Familia: Euphorbiaceae.

Sinónimos: *Ricinella oaxacana* Müll.

Nombres comunes: caca de gallina, nananche de monte, t'ooj yuub (Maya), toon pak' (Maya), x-tomp-'ak (Maya).

Descripción: árbol pubescente con tricomas simples o glabrescentes, ramillas terminales generalmente espiniformes. Hojas alternas, algunas veces agrupadas sobre las ramillas. Inflorescencias axilares, unisexuales, las estaminadas fasciculadas en braquiblastos, las pistiladas generalmente solitarias (Martínez-Gordillo *et al.*, 2002)

Distribución: Sinaloa, Tamaulipas, San Luis Potosí, Jalisco, Colima, Michoacán, Morelos, Puebla, Veracruz, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Yucatán y Quintana Roo. (Martínez-Gordillo *et al.*, 2002; Carnevali *et al.*, 2010; Villaseñor *et al.*, 2013).

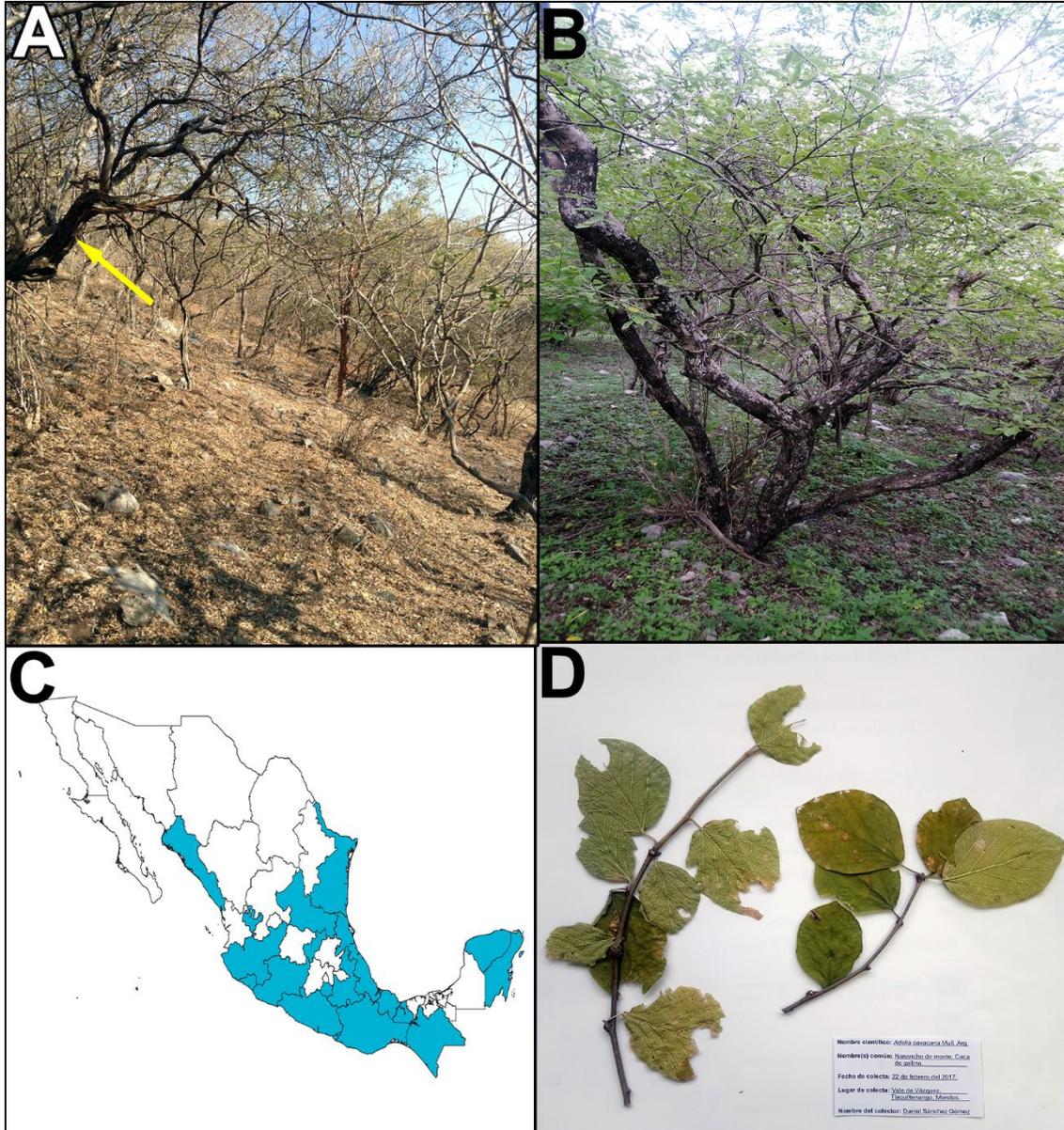


Figura 8. A y B: *Adelia oaxacana* durante ambas épocas (secas y lluvias) **C:** Distribución geográfica en México. **D:** muestra de herbario. La flecha señala el ejemplar.

4.- JUSTIFICACIÓN

El estudio del sistema de transporte de plantas leñosas que habitan en selvas bajas caducifolias es importante para construir modelos anatomofisiológicos ya que aporta información valiosa para comprender las estrategias de resistencia al embolismo de plantas con persistencia de hojas y de aquellas que las tiran, sobre todo cuando son sometidas a periodos largos de sequía. Los elementos florísticos que habitan en este tipo de vegetación en el estado de Morelos se encuentran continuamente bajo riesgo de cavitación, lo que resulta muy interesante para el análisis de estos fenómenos y comprender si existen diferencias en las estrategias hidráulicas del sistema de capilares para favorecer la seguridad del xilema.

5.- HIPÓTESIS

Si el xilema secundario de especies de hoja persistentes presenta valores de densidad y agrupamiento de vasos mayores así como diámetro y longitud máxima de vasos menores en comparación con el xilema secundario de las especies de hojas caducas, entonces el sistema de transporte de la primera condición (especies de hojas persistentes) será más seguro y alcanzará valores de Ψ_{x50} más negativos que en la segunda condición (especies de hojas caducas).

6.- OBJETIVOS

6.1.- OBJETIVO GENERAL

Evaluar la seguridad de los sistemas de transporte hidráulico de especies arbóreas de hojas persistentes y caducas usando los parámetros hidráulicos obtenidos con un método de deshidratación ajustado, durante la época de sequía y de lluvia, en una selva baja caducifolia de Morelos.

6.2.- OBJETIVOS PARTICULARES

1. Evaluar la resistencia a la cavitación (PLC_{50}) de especies arbóreas de hojas persistentes: *Acacia bilimekii* y *Ziziphus amole*; y no persistentes: *Acacia pennatula*, *Adelia oaxacana*, *Alvaradoa amorphoides*, *Gliricidia sepium*, *Haematoxylum brasiletto*, *Senna wislizeni*.
2. Calcular los parámetros hidráulicos nativos de las especies propuestas: Flujo (Q), Eficiencia Conductiva (K_s), Pérdida de Conductividad Hidráulica (PLC) y Potencial Hídrico (Ψ_x) durante dos periodos del año: sequía y lluvia.
3. Describir las características anatómicas del sistema de transporte: tipo de porosidad, tipo de agrupamiento, diámetros de los vasos y número de poros/mm² en ambos periodos del año.

7.- METODOLOGÍA

7.1.- Sitio de estudio

El sitio de estudio se encuentra ubicado en la localidad de Valle de Vázquez, municipio de Tlaquiltenango, Morelos, México con coordenadas: N 18° 30' 39.2" W 099° 05' 16.9' (Figura 9). El tipo de vegetación dominante es la selva baja caducifolia. El clima que presenta es cálido húmedo Aw(w) con lluvias en verano con una temperatura promedio de 23.5 °C y precipitación total anual de 769.5 mm (García, 2004). El tipo de suelo pertenece al subgrupo Feozem calcárico (INEGI, 2007, Jaramillo-Pérez, 2011).

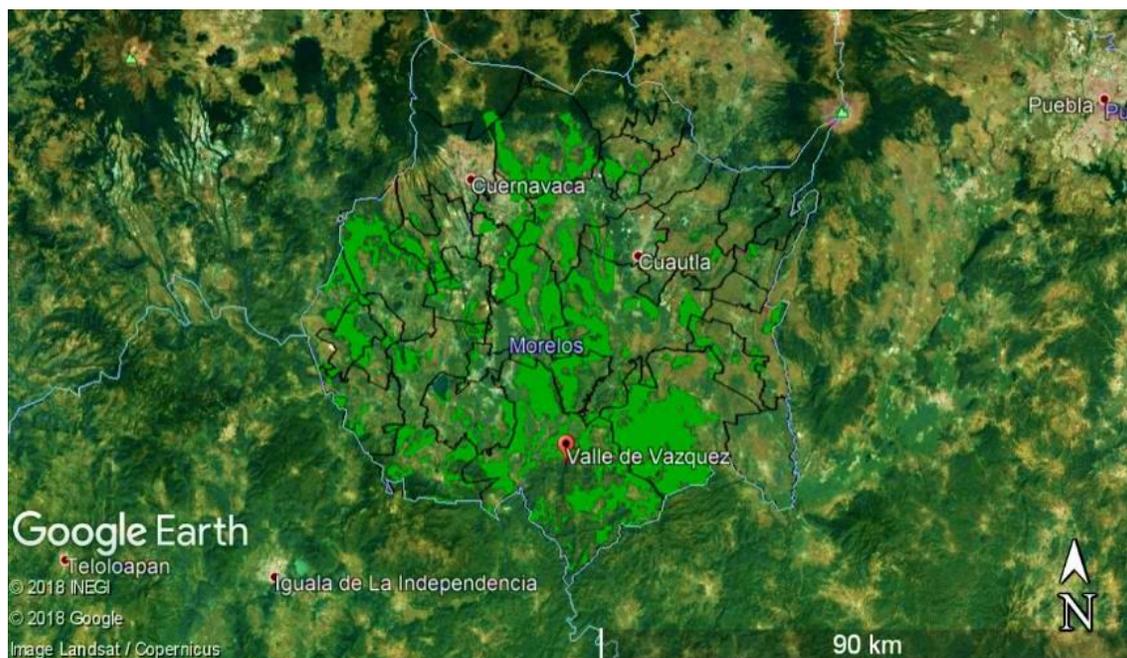


Figura 9. Localización del sitio de estudio y distribución actual de la selva baja caducifolia en el estado de Morelos en verde claro. (Elaborado en Google Earth Pro).

7.2.- Longitud máxima de vasos

Se recolectaron de 4 a 8 ramas provenientes del mismo número de individuos por especie en los alrededores del sitio de estudio. Estas ramas tuvieron una longitud mayor a los 4 m y se dejaron secar (Figura 10).



Figura 10. Secado de las ramas de cada una de las especies.

Para la medición se siguió el método neumático propuesto por Ewers y Fisher (1989), que consiste en conectar el extremo ancho de la rama a una manguera ajustada a una fuente de aire a presión (Figura 11-A, 11-B y 11-C). El extremo distal de la rama se sumergió en un recipiente con agua (Figura 11-D y 11-E) y en orden ascendente se cortaron segmentos de 1 a 2 cm de longitud hasta observar la salida de aire proveniente del extremo conectado a la fuente de aire a presión (Figura 11-F). Sí al cortar el primer segmento se observó la salida de burbujas entonces se consideró que el largo de la rama es apenas más corto que el largo del vaso más

largo, pero si no se apreció la salida de burbujas entonces la longitud del vaso es menor a la longitud de la rama por lo cual se realizaron cortes sucesivos hasta observar la salida de burbujas. Posteriormente se midió la longitud final de cada rama, es decir, la longitud máxima de vaso (LMV). Así los segmentos finales de cada rama representan la variabilidad de longitudes de vasos para cada especie, asimismo se tiene representados las longitudes mínimas y máximas. Los valores de LMV obtenidos para cada especie se utilizaron para determinar la longitud de las ramas que se recolectarían para el experimento de deshidratación. Los datos de LMV obtenidos se promediaron para obtener un solo valor para cada especie.

7.3.- Experimento de deshidratación ajustado

7.3.1 Recolecta de material biológico durante las dos épocas

Siguiendo la metodología propuesta por Torrez-Ruiz *et al.* (2015) (Figura 12), en la selva baja caducifolia de la localidad Valle de Vázquez, se localizaron y recolectaron 10 ejemplares de cada especie de hasta 4 m de largo, longitud siempre por encima de los valores máximos obtenidos en la LMV (Tabla 2), durante los meses de febrero, marzo y abril (sequía) y los meses junio, julio y agosto (Lluvias). Durante la recolecta, además se obtuvieron hojas de otras ramas del mismo individuo y se les midió el potencial hídrico nativo ($\Psi_{X_{\text{Nativo}}}$).



Figura 11. A - B: Tanque y bomba, fuentes de aire a presión conectadas al sistema de mangueras. C - E: Montaje de ramas de acuerdo al método neumático (Ewers y Fisher, 1989). F: Salida de burbujas de la parte distal de las ramas sumergidas en el agua.

Las ramas se envolvieron en bolsas negras y reposaron en posición horizontal durante una noche. De estos ejemplares se escogieron ramas de 1.5 m de longitud, se mojaron y cortaron bajo el agua para evitar la incorporación de embolismos al sistema. Las secciones transversales se sellaron bajo el agua y se hicieron lotes de 30 ramas por cada especie, Estos lotes se dejaron deshidratar

gradualmente a intervalos de tiempo (sol y reposo en sombra) (Figura 12-D). Este procedimiento se realizó tanto en la temporada de sequía, como en la temporada de lluvia.

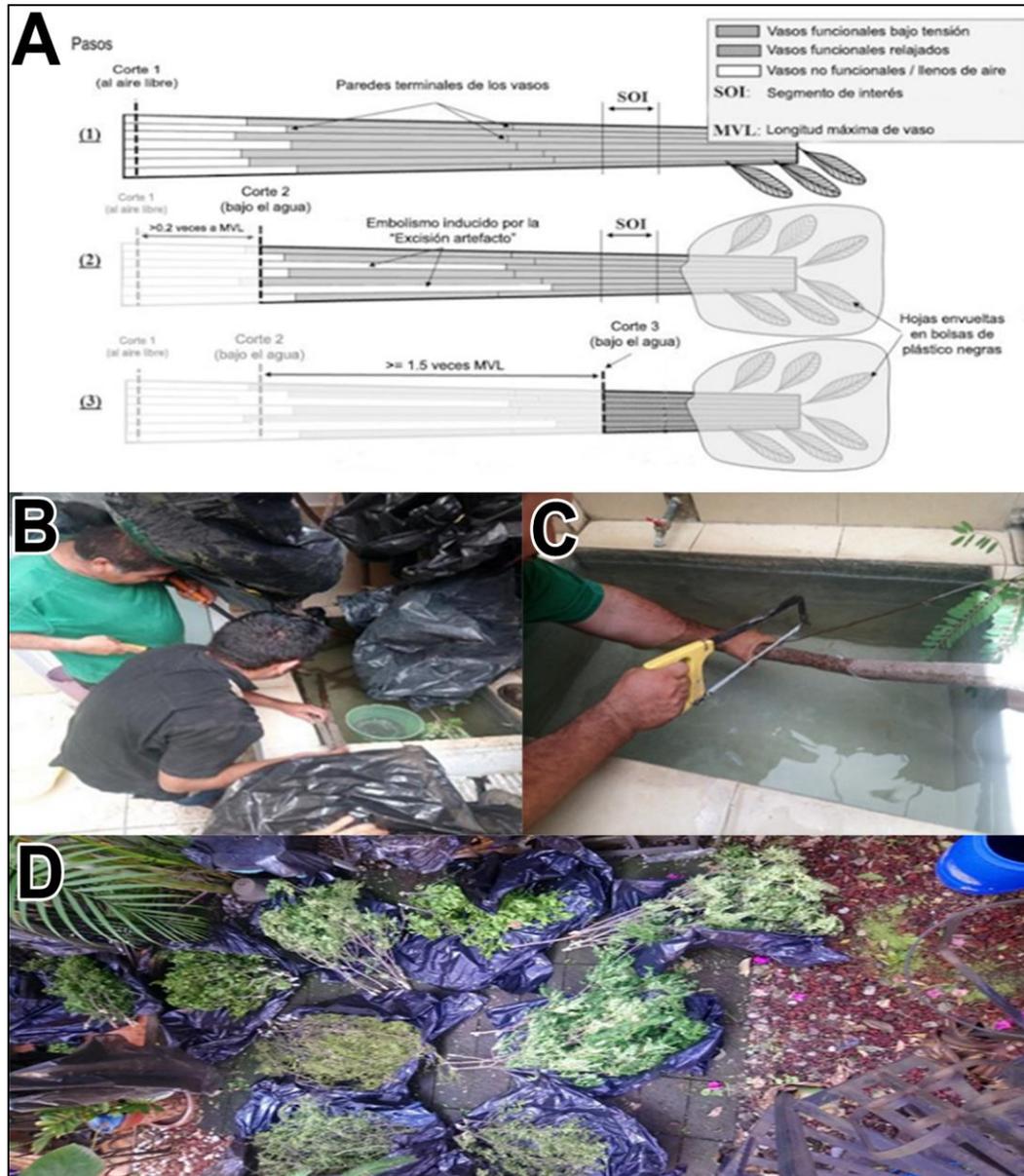


Figura 12.- A: Metodología para la selección de segmentos de rama propuesta por Torres-Ruiz *et al.* (2015). **B - C:** Corte de las ramas de 1.5 m de longitud, el proceso se llevó a cabo bajo el agua para evitar la entrada de aire a los vasos. **D:** Elaboración de los lotes de ramas para el proceso de deshidratación y generación de embolismos para la época de lluvias. El mismo procedimiento se realizó en la época de sequía.

