

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**RELACIONES HÍDRICAS Y ANATOMÍA FOLIAR DE CINCO
ESPECIES ARBÓREAS NATIVAS DEL MATORRAL ESPINOSO
TAMAULIPECO, EN EL SURESTE DE NUEVO LEÓN**

POR

EDUARDO FILIO HERNÁNDEZ

**COMO REQUISITO PARCIAL PARA RECIBIR EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS FORESTALES**

JUNIO, 2019

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES**



**RELACIONES HÍDRICAS Y ANATOMÍA FOLIAR DE CINCO
ESPECIES ARBÓREAS NATIVAS DEL MATORRAL ESPINOSO
TAMAULIPECO, EN EL SURESTE DE NUEVO LEÓN**

POR

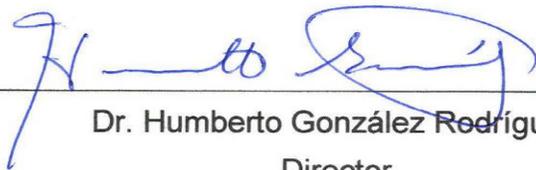
EDUARDO FILIO HERNÁNDEZ

**COMO REQUISITO PARCIAL PARA RECIBIR EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS FORESTALES**

JUNIO