7.3.2.- Generación de embolismos por deshidratación, obtención de parámetros hidráulicos y preparación del material anatómico.

De cada lote de ramas por especie, después de un tiempo determinado de deshidratación, se seleccionaban 3 ramas y bajo el agua se cortaban segmentos de 5 cm de longitud y el resto de la rama se utilizaba para obtener el valor de potencial hídrico con una cámara Scholander modelo M1505D-EXP. Así, cada lote representó un tiempo determinado de deshidratación para obtener los datos de potencial hídrico y PLC. Entre mayor era el tiempo de deshidratación, se esperaba que las columnas de agua ganaran tensión y por ende el rompimiento de la columna de agua en el interior de cada vaso del xilema, creando cavidades hasta la formación de embolismos. Por lo tanto, el último lote deshidratado alcanzaría flujos iguales a cero y un potencial hídrico muy negativo (Figura 13).

Para determinar el flujo de los segmentos, éstos fueron preparados y colocados en el sistema de mangueras propuesto por Sperry *et al.* (1988) (Figura 14). En cada lote se midió el flujo inicial y se hizo una purga de agua a presión durante media hora a una presión constante de 26 psi, para obtener el segundo flujo (flujo máximo) y con ellos determinar el porcentaje de pérdida de conductividad hidráulica.



Figura 13. Proceso de deshidratación y generación de embolismos. **A-C:** día uno. **E-G:** día cuatro. **H-J:** día quince. Se observa la pérdida de las hojas de las especies durante el proceso. **K:** Corte de las ramas bajo el agua para la obtención de los segmentos de 5 cm para medir datos hidráulicos. **L y M:** Medición de los potenciales hídricos con bomba de Scholander para cada una de los segmentos.



Figura 14. Sistema Sperry (Sperry *et al.*, 1988), colocación de los segmentos para la obtención de datos hidráulicos.

La pérdida de conductividad hidráulica (PLC), es considerada una medida fundamental para la construcción de las curvas de vulnerabilidad, que además permiten comparar la resistencia hidráulica entre especies. Este parámetro se obtuvo con las siguientes ecuaciones de acuerdo con Tyree y Sperry (1988), Tyree y Zimmermann (2002) y Gil-Pelegrín *et al.* (2005):

- **Conductividad hidráulica:**

$$Kh = \frac{QL}{\Delta P} [kg\ m\ s^{-1}\ MPa^{-1}]$$

Donde Q es el flujo, L la longitud del segmento y ΔP la diferencia de presión de entrada y salida.

- **Eficiencia conductiva**

K_s estandarizada por la sección transversal del segmento conductivo:

$$K_s = \frac{Kh}{A_s} [kg\ m\ s^{-1}\ m^{-1}\ MPa^{-1}]$$

Donde A_s corresponde al área de la sección transversal del segmento de rama.

La pérdida de conductividad hidráulica se calculó usando la siguiente ecuación:

$$PLC = \left(\frac{K_{s-m\acute{a}xima} - K_{s-i}}{K_{s-m\acute{a}xima}} \right) * 100$$

Donde $K_{s-m\acute{a}xima}$ es la eficiencia conductiva máxima registrada para el segmento de rama y K_{s-i} es la eficiencia conductiva calculada antes de la purga con agua a presión.

Finalmente, se hicieron muestras semipermanentes del xilema secundario de las 8 especies. Los cortes anatómicos se realizaron con un criostato Leica CM 1510-3, con el que se obtuvieron secciones de 20 μm de grosor. Todos los cortes se observaron y fotografiaron con un microscopio Leica DM500 equipado con una cámara Leica ICC50W. Las fotografías se calibraron de acuerdo al objetivo correspondiente (10X, 40X y 100X) y con el programa ImageJ 1.52^a (Schneider *et al.*, 2012) se obtuvieron los siguientes datos de: tipo de porosidad, abundancia (conteo por separado del número de poros solitarios y agrupados en un mm^2), diámetros radiales y tangenciales de poros solitarios y agrupados, siempre considerando los más cercanos al cambium vascular.

7.4.- Análisis estadístico

Los paquetes utilizados para los análisis estadísticos y representación de los datos en el lenguaje R fueron: “dplyr” para la manipulación de datos (Wickham *et al.*, 2020); “readxl” para la importación de datos (Wickham y Bryan, 2019); “ggplot2” para la visualización de datos (Wickham, 2016) y “car” para los análisis estadísticos (Fox y Weisberg, 2019).

7.4.1.- Análisis de datos anatómicos

Se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA) o su equivalente no paramétrico (Kruskal-Wallis) para determinar si existen diferencias significativas en el diámetro de poros y número de poros por mm² entre las 8 especies en cada temporada. Así mismo se hicieron pruebas *post hoc* en cada análisis para determinar qué especies fueron significativamente diferentes.

7.4.2.- Modelación de curvas de vulnerabilidad

Con los datos de PLC y potenciales hídricos (Ψ_x ; MPa) obtenidos, se ajustó un modelo sigmoideal propuesto por Pammenter y Van der Willigen (1998) y se calcularon los intervalos de confianza para estos parámetros, empleando bootstrap

o aproximaciones normales, para ajustar y ubicar el Ψ_{x50} utilizando el software R-Studio 1.1.456 (RStudio Team, 2016), el lenguaje R 3.5.1 (R Core Team, 2018) y el paquete fitplc (Duursman y Choat, 2017).

7.4.3. - Análisis de Componentes Principales de características anatómicas e hidráulicas

Para distinguir grupos de especies que compartieran características anatómicas e hidráulicas similares en ambas épocas entre caducifolias y perennifolias se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 8 especies. Las características anatómicas consideradas fueron: diámetro del poro, número de poros solitarios/mm² y número de poros agrupados/mm². Las características hidráulicas fueron: potencial hídrico (Ψ_x) y PLC. El análisis se realizó sobre una matriz de 80 datos, 5 variables y 8 especies en dos temporadas (16 muestras).

Se extrajeron los dos primeros factores y se identificaron aquellas variables que más contribuyeron al ordenamiento de las especies de acuerdo a la estacionalidad. Para este análisis se usó el software XLSTAT 2020.3.1 como complemento de Excel 16.0.12827 (Addinsoft, 2020).

7.4.4.- Modelos de ecuaciones estructurales

Para establecer y/o estimar el efecto y las relaciones de las variables de estudio en las 8 especies por épocas y por grupo fenológico, se aplicó la metodología de Modelos de Ecuaciones Estructurales (SEM por sus siglas en inglés) (Grace *et al.*, 2015; Escobedo *et al.*, 2016). Las variables consideradas para la construcción de los SEM fueron: diámetro de poro, número de poros solitarios/mm², número de poros agrupados/mm², potencial hídrico (MPa) y PLC. La evaluación del ajuste del SEM consideró los valores de $p > 0.05$ en Chi-cuadrada (χ^2), bajo la hipótesis nula de que la matriz de covarianza del modelo observado debe ser igual a la matriz de covarianza del modelo esperado. Así mismo, el índice de ajuste comparativo (CFI, por sus siglas en inglés) debía ser mayor a 0.95 (CFI > 0.95) (Cangur y Ercan, 2015). Este modelo se aplicó para cada una de las especies y a su vez por grupo fenológico (especies caducifolias y especies perennifolias), todos por época.

La estructura del modelo SEM empleado para cada una de las especies y por grupo fenológico (caducifolias y perennifolias) está representado en la figura 15. Las variables se representan dentro de rectángulos, las flechas representan el sentido de las relaciones entre variables, cada relación está asociada a un coeficiente γ (relación variable independiente y variable dependiente) o β (relaciones entre variables dependientes), que señalan la magnitud del efecto entre las variables. Las flechas que no tiene origen en una variable representan la varianza no explicada (ζ).

El paquete utilizado en el lenguaje R para la elaboración de cada uno de los SEM fue “lavaan” (Rosseel, 2012).

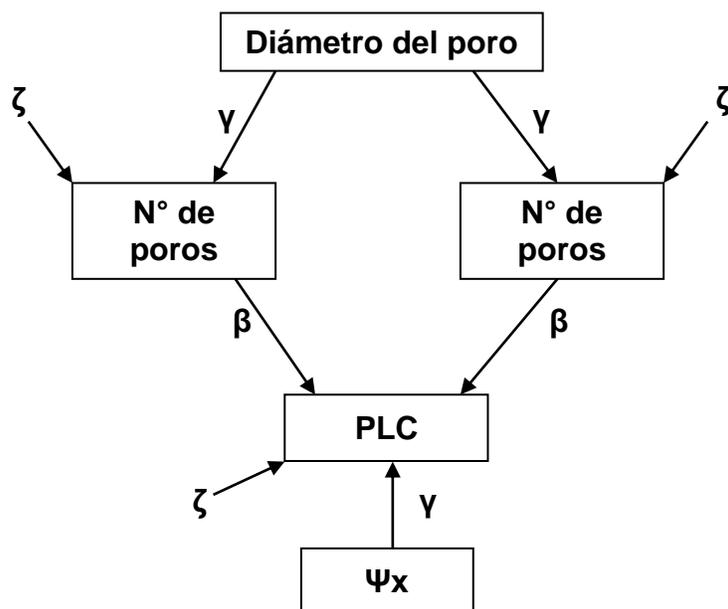


Figura 15.- Estructura general del modelo SEM ejecutado en las 8 especies, por temporada y por grupo fenológico. Las flechas indican el sentido del efecto.

8.- RESULTADOS

8.1.- Longitud de vasos

En la Tabla 2 se muestran, por especie, los valores mínimos y máximos de la LMV. En todas las especies los valores máximos fueron superiores a los 2 m. *A. pennatula* y *G. sepium*, mostraron los valores más altos de mínimos y máximos. En general, los valores mínimos fueron menores a 1 m, excepto para las dos especies

antes mencionadas. Finalmente, *H. brasiletto* obtuvo el valor más bajo dentro del grupo de mínimos

Tabla 2.- Valores mínimos y máximos de longitud de vaso, especies perennifolias indicadas con *.

Especie	n	Mínimo (m)	Máximo (m)	Media (m)
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	25	0.63	2.42	1.5
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	20	0.28	2.12	1.3
<i>Senna wislizeni</i>	40	0.69	2.42	1.2
<i>Acacia bilimekii</i> *	33	0.70	2.17	1.5
<i>Acacia pennatula</i>	20	1.03	2.74	1.4
<i>Gliricidia sepium</i>	33	1.15	3.02	2.1
<i>Ziziphus amole</i> *	9	0.94	2.37	1.5
<i>Adelia oaxacana</i>	29	0.67	2.03	1.5
Total	209			

8.2.- Porosidad, tipo de agrupamiento, número de poros/mm² y diámetro de los poros.

Todas las especies presentan porosidad difusa con poros solitarios, múltiples radiales de 2 a 5 poros, múltiples diagonales de 2 poros, múltiples tangenciales de 2 y 3 poros y múltiples agregados de 3 a 5 poros (Figura 16 y Figura 17). En general se observó que el número de poros por mm² fue menor durante la temporada de lluvias. Estas diferencias destacan aún más en las especies caducifolias *H. brasiletto* y *S. wislizeni*, pues esta disminución es igual al 50% del total de poros

registrados para cada una de ellas en la temporada de sequía (Tabla 3 y Anexo A). Por otro lado *Z. amole* especie con hojas persistentes, no presenta diferencias significativas en el número de poros en ambas épocas (Figura 18, Tabla 3 y Anexo A). El número de poros/mm² en la temporada de sequía fue significativamente diferente entre especies (H=82.6, p<0.0001), siendo *A. oaxacana* la especie con la mayor cantidad de poros/mm² registrados (69 ± 14 poros). Destacan *A. pennatula* y *G. sepium*, que tuvieron un comportamiento similar en sus resultados, pues entre ellas no existieron diferencias significativas, además de ser las especies con el menor número de poros reportados (Figura 18 y Tabla 3). Por el contrario, *H. brasiletto* no presentó diferencias significativas con el resto de las especies (Figura 18).

Durante la temporada de lluvias también existieron diferencias significativas entre las especies (H=59.7, p<0.0001). *A. Oaxaca* obtuvo la mayor abundancia de poros (62 ± 11 poros/mm²), mientras que *G. sepium* obtuvo la menor abundancia (15 ± 5 poros/mm²).

Entre las especies perennifolias no existieron diferencias significativas, por lo que su promedio de poros en la temporada fue igual. Mismo es el caso para *H. brasiletto* y *S. wislizeni* que no mostraron diferencias significativas entre ellas (Figura 18 y Tabla 3).

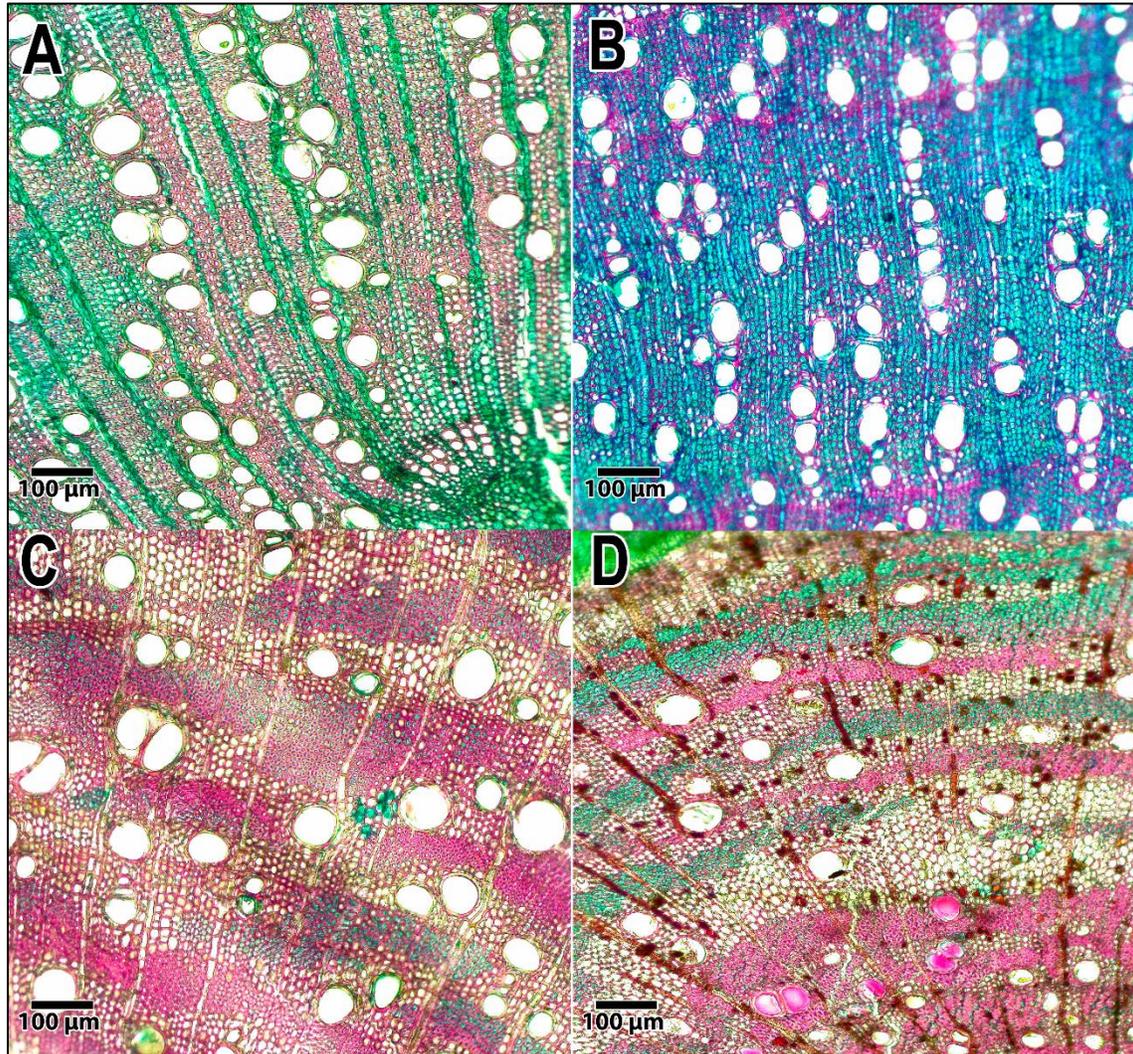


Figura 16.- Secciones transversales observados con objetivo de 10X. **A:** *Alvaradoa amorphoides*. **B:** *Haematoxylum brasiletto*. **C:** *Senna wislizeni*. **D:** *Acacia bilimekii* (perennifolia) Técnica de tinción Safranina – Verde rápido.

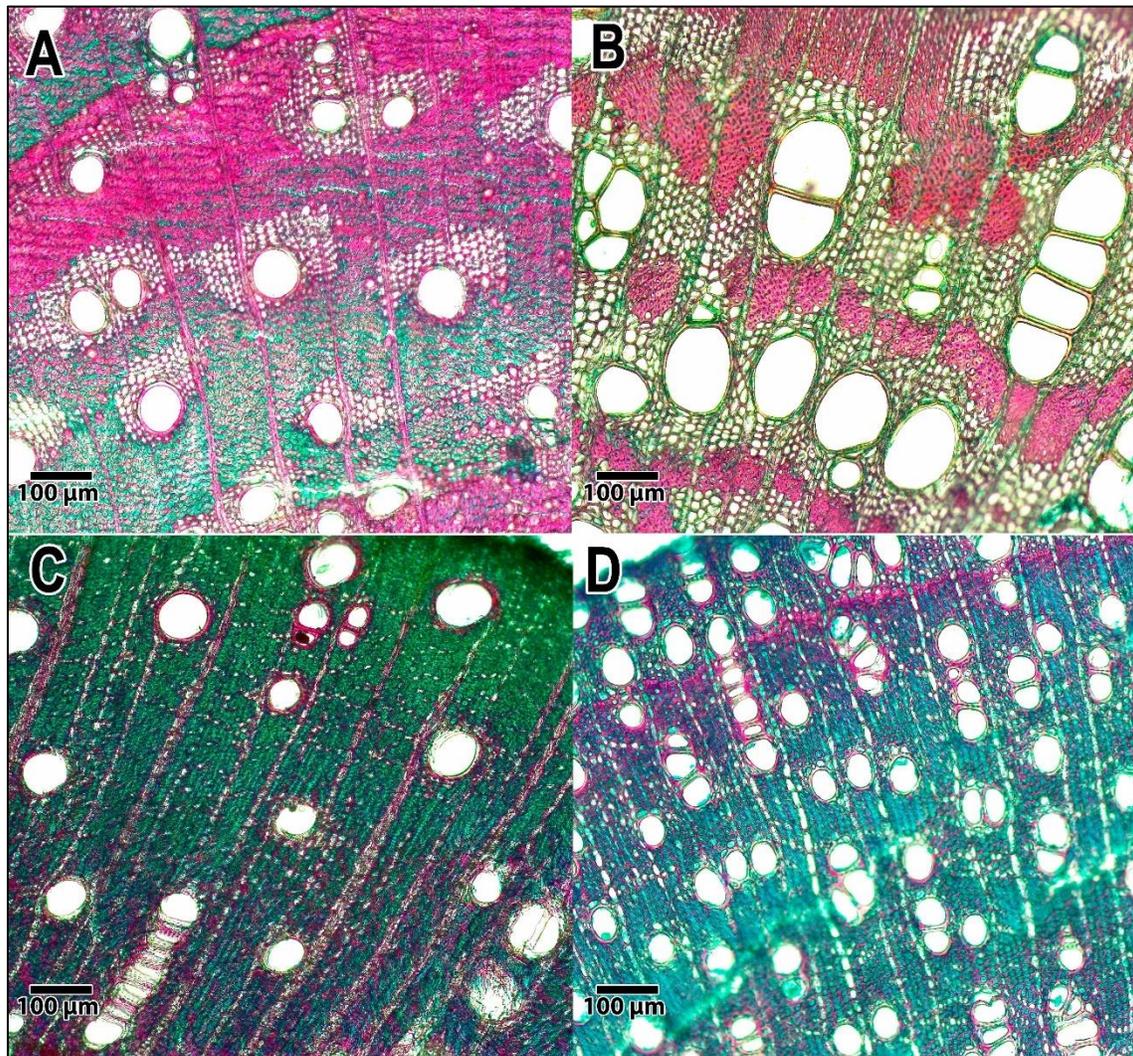


Figura 17.- Secciones transversales observados con objetivo de 10X. **A:** *Acacia pennatula* **B.** *Gliricidia sepium*. **C.** *Ziziphus amole* (perennifolia) **D.** *Adelia oaxacana*. Técnica de tinción Safranina – Verde rápido.

Los poros solitarios en todas las especies siempre fueron más abundantes que los agrupados. *A. oaxacana* y *A. amorphoides* presentaron la mayor cantidad de poros solitarios, y ésta última a su vez la mínima cantidad de poros agrupados en comparación con todas las especies. *G. sepium* presentó la menor cantidad de

poros solitarios y este comportamiento fue similar en ambas épocas (Figura 19 y Tabla 3).

En general, la frecuencia de vasos agrupados fue menor a 10 poros. *A. oaxacana* y *Z. amole* presentaron valores similares de número de poros agrupados en ambas épocas y a su vez fueron las que presentaron una abundancia relativamente mayor, en contraste con el resto de las especies, puesto que especies como *A. amorphoides* esta condición fue prácticamente escasa (Figura 19 y Tabla 3).

Dentro del agrupamiento de poros, los múltiples radiales de 2 y 3 poros fueron los más abundantes en todas las especies, aunque no hay una tendencia clara a incrementarse o disminuir en cantidad por efecto de la estacionalidad (Anexo A).

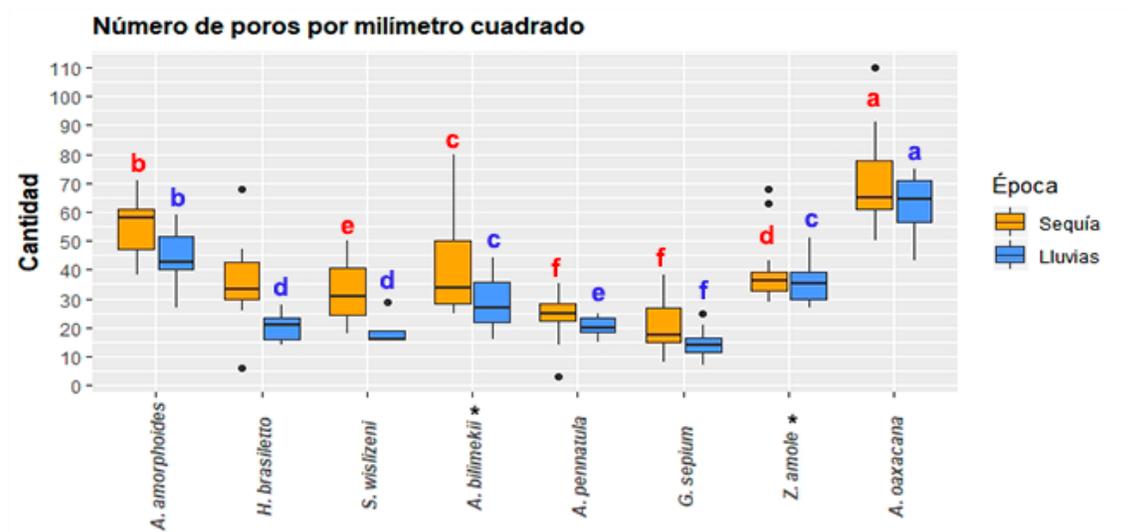


Figura 18. Número de poros/mm² de cada especie estudiada en ambas temporadas. Letras iguales y del mismo color indican grupos iguales. La ausencia de letra sobre las cajas indica que no existe diferencias con el resto de las especies de estudio. Especies perennifolias señaladas con *.

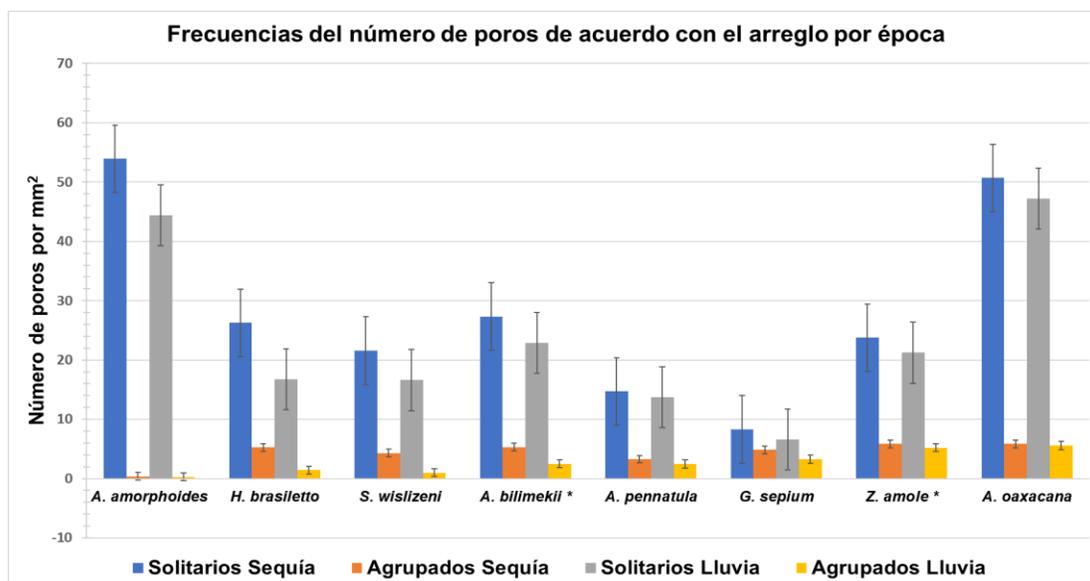


Figura 19. Comparación de las frecuencias de poros solitarios y agrupados para ambas épocas para las ocho especies. Las especies perennifolias marcadas con asterisco.

Tabla 3. Valores promedio del Número de poros/mm², solitarios y agrupados. Los valores en negritas presentes en la columna poros/mm² indican diferencias significativas (p<0.0001) entre épocas dentro de la misma especie. *Especies perennifolias.

Especie	Época	Poros/mm ²	Solitarios	Agrupados
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Sequía	55 ± 10	54 ± 10	0 ± 1
	Lluvia	45 ± 10	44 ± 10	0 ± 0
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Sequía	36 ± 17	26 ± 3	5 ± 5
	Lluvia	20 ± 5	17 ± 4	1 ± 2
<i>Senna wislizeni</i>	Sequía	32 ± 10	22 ± 9	4 ± 3
	Lluvia	19 ± 6	17 ± 5	1 ± 1
<i>Acacia bilimekii</i> *	Sequía	40 ± 14	27 ± 13	5 ± 3
	Lluvia	29 ± 10	23 ± 13	3 ± 2
<i>Acacia pennatula</i>	Sequía	22 ± 7	15 ± 5	3 ± 3
	Lluvia	19 ± 3	14 ± 5	2 ± 2
<i>Gliricidia sepium</i>	Sequía	21 ± 9	8 ± 7	5 ± 2
	Lluvia	15 ± 5	7 ± 4	3 ± 2
<i>Ziziphus amole</i> *	Sequía	39 ± 12	24 ± 6	6 ± 4
	Lluvia	36 ± 6	21 ± 6	5 ± 2
<i>Adelia oaxacana</i>	Sequía	69 ± 14	51 ± 14	6 ± 4
	Lluvia	62 ± 11	47 ± 9	6 ± 4

Para el diámetro de los poros, se determinaron diferencias significativas entre las especies en ambas épocas del año (Sequía: $H=88.9$, $p<0.0001$ y Lluvias: $F=36.2$, $p<0.0001$). Se pudo observar un patrón general que consistió en un mayor diámetro durante la época de lluvias, en contraste con aquellos registrados en la época de sequía (Figura 20). *G. sepium* presenta los poros con mayor diámetro para ambas épocas, mientras que *A. bilimekii* (perennifolia) y *A. oaxacana* (caducifolia) presentan los diámetros más pequeños durante sequía y solo *A. oaxacana* los diámetros menores durante las lluvias (Figura 20 y Tabla 4). Durante la sequía, *A. pennatula* y *S. wislizeni* no presentaron diferencias significativas entre ellas y *H. brasiletto* tuvo diámetros muy similares al de todas las especies. Por otro lado, durante la época de lluvias las especies *A. bilimekii*, *A. amorphoides*, *H. brasiletto* y *S. wislizeni* tuvieron un comportamiento similar en sus diámetros, pues todos estuvieron dentro del orden de 59-60 μm (Figura 20 y Tabla 4). En la mayoría de las especies existieron diferencias significativas en sus diámetros entre la época de sequía y de lluvia, excepto en *S. wislizeni*, que obtuvo diámetros entre 53-59 μm en ambas épocas (Figura 20, Tabla 4 y Anexo 2C). Además, se observó que entre mayor es el agrupamiento, el diámetro consecuentemente disminuye en los solitarios y en los múltiples radiales de 2, que tienden a tener diámetros muy similares (Anexo B).

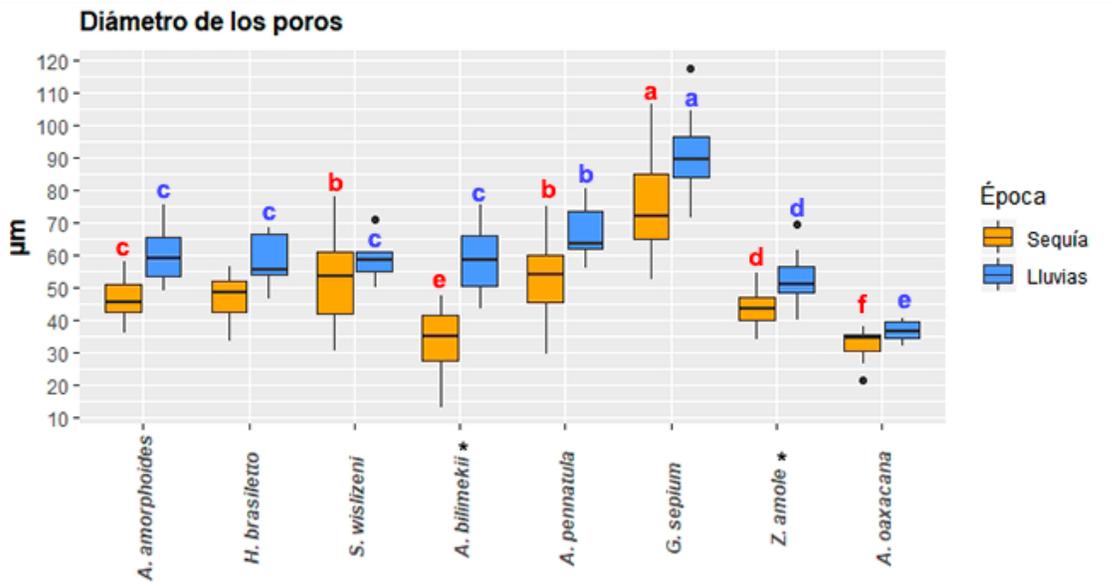


Figura 20. Diámetro de los poros de cada especie estudiada en ambas épocas. Letras iguales y del mismo color representan grupos iguales. La ausencia de letra sobre las cajas indica que no existe diferencias entre las especies. Especies perennifolias señaladas con *.

Tabla 4. Valores promedios del diámetro de poros, diámetro de poros solitarios y agrupados. Los valores en negritas presentes en la columna diámetro promedio total indican diferencias significativas ($p < 0.0001$) entre épocas dentro de la misma especie. *Especies perennifolias.

Especie	Época	Diámetro promedio total	Diámetro promedio solitarios	Diámetro promedio agrupados
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Sequía	46 ± 7	47 ± 5	11 ± 20
	Lluvia	60 ± 8	60 ± 9	19 ± 29
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Sequía	47 ± 8	51 ± 10	45 ± 8
	Lluvia	59 ± 8	61 ± 10	41 ± 29
<i>Senna wislizeni</i>	Sequía	53 ± 13	55 ± 11	49 ± 20
	Lluvia	59 ± 8	64 ± 5	45 ± 29
<i>Acacia bilimekii</i> *	Sequía	34 ± 9	37 ± 16	34 ± 10
	Lluvia	59 ± 11	65 ± 11	38 ± 29
<i>Acacia pennatula</i>	Sequía	53 ± 12	61 ± 10	42 ± 20
	Lluvia	68 ± 8	69 ± 9	69 ± 30

Continuación tabla 4.

Especie	Época	Diámetro Promedio total	Diámetro promedio solitarios	Diámetro promedio agrupados
<i>Gliricidia sepium</i>	Sequía	76 ± 15	65 ± 23	81 ± 17
	Lluvia	91 ± 11	95 ± 16	88 ± 11
<i>Ziziphus amole</i> *	Sequía	44 ± 6	49 ± 6	41 ± 7
	Lluvia	53 ± 9	56 ± 10	51 ± 11
<i>Adelia oaxacana</i>	Sequía	33 ± 5	36 ± 2	29 ± 10
	Lluvia	37 ± 3	40 ± 4	35 ± 3

8.3.- Pérdida de conductividad hidráulica (PLC)

El PLC es un parámetro universal que por convención se ha utilizado para comparar la resistencia hidráulica entre las especies e incluso para caracterizar comunidades vegetales. Para ello se toma como referencia el Ψ_x al que los segmentos de ramas alcanzaron el PLC_{50%}. Los resultados mostraron que durante la temporada de sequía *A. bilimekii* obtuvo el Ψ_{x50} menos negativo y cabe destacar que esta es una de las especies que cumplen con la condición de especie perennifolia. Por el contrario, los Ψ_{x50} más negativos fueron obtenidos por las especies *A. pennatula*, *H. brasiletto*, *S. wislizeni* y *Z. amole*, esta última del grupo de las perennifolias. Durante la temporada de lluvia, las especies que obtuvieron valores menos negativos ($\Psi_{x50} < -2.5$ MPa) fueron nuevamente *A. bilimekii*, junto con las especies *H. brasiletto* y *S. wislizeni*, éstas últimas muy contrastantes, puesto que como se mencionó anteriormente, en la sequía obtuvieron valores más negativos. Para el caso de *A. oaxacana* y *A. amorphoides*, los valores de Ψ_{x50} fueron muy

similares entre ambas épocas, siendo esta última, menos negativa que la primera (Tabla 5). En todos los casos y en ambas épocas, los $\Psi_{X_{\text{Nativos}}}$ fueron menos negativos en contraste con los $\Psi_{X_{50}}$ para cada especie, lo que garantiza que el parámetro de PLC_{50%} fue el idóneo para el análisis comparativo, pues en condiciones naturales ninguno de los segmentos alcanzó potenciales más allá de $\Psi_{X_{50}}$.

Tabla 5. Potenciales hídricos nativos ($\Psi_{X_{\text{Nativos}}}$) y al 50% ($\Psi_{X_{50}}$) para cada una de las ocho especies durante la temporada de sequía y de lluvia. *Especies perennifolias. $\Delta\Psi_s$ y $\Delta\Psi_{II}$: diferencia de presión entre $\Psi_{X_{50}}$ y $\Psi_{X_{\text{Nativos}}}$ en sequía y lluvia. $\Delta\Psi_{\text{Nativos}}$: diferencia de presión entre $\Psi_{X_{\text{Nativos}}}$ de sequía y lluvia.

Especie	Sequía (MPa)			Lluvias (MPa)			$\Delta\Psi_{\text{Nativos}}$
	$\Psi_{X_{\text{Nativos}}}$	$\Psi_{X_{50}}$	$\Delta\Psi_s$	$\Psi_{X_{\text{Nativos}}}$	$\Psi_{X_{50}}$	$\Delta\Psi_{II}$	
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	-2.5	-3.06	0.56	-2.03	-3.9	1.87	0.47
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	-4.3	-5.72	1.42	-1.6	-2.40	0.8	2.7
<i>Senna wislizeni</i>	-4.9	-5.10	0.2	-1.6	-2.41	0.81	3.3
<i>Acacia bilimekii</i> *	-0.9	-1.60	0.7	-1.53	-2.17	0.64	0.63
<i>Acacia pennatula</i>	-3.6	-5.14	1.5	-1.52	-2.70	1.18	0.9
<i>Gliricidia sepium</i>	-1.97	-4.85	2.88	-2.5	-2.74	0.24	0.53
<i>Ziziphus amole</i> *	-3.2	-5.69	2.49	-1.6	-3.46	1.86	1.6
<i>Adelia oaxacana</i>	-2.75	-4.08	1.33	-1.1	-4.86	3.76	1.65

Los resultados obtenidos para el potencial hídrico de los valores absolutos de los $\Delta\Psi$ ($\Psi_{X_{50}} - \Psi_{X_{\text{Nativos}}}$) en la época de sequía muestran que *G. sepium* y *Z.*

amole tienen el valor absoluto mayor a 2 MPa seguido de *A. pennatula*, *H. brasiletto* y *A. oaxacana*. Para la lluvia se observa que *A. oaxacana* tiene la $\Delta\Psi$ más grande, seguido de *A. amorphoides* y *A. pennatula* con valores mayores a 1 MPa. En ambas épocas en el resto las especies el $\Delta\Psi$ es menor a 1 MPa. También se observa que todas las especies operan a valores mayores al de sus Ψ_{50} . Resalta que las especies con hojas persistentes no presentan un patrón similar de $\Delta\Psi$ entre ellas y las caducifolias tienen una variación muy amplia en estos valores.

8.4.- Análisis de Componentes Principales (ACP)

El ACP reveló que las variables diámetros de poros, número de poros de solitarios/mm², número de poros agrupados/mm², potencial hídrico y PLC, permitieron establecer un ordenamiento de las especies por épocas. Para el primer componente (F1) la variable con mayor contribución fue el diámetro del poro, mientras que para el segundo componente (F2) fueron potencial hídrico y PLC (Figura 21). En F1 se observa un gradiente respecto a las estrategias de las especies, hacía un extremo del eje están ordenadas las especies con mayor diámetro de poros y en el extremo contrario las especies con mayor número de poros solitarios y agrupados, mientras que en el F2 las especies con mayor potencial hídrico se ordenan hacía la parte inferior de la gráfica y las especies con mayor PLC, se encuentran en la parte superior. En general, se observó una clara tendencia a la separación de las especies de acuerdo con la temporada, así como

una tendencia a desarrollar poros con diámetros pequeños durante la sequía y viceversa durante la temporada de lluvias. Además, a la formación de un mayor número de vasos agrupados y solitarios en la temporada de sequía, respecto a la temporada de lluvias.

Aunque en su mayoría las especies tuvieron un diámetro de poro menor durante la sequía, las excepciones fueron *G. sepium*, que tuvo poros grandes en ambas temporadas, en contraste con *A. oaxacana* con poros pequeños respecto al resto de las especies. *A. bilimekij*, *H. brasiletto* y *Z. amole* desarrollaron un mayor agrupamiento de poros en sequía y también valores mayores de PLC. Por otro lado, en esta misma época *A. oaxacana* y *A. amorphoides* desarrollaron en su mayoría poros solitarios con diámetros pequeños. Finalmente, para la época de lluvias se obtuvieron potenciales hídricos menos negativos y mayores diámetros de poro.

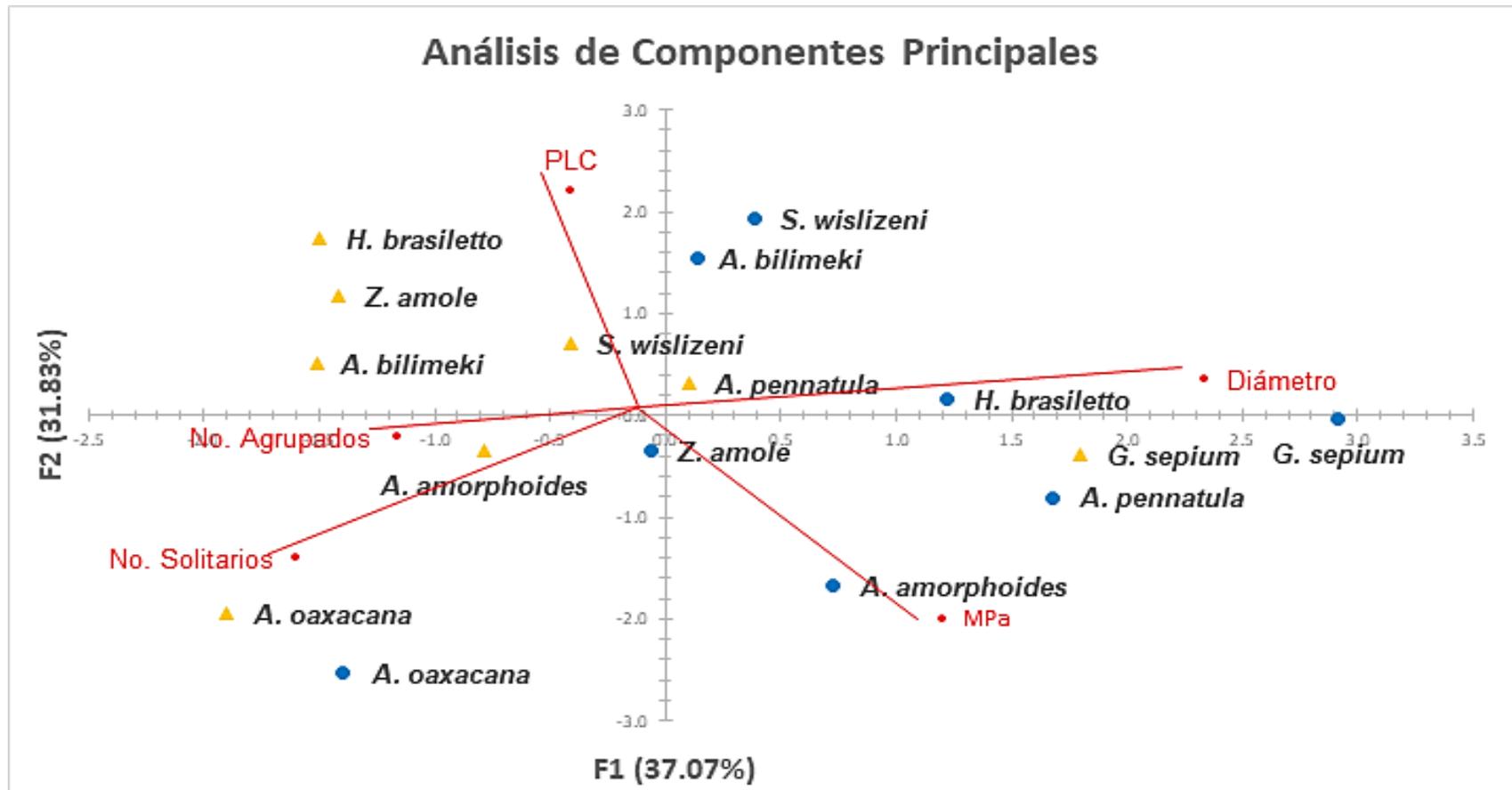


Figura 21. Resultados de ACP. Época de sequía (▲) época de lluvia (●). Los dos primeros componentes explican el 69.8 % del modelo.

8.5.- Modelo de ecuaciones estructurales (SEM)

8.5.1.- SEM Caducifolias

Para las especies caducifolias el diámetro del poro influye más en el desarrollo de poros solitarios que en el de poros agrupados para ambas épocas. Tanto en lluvias como en sequía, los poros solitarios tienen el mayor efecto sobre el PLC, aunque la diferencia radica en el tipo de relación que existe entre las variables, pues en sequía la relación es de tipo positiva y en lluvias es negativa. Por ejemplo, siguiendo el modelo para la época de sequía se esperarían diámetros pequeños con una mayor abundancia de poros solitarios y esto a su vez influirían en mayores porcentajes de PLC. El potencial hídrico (Ψ_x) siempre mostró una relación negativa con el PLC, resultado que se fortalece con la ordenación obtenida en el ACP, aunque tiene un mayor efecto durante las lluvias (Figura 22). En general, la influencia de las variables fue mayor durante la temporada de lluvias y se puede observar en los valores de r sobre las flechas.

8.5.2.- SEM Perennifolias

Para las especies perennifolias, el diámetro del poro afectó más al desarrollo de poros solitarios en ambas épocas. Durante la época de secas los poros solitarios tuvieron un mayor efecto inverso sobre el PLC, mientras que en lluvias el mayor efecto, igualmente inverso, lo presentó el número de poros agrupados. De igual

manera, el potencial hídrico (Ψ_x) afectó inversamente sobre el PLC, y este fue mayor durante la época de lluvias (Figura 23).

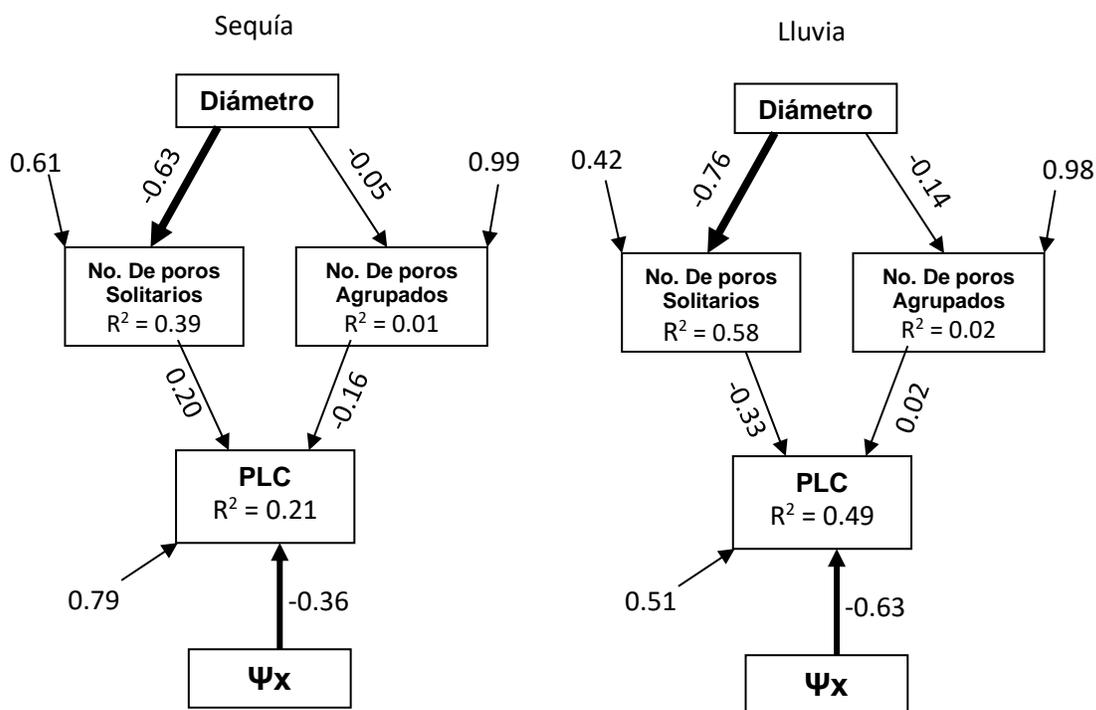


Figura 22.- Modelos SEM correspondientes a las dos épocas para el grupo de especies caducifolias.

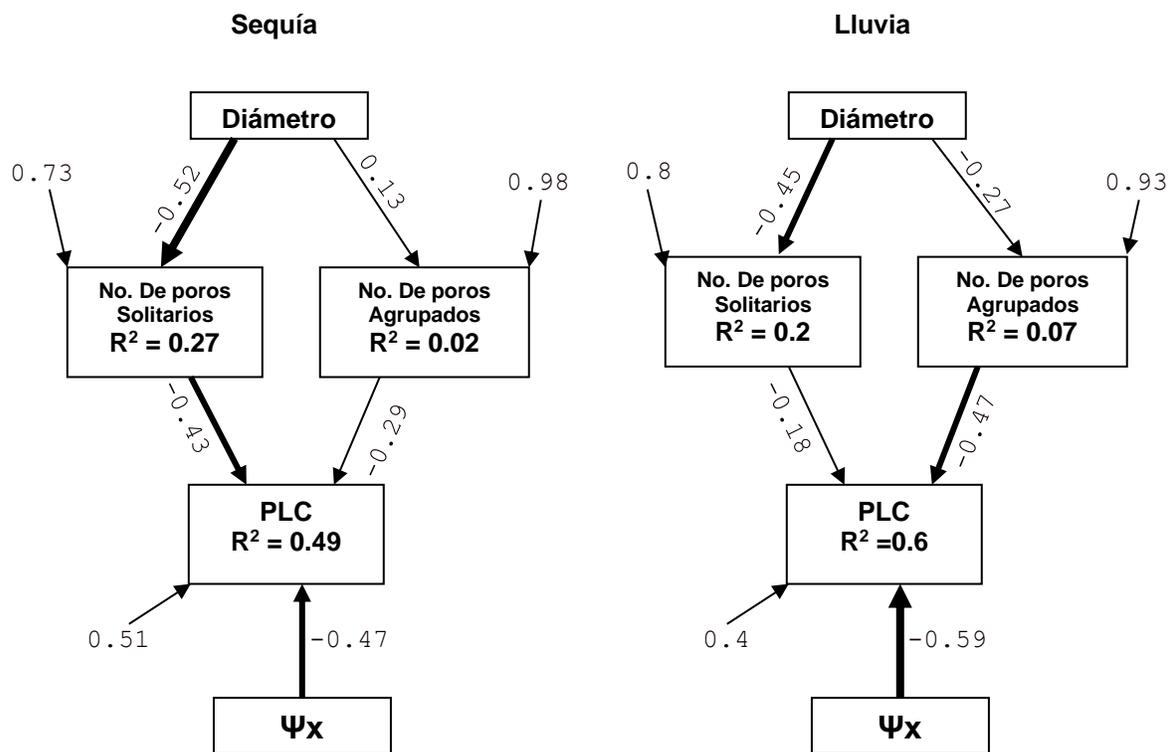


Figura 23.- Modelos SEM correspondientes a las dos épocas para el grupo de especies perennifolias.

9.- DISCUSIÓN

La localidad de estudio en Valle de Vázquez, en Tlaquiltenango, tiene características de suelo que por su origen de rocas sedimentarias del Cretácico inferior y clasificadas como calizas de ambiente marino y al grupo de suelo tipo Feozem calcárico, somero y pedregoso (INEGI, 2007; Jaramillo-Pérez, 2011), está relacionado con las especies que se han establecido en esa comunidad vegetal.

Es también conocido que por la geología del sitio se encuentran ríos subterráneos no profundos y manantiales que son fuente de agua para esas

comunidades vegetales y humanas. El tipo de suelo y la precipitación total anual en estas localidades (769.5 mm) sugieren que en época de lluvia el agua percola fácil y rápidamente (Jaramillo-Pérez, 2011). Sin embargo, es notable que, en esta época, la emergencia de plántulas y malezas es abundante, lo que sugiere que la pérdida del agua de lluvia por filtración sea más lenta a pesar del tipo de suelo. Asimismo, los árboles y arbustos estructuran redes de multi-follajes muy cerrados, lo que genera una capa límite y crea ambientes húmedos que impiden la disminución de humedad relativa por merma de vapor hacia la atmósfera. Las especies estudiadas forman follajes muy abundantes y son el alimento de fauna muy diversa durante esa época. El escenario de lluvia sugiere que existen estratos funcionales de plantas que permiten conservar el agua bajo un límite de competencia asociado a las características funcionales propias de cada especie y órgano (raíces, tallos y hojas), así como la asociación fortuita derivada de la cercanía entre árboles, arbustos y la altura del estrato herbáceo. Bajo estas condiciones es sugerente que el agua que se “reparte” en época de lluvia debe ser suficiente y llegar al sistema radicular de las especies arbóreas para mantener el abasto para la producción de follaje en todas las especies.

En la época de sequía es notable la persistencia de manchones de *Z. amole* y *A. bilimekii* lo que sugiere que el sistema radicular es profundo y extendido. El resto de las especies pierde el follaje hacia los meses de octubre hasta enero sugiriendo que el sistema radicular sea poco profundo y extendido.

En general, se ha citado que las especies que habitan en selvas secas presentan porosidad difusa y principalmente con poros solitarios y el agrupamiento variado, lo que se reporta como una tendencia general pero no la más frecuente, así mismos maderas de diámetro de poros pequeños (Guleria, 1990; Schirarend, 1991; Prior y Gasson, 1993; Lindorf, 1994; Hayden y Hayden, 2000; Mennega, 2005; Pernía y Melandri, 2006; Warwick *et al.*, 2017). Con respecto a la relación de estos caracteres y a la longitud máxima de vasos (LMV), Jacobsen *et al.* (2012) encuentran que la media del LMV no está relacionada con la porosidad difusa pero sí con la circular, es decir, entre más grande son los vasos de madera temprana, la longitud de vaso es mayor y es proporcional con el diámetro de vaso, pero no sugiere una relación robusta. Asimismo, señalan que la media del LMV presenta una amplia variación intra e interespecífica y dentro de las mismas familias. También afirman que presenta valores parecidos en plantas con hábitos similares independientemente del tipo de vegetación. Las especies estudiadas aquí en general presentan porosidad difusa, medias de LMV muy similares y diámetros que van de muy pequeños a pequeños, lo que cumple con las características de similitud de hábito como lo señalan Jacobsen *et al.* (2012) y es independiente de su fenología. Por otro lado, Pan *et al.* (2015) relacionan positivamente la longitud y el diámetro del vaso, es decir, aquellas especies con longitudes grandes presentarán diámetro de vaso grandes y viceversa. Esta condición se cumple en las especies consideradas en este estudio, siendo *G. sepium* la que presenta los valores más grandes de longitud media y de diámetro de vaso, incluso más largos, pero menos anchos que lo reportado por Quintanar, (2009) (LMV= 1.7 m) en el mismo tipo de

vegetación, pero en el estado de Veracruz. Aun así, es esta especie la que más se ajusta más a la propuesta de Pan *et al.*, (2015). Por otro lado, resalta que Sobrado (1993) sí encuentra diferencias con la LMV tanto para las especies caducifolias y perennifolias; para las del primer grupo las reporta en el intervalo de 0.38 - 0.41 m y para las del segundo grupo de 0.23 - 0.3 m. Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que la LMV no es un carácter que separe a las especies de hojas persistentes de aquellas que son deciduas.

Con respecto al número de poros/mm² entre épocas se observó que existe una respuesta del cambium vascular para privilegiar el diámetro de los vasos en época de lluvias sobre el número de poros para las caducifolias *A. amorphoides*, *G. sepium*, *H. brasiletto* y *S. wislizeni* y para la perennifolia *A. bilimekii*, pero la capacidad de desarrollar poros de mayor diámetro durante las lluvias dada por la disponibilidad de agua en el suelo no es factor que se refleje en las caducifolias *A. pennatula*, *A. oaxacana* y en la perennifolia *Z. amole* (Tablas 2 y 3). Lo anterior sugiere que no hay una relación con la persistencia o caducidad, sino con características más relacionadas con la historia biogeográfica de este último grupo.

Con respecto al comportamiento de los diámetros y número de poros/mm² para *A. bilimekii* y *A. pennatula*, *A. oaxacana*, *G. sepium* y *H. brasiletto* fueron menores a los reportados para géneros o especies similares que provienen de bosques secos similares de otras regiones de nuestro país, de África, Medio Oriente y Asia (Prior y Gasson, 1993; Cevallos-Ferriz y Barajas-Morales, 1994; Rebollar y Quintanar, 1998; Hayden y Hayden, 2000; Warwick *et al.*, 2017). Por otro lado *S.*

wislizeni y *Z. amole* presentaron diámetros y número de poros muy similares a los reportados por Schirarend (1991) y por Namirembe *et al.* (2009).

Borchert *et al.* (2002), Borchert y Pockman (2005) establecen criterios para determinar tipos funcionales a los que pertenecen las especies de comunidades vegetales ante períodos de sequía en bosques secos de Venezuela. Así, aquellas especies que tiran hojas durante los meses secos con $\Psi_{xNativos}$ muy negativos (<-4 MPa) las consideran caducifolias, mientras que las que no tiran sus hojas durante la época de sequía y presentan $\Psi_{xNativos}$ poco negativos (>-1 MPa) son perennifolias. *A. bilimekii* registró un $\Psi_{xNativo} = -0.9$ MPa por lo que para estos autores cae dentro de la categoría propuesta como perennifolia. El resto de las especies de estudio registran $\Psi_{xNativo}$ de -1 a -4.9 MPa por lo que para estos autores caen dentro de la categoría de las caducifolias y destaca que *Z. amole* no cae en la categoría perennifolias (Borchert *et al.* 2002; Borchert y Pockman, 2005) ya que registra $\Psi_{xNativos}$ de -3.2 (secas) a -1.6 MPa (lluvias). Por observaciones regulares durante años en el sitio de estudio se ha registrado que *Z. amole* presenta persistencia de hojas. El comportamiento de la resistencia de esta especie se inclina más hacia un comportamiento de especie caducifolias. Adicionalmente se ha visto que se establece en pequeños manchones en zonas restringidas con microclimas en esta selva baja caducifolia de Morelos.

Con relación a la resistencia a la cavitación, en sequía se observó que la mayoría de las especies registran $\Psi_{x50} < -3$ MPa y *A. bilimekii* apenas -1.6 MPa (Tabla 5). *Z. amole* que es una de las especies de hojas persistentes se comporta

de manera similar a las caducifolias. Por otro lado, en lluvia todas las especies, tanto persistentes como caducifolias tienen $\Psi_{x50} < -2$ MPa, resalta *A. oaxacana* con $\Psi_{x50} < -4$ MPa. Los anterior significa que durante la sequía las caducifolias compensan el riesgo disminuyendo los diámetros de vasos y tirando sus hojas y durante las lluvias incrementando el diámetro y reduciendo el número de vasos como se esperaba.

Sobrado (1993) reporta que las especies de hojas persistente son menos vulnerables en sequía que en lluvia ($\Psi_{x50/sequía} = -2.2$ a -2.5 MPa; $\Psi_{x50/lluvia} = -1.6$ a -1.7 MPa), por otro lado, Maherali *et al.* (2004) reporta que este grupo registró los valores promedio de hasta -1.51 MPa. Al respecto *A. bilimekii* presenta un comportamiento contrario al de Sobrado (Tabla 5) y similar al de Maherali *et al.*, (2004).

Adicionalmente, Sobrado (1993) señala que las especies de caducifolias son más resistentes en sequía que en lluvia ($\Psi_{x50/sequía} = -4.7$ a -5 MPa; $\Psi_{x50/lluvia} = -0.9$ a -1.1 MPa) y Maherali *et al.* (2004) reporta que este grupo registró los valores promedio de hasta -2.13 MPa. Para las especies de este estudio se registró un intervalo en sequía $\Psi_{x50} = -3.06$ hasta -5.72 MPa y en lluvia $\Psi_{x50} = -2.4$ hasta -4.86 MPa (Tabla 5). Como se esperaba este grupo es más vulnerable en lluvia que en sequía, coincidiendo con Sobrado (1993). Los resultados muestran especies que alcanzan valores de Ψ_{x50} muy negativos en ambientes desecantes como los que prevalecen en selvas bajas caducifolias como la del sitio de estudio en Morelos.

Fu y Meinzer (2019) determinan que las comunidades vegetales en ambientes áridos y semi-áridos se encuentran asociadas a características anisohídricas (Ψ_x muy negativos, alta densidad del xilema, mayor resistencia al embolismo, menor capacitancia hidráulica y menor conductividad hidráulica específica) a diferencia de los ecosistemas méxicos. Los valores de potenciales hídricos muy negativos y la densidad de la madera se consideran como fuertes indicadores para la clasificación de especies iso/anisohídricas (Martínez-Vilalta y García-Fórner, 2017; Fu y Meinzer, 2019; Fu *et al.*, 2019).

Asimismo, McDowell *et al.* (2008) señalan dos mecanismos fisiológicos interrelacionados que conducen a la mortalidad de las plantas por sequía. Aquellas especies que cierran sus estomas antes durante la sequía (isohídricas) por lo cual dependen de las reservas de carbohidratos para la satisfacción de las demandas de carbono durante la osmorregulación y/o defensa y como resultado son más propensas a morir por falta de carbono, mientras que, las especies que cierran sus estomas más tarde (anisohídricas) a costa de sufrir menores potenciales hídricos provocando mayor vulnerabilidad a fallas hidráulicas.

Así durante la sequía cuando la disponibilidad del agua del suelo declina rápidamente, se asocia la mortalidad de las raíces con la caducidad (Martínez-Vilalta y García-Fórner, 2017). Lo anterior sugiere por qué los $\Psi_{xNativos}$ con los que operan las caducifolias son más negativos en esta época, es decir, la mortalidad de las raíces y la caducidad son estrategias para regular el Ψ_x para que no alcance valores por debajo del Ψ_{x50} .

Las especies caducifolias a excepción de *G. sepium* y *A. oaxacana* presentan valores de $\Delta\Psi$ no muy grande (Tabla 5) para ambas épocas, lo que podría indicar que existe una regulación del Ψ_x al tirar las hojas y la disfuncionalidad de las raíces, lo que sugiere comportamientos isohídricos con el riesgo de tener poco crecimiento y carencia de carbono por una temporada larga.

Así *G. sepium* está operando con Ψ_x de tallo similares a las hojas de *Z. amole*, sin embargo, esta especie presenta una estrategia que incrementa, durante la sequía, la cantidad de tejido de reserva (tílides) asociada a parénquima axial abundante al perder vasos funcionales (Quintanar, 2009). A pesar del tamaño de los vasos y los valores de $\Delta\Psi$ en *G. sepium* sugieren un comportamiento anisohídrico en sequía e isohídrico en lluvias. Por otro lado *A. oaxacana* es la que presenta los diámetros de vaso más pequeños del conjunto de especies estudiadas y presenta valores de $\Delta\Psi$ en sequía que sugiere un comportamiento isohídrico y en lluvia anisohídrico. Martínez-Vilalta y García-Forner (2017) han sugerido que la iso/anisohídria está relacionada con diversos atributos funcionales, pero le dan mayor peso al sistema radicular, su extensión y profundidad. Mientras haya mortandad de raíces y la planta se encuentre operando al mínimo de pérdida de agua, los valores de Ψ_{x50} en sequía sugieren que las diferencias entre las especies caducifolias se acercan más a un comportamiento isohídrico. Sin embargo, resalta que las diferencias de los valores de $\Delta\Psi_{\text{Nativos}}$ de *H. brasiletto* y *S. wislizeni* sugieren comportamientos anisohídricos.

Para el caso de *A. bilimekii* presenta un comportamiento similar en sequía que, en lluvia, en términos de los valores de $\Delta\Psi_s$, lo que sugiere un comportamiento de especie isohídrica, aunque los valores mayores de Ψ_x en sequía sugieren el cierre de estomas por más tiempo, lo que permite que no decaiga el Ψ_x . Por el contrario *Z. amole* muestra un comportamiento anisohídrico dado que en sequía opera con valores de Ψ_{Nativos} más bajos. El comportamiento opuesto en estas dos especies perennifolias sugiere que el sistema radicular no consigue recursos hídricos estables fácilmente, pero si los suficiente para mantener las hojas, aunque en una el cierre de estomas es durante mayor tiempo y en la otra toma mayores riesgos al mantenerlos abiertos.

Por lo tanto, la definición iso/anisohídrica en términos de Ψ_x no es un buen indicador de un mecanismo específico de mortalidad inducida por la sequía o como un indicador de la vulnerabilidad general de las plantas al estrés hídrico para las especies de este estudio, ya que la interpretación para la categorización iso/anisohídrica posee fuertes implicaciones para el mantenimiento en condiciones ambientales muy variables y en general para la economía de carbono de las plantas (Martínez-Vilalta y García-Forner, 2017).

El Análisis de Componentes Principales muestra una ordenación dada por las variables diámetro del poro, número de poros/mm² solitarios (predominantes) y agrupados, potencial hídrico y la pérdida de conductividad (PLC), en donde las especies se ordenan en un gradiente de acuerdo a sus estrategias para enfrentar la época de secas y lluvias. Con este análisis se establecieron tres estrategias: 1) *A.*

oaxacana se comporta como si la disponibilidad del agua fuera muy limitada incluso en la temporada de lluvia; 2) *G. sepium* como si hubiera disponibilidad de agua continua a lo largo del año y; 3) Las especies que reconocen pulsos de agua a lo largo del año y adecuan su sistema de acuerdo a la disponibilidad de ésta (*A. bilimekii*, *A. pennatula*, *A. amorphoides*, *H. brasiletto*, *S. wislizeni* y *Z. amole*).

Dentro de la tercera categoría en donde el efecto de sequía provoca un comportamiento diferente al de la época de lluvias, destaca que *A. bilimekii* se comporta como si fuera caducifolia y *Z. amole* confirma un comportamiento caducifolio, es decir la disponibilidad y/o almacenaje de agua se ve reflejado en las diferencias de diámetro y número de poros/mm². Por otro lado, la persistencia de hojas en esta especie, se explica entendiendo que presenta un sistema radicular que le permite alcanzar los niveles freáticos de la zona.

Los resultados arrojados por los modelos SEM igualmente demuestran la existencia de una relación inversa entre el diámetro del poro y el número de poros/mm² (solitarios y agrupados), así como la relación inversa del potencial hídrico sobre la pérdida de conductividad hidráulica en ambas épocas y para todas las especies, lo que compromete el abasto y la seguridad del xilema así como atributos y factores externos que permitan la resistencia a la cavitación del sistema vascular de estas especies.

Martínez-Vilalta *et al.* (2002) señalan que los atributos de manera individual como por ejemplo el diámetro de poros y número de poros/mm² por sí solos no pueden aportar información significativa, por lo que generalmente se debe recurrir

a otros caracteres que no se han considerado, como ejemplo, el tipo de parénquima axial y radial del xilema secundario; la proporción de la corteza y del floema secundario, como tejidos accesorios. Al respecto se observa (Anexo D) que *A. bilimekii* presenta la mayor proporción de corteza con respecto al resto de las especies. En este sentido, Borchert y Pockman (2005) proponen que el tejido accesorio parenquimatoso provee agua en la época de sequía para mantener los rebrotes, resultando en un hinchamiento durante la lluvia y su uso hacia la época de sequía, lo que permite mantener un follaje persistente. Adicionalmente, *A. bilimekii* registra Ψ_{x50} menos negativo de todas las especies, lo que sugiere, como se ha señalado anteriormente, atributos morfológicos o fisiológicos adicionales que están relacionados con la persistencia de sus hojas. Martínez-Vilalta *et al.* (2002) reconocen que la interacción de varios caracteres conforma “síndromes”, es decir, interdependencia entre los atributos del sistema vascular y otros rasgos morfológicos, fisiológicos que compensan las respuestas a la tolerancia pero que al mismo tiempo son sinergias limitadas por factores intrínsecos y externos.

Bajo estas consideraciones anteriores, las especies de estudio y pertenecientes a una selva baja caducifolia reflejan una predominancia a desarrollar caracteres anatómicos y morfológicos que les permiten lidiar con la escasez de agua a la que se someten durante la época de sequía (Lindorf, 1994; Martínez-Vilalta *et al.*, 2002). Es decir, los caracteres anatómicos que mostraron una respuesta clara ante la disponibilidad de agua en la sequía y lluvia fueron el diámetro y el número de poros/mm². Sin embargo, aunque esto no explica suficientemente la diferencia

en la persistencia de sus hojas, se considera que *A. bilimekii* cumple con los atributos de especie con hojas persistentes, mientras que *Z. amole* se comporta como una caducifolia en los atributos estudiados, pero tiene el potencial de no perder sus hojas mientras exista abasto suficiente en el microhábitat en el que se establece lo que sugiere Borchert *et al.* (2002); Borchert y Pockman (2005), y quizás este abasto está garantizado por el tipo de sistema radicular.

El estudio nos reveló que en particular las características del sistema vascular del tallo no son las variables que más se relacionan y explican la persistencia de las hojas, por lo que se requiere considerar medir otros factores como la conductancia estomática, el uso eficiente del agua, la regulación en el déficit de presión de vapor en las hojas en varios momentos del día, la profundidad de sistema radicular, el tamaño y edad de las hojas, los potenciales hídricos de suelo, las asociaciones ecológicas, la herbivoría, entre otros factores que den luz sobre los aspectos que expliquen el establecimiento de las especies en los ambientes con pulsos de disponibilidad de agua desiguales a lo largo del año.

10.- CONCLUSIONES

1. El sistema vascular no está definiendo el establecimiento de las plantas como factor primordial, es decir, debe ser parte de una sinergia de variables morfológicas, anatómicas, fisiológicas, fenológicas y de factores ambientales.

2. La persistencia y la caducidad no está directamente relacionadas con el sistema vascular del tallo.
4. La LMV no está relacionada con el diámetro ni con el número de poros/mm², pero es importante para las mediciones de conductividad y cálculo de PLC. Por lo tanto, es importante desarrollar una buena metodología que asegure evite la formación de cavidades de aire (artefactos) en los capilares del xilema al momento de obtener los segmentos que serán utilizados para la medición de conductividad.
5. Los $\Psi_{xNativos}$ para todas las especies fueron más negativos en sequía que en lluvia y menos negativos que los Ψ_{x50} para ambas épocas.
6. La estacionalidad es un factor que influencia el diámetro y número de poros en la mayoría de las especies.
7. Para las caducifolias, *Adelia oaxacana* y *Gliricidia sepium* la estacionalidad no afecta en el diámetro y número de poros. Para estos caracteres la primera se comporta como si estuviese en sequía y la segunda en lluvia.
8. En el grupo de especie persistentes formado por *Acacia bilimekii* y *Ziziphus amole*, se encontró que ésta última se comporta como caducifolia por los valores alcanzados para los $\Psi_{x/nativos}$ y Ψ_{x50} .
9. Las estrategias iso/anisohídricas están limitadas por diversos atributos funcionales que deben estudiarse en estas especies para tener una comprensión más integral de los fenómenos de la caducidad y la persistencia de las hojas para entender cómo regulan la pérdida de agua en un tipo de

vegetación en el que los recursos hídricos del suelo son una limitante para el crecimiento y pone en riesgo la funcionalidad del sistema completo.

10. Los modelos SEM permitieron establecer de manera cuantitativa las relaciones entre las variables, demostrando una influencia negativa entre el diámetro y número de poros para ambos grupos funcionales y entre épocas. Este comportamiento se confirmó con el análisis de componente principales.

11.- BIBLIOGRAFÍA

Alemán, S. G. 2011. Anatomía funcional del xilema secundario de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Pricamniaceae) del estado de Morelos México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México.

Arriaga, V. 1991. Fenología de 12 especies de “La montaña” de Guerrero, México: elementos para su manejo en una comunidad campesina. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

Avilés, S. J. 2017. Efecto de la flexión mecánica en parámetros hidráulicos y fisiológicos del xilema secundario de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Pricamniaceae) y de *Euphorbia schlechtendalii* Boiss. (Euphorbiaceae) de una selva baja de Morelos, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México.

- Baas, P., Ewers, F. W., Davis, S. D. y Wheeler, E. A. 2004. Evolution of xylem physiology en *The Evolution of Plant Physiology*: 273-295.
- Borchert, R. 1999. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal*, 20(3): 239-247.
- Borchert, R. y Pockman, W. T. 2005. Water storage capacitance and xylem tension in isolated branches of temperate and tropical trees. *Tree Physiology*, 25(4): 457-466.
- Borchert, R., Rivera, G. y Hagnauer, W. 2002. Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, 34(1): 27-39.
- Cai, J. y Tyree, M. T. 2010. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell & Environment*, 33(7): 1059-1069.
- Cangur, S. y Ercan, I. 2015. Comparison of model fit indices used in structural equation modeling under multivariate normality. *Journal of Modern Applied Statistical Methods*, 14(1): 152-167.
- Carlquist, S. 1988. Comparative wood anatomy: Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer Verlag, Heidelberg, Berlin. 436 pp.

- Carnevali, G., Tapia-Muñoz, J. L., de Stefano, R. D. y Morillo, I. R. 2010. Flora ilustrada de la península de Yucatán. Listado florístico. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Yucatán, México. 328 pp.
- Cervantes, G. V., López, G. M., Salas N. N. y Hernández, C. G. 2001. Técnicas para propagar especies nativas de la selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación. Facultad de Ciencias. UNAM. 17 pp.
- Cevallos-Ferriz, S. R. y Barajas-Morales, J. 1994. Fossil woods from the el cien formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Journal*, 15(3): 229-245.
- Contreras-Hinojosa, J. R., Gómez-Cárdenas, M., Barbosa-Moreno, F. y Cruz-Cruz E. 2014. El Tehuixtle (*Acacia bilimekii*), especie para la restauración de la selva baja caducifolias. INIFAP. CIRPAS. Campo Experimental Valles Centrales de Oaxaca. Folleto para productores número 14. Santo Domingo Barrio Bajo, Etna, Oaxaca, México. 30 pp.
- Dorado O., M. Arias D., Ramírez R. y Sousa, M. 2005. Leguminosas de la sierra de Huautla. Imágenes y descripciones. CEAMISH-UAEM/CONABIO. Cuernavaca. Morelos. México. 176 pp.
- Escobedo, P. M. T., Hernández, G. J. A., Estebané, O. V. y Martínez, M. G. 2016. Modelos de ecuaciones estructurales: Características, fases, construcción, aplicación y resultados. *Ciencia & Trabajo*, 18(55): 16-22.

- Ewers, F. W. y Fisher, J. B. 1989. Techniques for measuring vessel lengths and diameters in stems of woody plants. *American Journal of Botany*, 76(5): 645-656.
- Fernández, R. N. 1986. Rhamnaceae. Fascículo 50. 63 pp. Recuperado de: <http://www1.inecol.edu.mx/publicaciones/resumeness/FLOVER/50-fernandez.pdf>
- Fu, X., Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Liu, Y. Y., Smith, D. D., McCulloh, K. A. y Howard, A. R. 2019. Coordination and trade-offs between leaf and stem hydraulic traits and stomatal regulation along a spectrum of isohydry to anisohydry. *Plant, Cell & Environment*, 42(7): 2245-2258.
- Fu, X., y Meinzer, F. C. 2019. Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): a global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. *Tree physiology*, 39(1): 122-134.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 5ª. Ed. Instituto de Geografía. UNAM. México. 90 pp.
- Gil-Pelegrín, E., Aranda, I., Peguero-Pina, J. J. y 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.

- Grace, J., Scheiner, S. y Schoolmaster, D. 2015. Structural equation modeling: Building and evaluating causal models en *Ecological statistics: Contemporary theory and application*, 168-199 pp.
- Guízar, E. y Sánchez, A. 1991. Guía para el reconocimiento de los principales árboles del Alto Balsas. Universidad Autónoma Chapingo. Dirección de Difusión Cultural. División de Ciencias Forestales. México. 201 pp.
- Guleria, J. S. 1990. A semi-ring porous fossil wood of *Ziziphus* from the late tertiary of Rajasthan. *Palaeobotanist (Lucknow)*, 39(3): 303-308.
- Hacke, U. G, Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D. y McCulloh, K. A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecología*, 126(4): 457-461.
- Hayden, W. J., y Hayden, S. M. 2000. Wood anatomy of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). *IAWA Journal*, 21(2): 213-235.
- INEGI. 2007. Carta edafológica Jojutla de Juárez. E-14-A-69, escala 1:50 000 Km. INEGI. México.
- Jacobsen, A. L., Pratt, R. B., Tobin, M. F., Hacke, U. G. y Ewers, F. W. 2012. A global analysis of xylem vessel length in woody plants. *American Journal of Botany*, 99(10): 1583-1591.
- Jaramillo-Pérez, A. T. 2011. Anatomía foliar funcional de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. (Pricamniaceae) del estado de Morelos. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. México.

- Jaramillo-Pérez, A. T., Quintanar-Isaías, A., Fraile-Ortega, M. E., Martínez-Bernal, A., y Sepúlveda-Sánchez, J. D. 2015. Morfoanatomía foliar de *Alvaradoa amorphoides* Liebm. del estado de Morelos, México. *Polibotánica*, 40: 79-98.
- Johnston, M. C. 1963. The species of *Ziziphus* indigenous to United States and Mexico. *American Journal of Botany*, 50(10): 1020-1027.
- Langan, S.J., Ewers, F.W. y Davis, S.D. 1997, Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant, Cell & Environment*, 20: 425-437.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry forest. *IAWA Journal*, 15(4): 361-376.
- Maherali, H., Pockman, W. T. y Jackson, R. B. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85(8): 2184-2199.
- Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres científicos de las plantas mexicanas. Fondo de cultura económica de México. Compañía Editorial Continental. México. 1220 pp.
- Martínez-Gordillo, M., Jiménez, R. J., Cruz D. R., Juárez, A. E., García, R., Cervantes, A. y Mejía, H. R. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales del Instituto de Biología serie Botánica*, 73(2): 155-281.

- Martínez-Vilalta, J. y Garcia-Forner, N. 2017. Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40(6): 962-976.
- Martínez-Vilalta, J., Prat, E., Oliveras, I. y Piñol, J. 2002. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine mediterranean woody species. *Oecologia*, 133(1): 19-29.
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G. y Yezpez, E. A. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New phytologist*, 178(4): 719-739.
- McVaugh, R. 1987. Flora Novo-Galiciana. A descriptive account of the vascular plants of western Mexico, Volume 5: Leguminosae. The University of Michigan Press. E.U.A. 791 pp.
- Mennega, A. M. 2005. Wood anatomy of the subfamily Euphorbioideae. *IAWA Journal*, 26(1): 1-68.
- Miranda, F. y Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Botanical Sciences*, 28: 29-179.
- Namirembe, S., Brook, R. M. y Ong, C. K. 2009. Manipulating phenology and water relations in *Senna spectabilis* in a water limited environment in Kenya. *Agroforestry systems*, 75(3): 197-210.

- Pammenter, N. W. y Van der Willigen, C. 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability to xylem cavitation. *Tree Physiology*, 18(8-9): 589-593.
- Pan, R., Geng, J., Cai, J. y Tyree, M. T. 2015. A comparison of two methods for measuring vessel length in woody plants. *Plant, Cell & Environment*, 38(12): 2519-2526.
- Pernía, N. E. y Melandri, J. L. 2006. Wood anatomy of the tribe Caesalpinieae (Leguminosae, Caesalpinioideae) in Venezuela. *IAWA Journal*, 27(1): 99-114.
- Prior, J. y Gasson, P. 1993. Anatomical changes on charring six African hardwoods. *IAWA Journal*, 14(1): 77-86.
- Quintanar, P. A. I. 2009. Efecto de la inducción de tílides por cavitación en la arquitectura hidráulica del cocuite (*Gliricidia sepium*) (Fabaceae). Tesis Doctoral. Universidad Autónoma Metropolitana. México.
- Rebollar, S. y Quintanar, A. 1998. Anatomía y usos de la madera de ocho especies tropicales de Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical*, 46(4): 1047-1057.
- Rendón, A. C. y Nava, R. F. 2007. Plantas con potencial uso ornamental del estado de Morelos, México. *Polibotánica*, 23: 121-165.
- Rico, L. 2011. Angiospermae. Magnoliopsida. Leguminosae Juss. (Abarema, Acacia, Acaciella, Albizia, Cojoba, Havardia, Pithecellobium & Zygia). 233-

- 235; 238; 242; 247; 250-251. Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas (colecciones y lista de especies). En: García-Mendoza, A. J. y. Meave J. A (Eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 352 pp.
- Romero-Castillo, P. A., Gómez-Campos, A., Pérez Amador-Barrón, M., Muñoz-Ocotero, V. y Reyes-Dorantes, A. 2011. Uso de la corteza del coróngoro *Ziziphus amole* (Sessé & Moc.) MC Johnst. en la medicina tradicional xochipalense. *Polibotánica*, 32: 207-218.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 504 pp.
- Schirarend, C. 1991. The systematic wood anatomy of the Rhamnaceae Juss. (Rhamnales). I. Tribe Zizipheae. *IAWA Journal*, 12(4): 359-388.
- Sobrado, M. A. 1993. Trade-off between water transport efficiency and leaf life-span in a tropical dry forest. *Oecologia*, 96(1): 19-23.
- Sobrado, M. A. 1997. Embolism vulnerability in drought-deciduous and evergreen species of a tropical dry forest. *Acta Oecologica*, 18(4): 383-391.
- Sperry, J. S., Donnelly, J. R. y Tyree, M. T. 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11(1): 35-40.
- Sperry, J. S., Saliendra, N. Z., Pockman, W. T., Cochard, H., Cruiziat, P., Davis, S. D., Ewers, F. W. y Tyree, M.T. 1996, New evidence for large negative xylem

- pressures and their measurement by the pressure chamber method. *Plant, Cell & Environment*, 19(4): 427-436.
- Torres-Ruiz, J. M., Jansen, S., Choat, B., McElrone, A. J., Cochard, H., Brodribb, T. J. y Li, S. 2015. Direct x-ray microtomography observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. *Plant Physiology*, 167(1): 40-43.
- Trueba, S., Pouteau, R., Lens, F., Field, T. S., Isnard, S., Olson, M. E. y Delzon, S. 2017. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island. *Plant, Cell & Environment*, 40(2): 277-289.
- Tyree, M. T. y Sperry J. S. 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, 88 (3): 574-580.
- Tyree, M. T. y Zimmermann M. H. 2002. Xylem structure and the ascent of sap. 2nd edn, Springer, Berlin. Germany. 250 pp.
- Valdez-Hernández, M., Andrade, J. L., Jackson, P. C., y Rebolledo-Vieyra, M. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and soil*, 329(1-2): 155-171.
- Vázquez-Yanes, C., Muñoz, A. B., Alcocer, M. I., Silva, M. G. D. y Dirzo, S. 2001. Árboles y arbustos nativos potencialmente valiosos para la restauración

ecológica y la reforestación. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 15 pp.

Villaseñor, J. L., Ortiz, E., Alvarado L., Mora, M. y Segura, G. 2013. Catálogo florístico taxonómico de los árboles de México. Informe final Proyecto JE012. Bases de datos SNIB-CONABIO. México.

Warwick, N. W., Hailey, L., Clarke, K. L. y Gasson, P. E. 2017. Climate trends in the wood anatomy of *Acacia sensu stricto* (Leguminosae: Mimosoideae). *Annals of botany*, 119(8): 1249-1266.

Wheeler, E., Baas, P. y Gasson, P. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Journal. International Association of Wood Anatomists*. 10: 219–332.

Software

Addinsoft. 2020. XLSTAT statistical and data analysis solution. New York, USA.
URL: <https://www.xlstat.com>.

Duursma, R. y Choat, B. 2017. “fitplc - an R package to fit hydraulic vulnerability curves.” *Journal of Plant Hydraulics*, 4.

Fox, J y Weisberg, S. 2019. An {R} companion to applied regression. Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>

- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing. Vienna. Austria. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Rosseel, Y. 2012. lavaan: An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 48(2): 1-36.
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. URL: <http://www.rstudio.com/>.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. y Eliceiri, K. W. 2012. "NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis". *Nature methods* 9(7): 671-675. URL: <https://imagej.nih.gov/ij/>.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. URL: <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wickham, H., François, R., Henry, L. y Müller, K. 2020. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 0.8.4. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Wickham, H y Bryan, J. 2019. readxl: Read Excel Files. R package version 1.3.1. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.

ANEXO A. Número de poros por mm² por temporada, frecuencia de los poros solitarios (S), frecuencia del tipo de agrupamiento radial (R), diagonal (D), tangencial (T) y agregados (A), * especies perennifolias.

Especie	Época	Poros/mm ²	S	R				D			T			A	
				2	3	4	5	2	2	3	3	4	5		
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Sequía	61	54	1	1	--	--	1	--	--	--	--	--	--	--
	Lluvia	48	44	1	--	--	--	1	--	--	--	--	--	--	--
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Sequía	60	26	3	3	--	--	2	2	--	1	--	--	--	--
	Lluvia	25	17	1	2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Senna wislizeni</i>	Sequía	54	22	3	2	1	--	2	1	--	1	1	--	--	--
	Lluvia	22	17	1	1	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>Acacia bilimekii</i> *	Sequía	70	27	3	2	1	--	2	2	1	1	2	1	--	--
	Lluvia	45	23	2	2	--	--	2	1	1	1	--	--	--	--
<i>Acacia pennatula</i>	Sequía	55	15	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	Lluvia	37	14	3	1	1	--	1	1	--	--	--	--	1	--
<i>Gliricidia sepium</i>	Sequía	46	8	3	2	1	1	1	--	--	1	--	1	--	1
	Lluvia	30	7	3	1	1	--	--	1	--	1	--	1	--	1
<i>Ziziphus amole</i> *	Sequía	50	24	4	2	1	1	--	--	--	1	--	--	--	--
	Lluvia	51	21	2	2	1	2	3	--	--	--	--	--	--	--
<i>Acacia bilimekii</i> *	Sequía	70	27	3	2	1	--	2	2	1	1	2	1	--	--
	Lluvia	45	23	2	2	--	--	2	1	1	1	--	--	--	--

ANEXO B. Media de los diámetros (μm) de poros por temporada: solitarios (S), tipo de agrupamiento radial (R), diagonal (D), tangencial (T) y Agregados (A). * especies perennifolias.

Especie	Época	S	R				D		T		A		
			2	3	4	5	2	2	3	3	4	5	
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Sequía	47	36.3	--	--	--	57.9	--	--	--	--	--	
	Lluvia	59.8	64.1	--	--	--	56.8	--	--	--	--	--	
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Sequía	51	47.7	38.1	--	--	51.7	58.3	--	39.3	--	--	
	Lluvia	60.8	59.2	53.5	--	--	--	48.7	--	--	--	--	
<i>Senna wislizeni</i>	Sequía	55.2	54.6	--	24.7	--	64.2	53.2	--	38.2	--	--	
	Lluvia	63.6	72.7	43.9	--	--	--	--	--	--	--	--	
<i>Acacia bilimekii</i> *	Sequía	37.2	42.1	37.9	21.9	10.9	43.4	41.3	36.1	39.5	28.6	18.4	
	Lluvia	65.2	48.9	43.3	--	--	60.4	59.6	69.3	40.2	--	--	
<i>Acacia pennatula</i>	Sequía	60.8	54.4	--	58	41.8	--	51.6	56.9	44.6	47.8	23.3	
	Lluvia	69.4	69.4	62.7	--	--	--	--	--	--	--	43.5	
<i>Gliricidia sepium</i>	Sequía	64.9	84.9	76.1	62.3	71.8	91.7	--	--	69.1	--	55.2	
	Lluvia	94.9	91.6	87.6	68.4	--	--	92.2	--	99	--	--	
<i>Ziziphus amole</i> *	Sequía	48.9	45.5	43	34.6	--	--	--	--	40.1	--	--	
	Lluvia	56.4	53.8	--	45.5	38.8	58.9	--	--	--	--	--	
<i>Adelia oaxacana</i>	Sequía	36.3	35.7	35.9	29.3	21.8	38.3	33.7	24.3	41.8	32.6	30.5	
	Lluvia	39.4	39.3	35.2	32.9	31.7	--	--	--	--	--	--	

ANEXO 1C. Comparación entre número de poros entre épocas dentro de cada especie. El * señala diferencias significativas y los ** especies perennifolias.

Especie	Estadístico	p-valor
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	F = 5.9	0.02 *
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	F = 5.2	0.04 *
<i>Senna wislizeni</i>	F = 6.8	0.01 *
<i>Acacia bilimekii</i> **	F = 5.2	0.02 *
<i>Acacia pennatula</i>	H = 3.8	0.05
<i>Gliricidia sepium</i>	H = 4.6	0.03 *
<i>Ziziphus amole</i> **	H = 0.2	0.59
<i>Adelia oaxacana</i>	F = 1.5	0.23

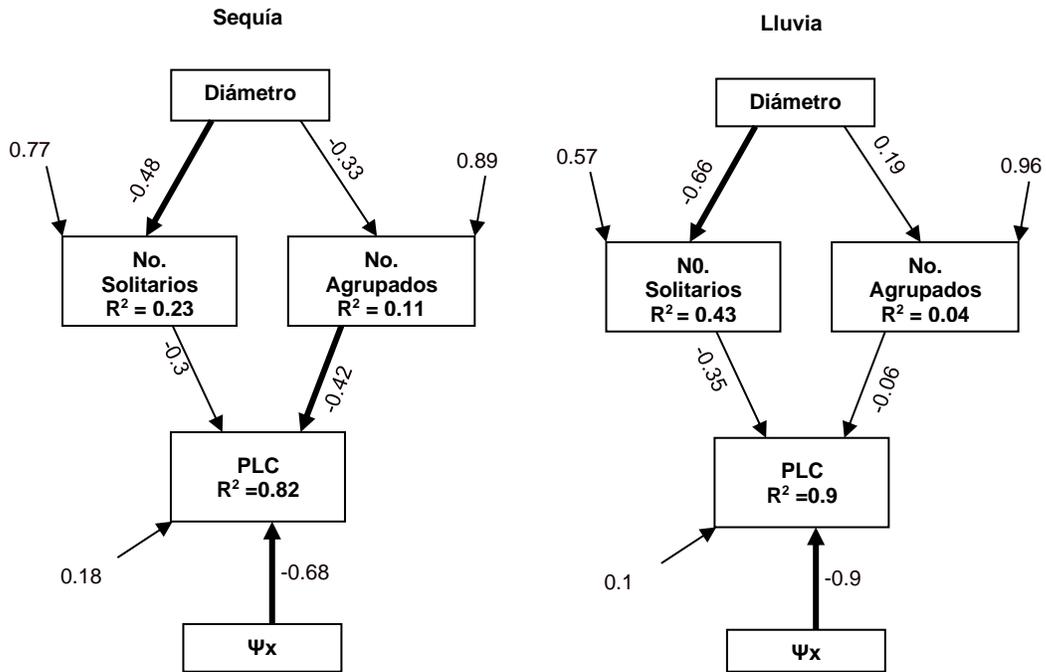
ANEXO 2C. Comparación entre diámetro de poros entre épocas dentro de cada especie. El * indica diferencias significativas. Los ** señalan especies perennifolias.

Especie	Estadístico (F)	p-valor
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	19.63	0.0002 *
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	8.48	0.0121 *
<i>Senna wislizeni</i>	0.95	0.3419
<i>Acacia bilimekii</i> **	49.51	< 0.0001 *
<i>Acacia pennatula</i>	11.09	0.0027 *
<i>Gliricidia sepium</i>	12.69	0.0010 *
<i>Ziziphus amole</i> **	8.33	0.0091 *
<i>Adelia oaxacana</i>	5.53	0.0285*

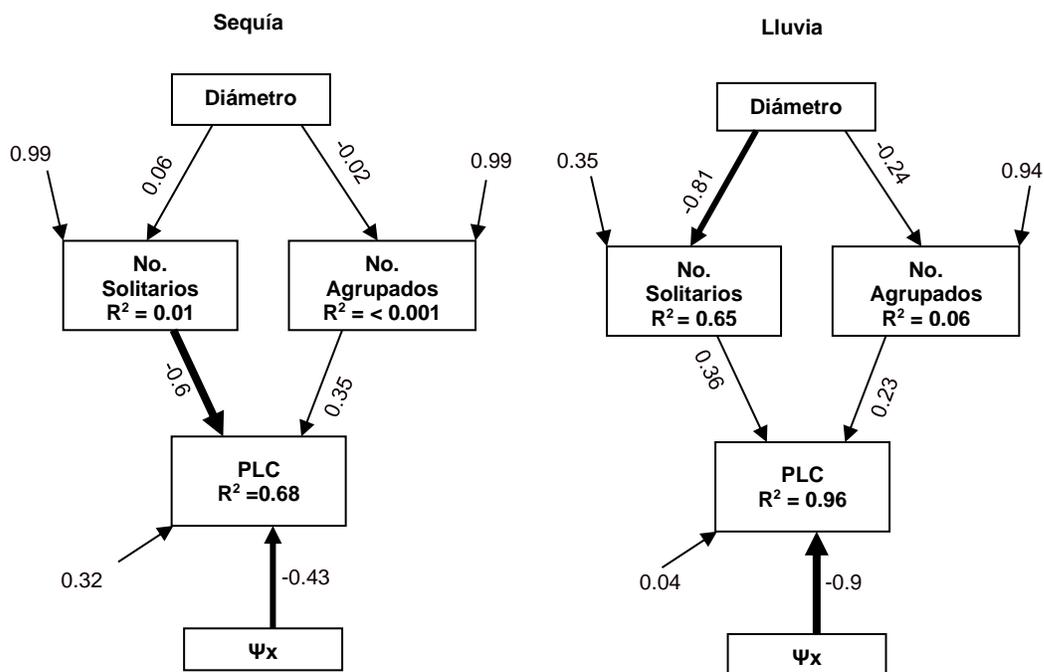
ANEXO D. Porcentajes que ocupa la médula, el xilema real y de la corteza correspondiente a tallos con diámetros de 1 cm por época para cada una de las especies. Especies perennifolias marcados con *.

Especie	Época	% Médula	% de Xilema	% Corteza	%de tejido de reserva
<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Sequía	18.61	67.27	14.11	32.72
	Lluvia	23.47	63.31	13.22	36.69
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Sequía	4.79	82.57	12.64	17.43
	Lluvia	12.25	63.35	24.4	36.65
<i>Senna wislizeni</i>	Sequía	6.74	80.73	12.53	19.27
	Lluvia	11.87	67.1	21.03	32.9
<i>Acacia bilimekii</i> *	Sequía	7.96	61.43	30.61	38.57
	Lluvia	11.47	68.69	19.84	31.31
<i>Acacia pennatula</i>	Sequía	5.29	80.17	14.54	19.83
	Lluvia	9.11	71.18	19.7	28.81
<i>Gliricidia sepium</i>	Sequía	20.61	60.89	18.5	39.11
	Lluvia	30.97	40.86	28.17	59.14
<i>Ziziphus amole</i> *	Sequía	10.84	74.12	15.05	25.89
	Lluvia	17.11	63.07	19.82	36.93
<i>Adelia oaxacana</i>	Sequía	7.34	67.94	24.71	32.05
	Lluvia	12.34	67.18	20.48	32.82

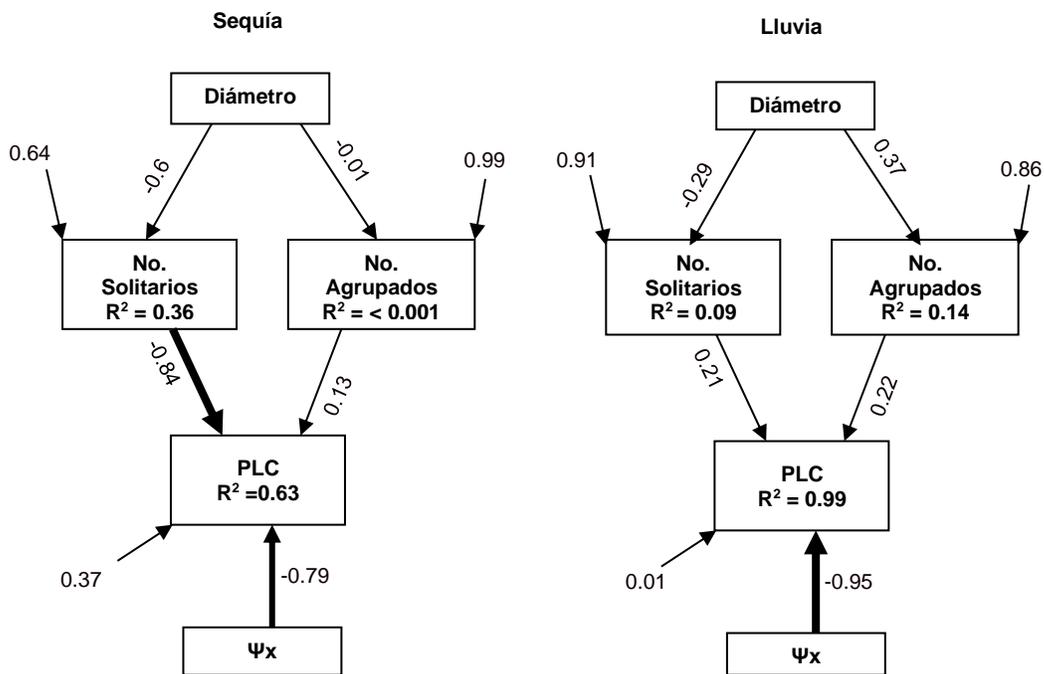
ANEXO E



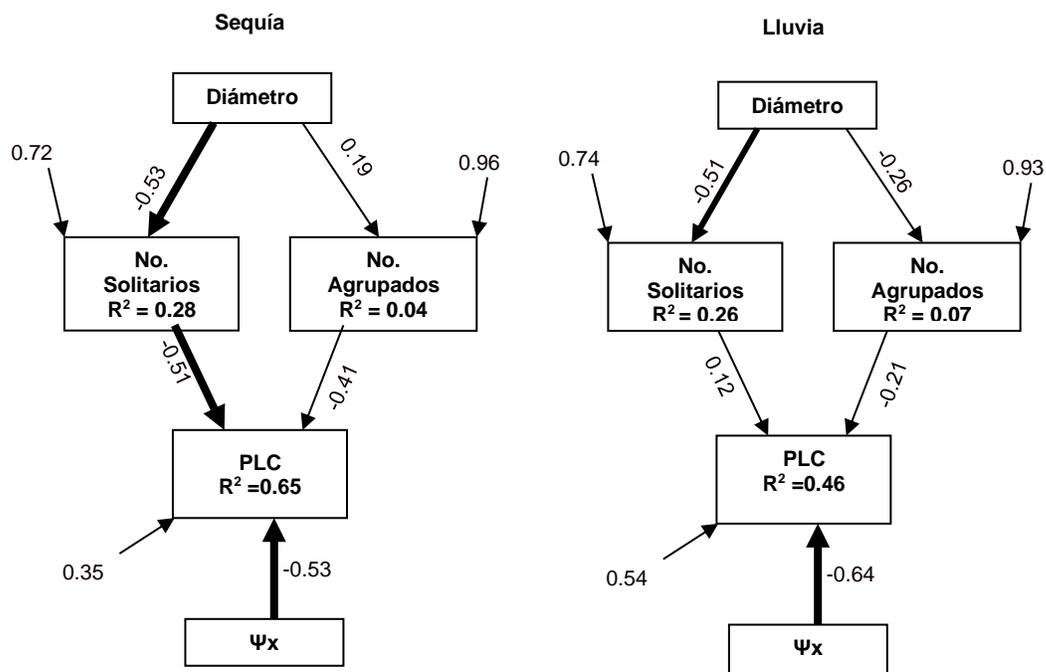
Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Alvaradoa amorphoides*.



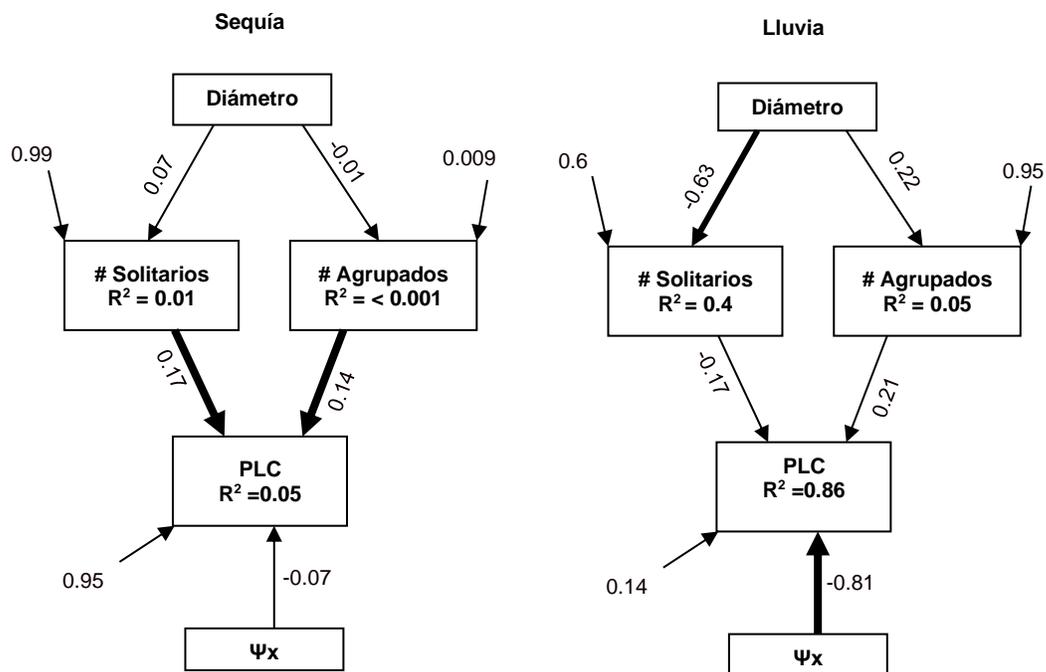
Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Haematoxylum brasiletto*.



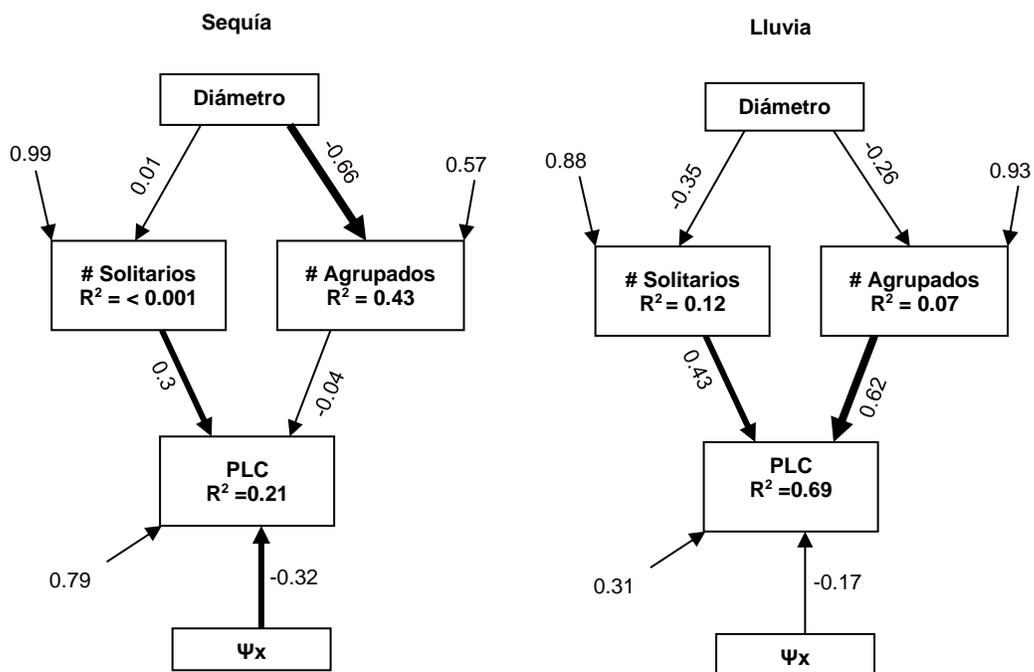
Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Senna wislizeni*.



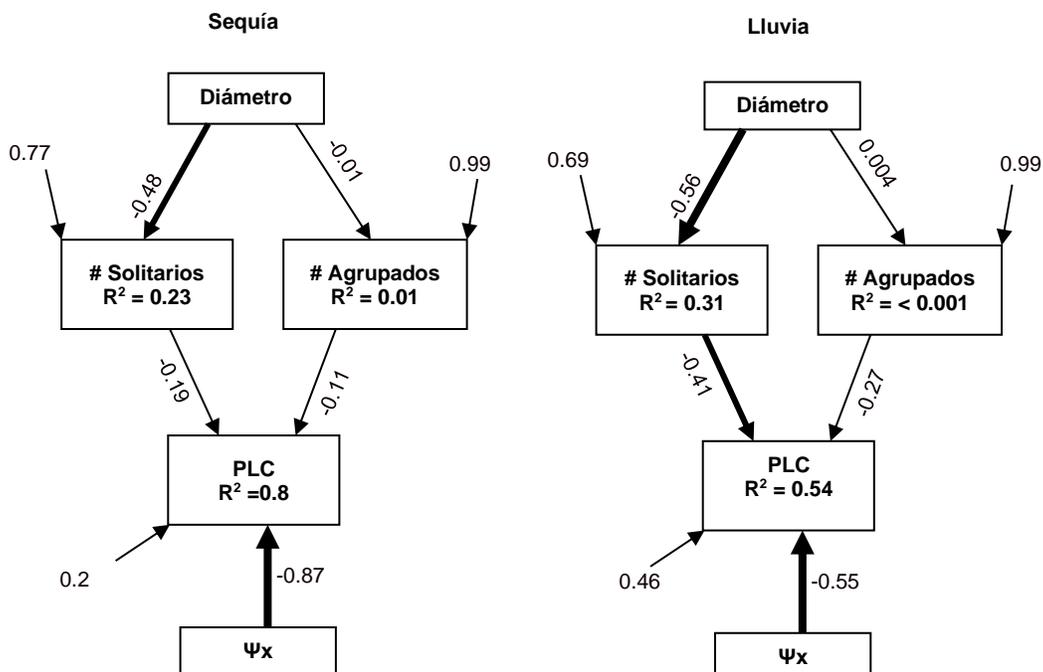
Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Acacia bilimekii*.



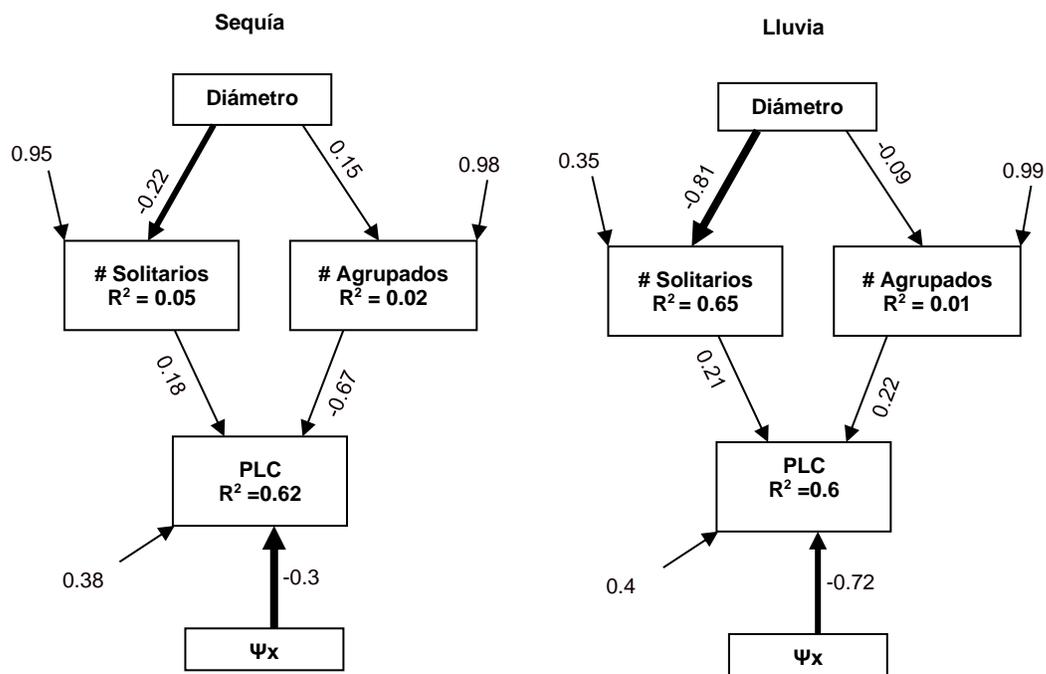
Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Acacia pennatula*



Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Gliricidia sepium*.



Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Ziziphus amole*.



Modelos SEM correspondientes a las dos épocas de *Adelia oaxacana*.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00193

Matricula: 2173801488

El sistema de transporte hidráulico vs la vulnerabilidad al embolismo de ocho especies arbóreas de una selva baja caducifolia del estado de Morelos.

Con base en la Universidad Autónoma Metropolitana, en la Ciudad de México se presentaron a las 10:00 horas del día 24 del mes de septiembre del año 2020 POR VÍA REMOTA ELECTRÓNICA, los suscritos miembros del jurado designado por la Comisión del Posgrado:

DR. PEDRO GUILLERMO ANGELES ALVAREZ
DRA. CARMEN DE LA PAZ PEREZ OLVERA
M. EN B. ANA TERESA JARAMILLO PEREZ
M. EN B. MARIA DE JESUS MONSERRAT JIMENEZ



Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA

DE: DANIEL SANCHEZ GOMEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

Aprobar

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DANIEL SANCHEZ GOMEZ
ALUMNO

REVISÓ

MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTORA DE LA DIVISIÓN DE CBS

DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICARDE

PRESIDENTE

DR. PEDRO GUILLERMO ANGELES ALVAREZ

VOCAL

DRA. CARMEN DE LA PAZ PEREZ OLVERA

VOCAL

M. EN B. ANA TERESA JARAMILLO PEREZ

SECRETARIA

M. EN B. MARIA DE JESUS MONSERRAT JIMENEZ

El presente documento cuenta con la firma -autógrafa, escaneada o digital, según corresponda- del funcionario universitario competente, que certifica que las firmas que aparecen en esta acta - Temporal, digital o dictamen- son auténticas y las mismas que usan los c.c. profesores mencionados en ella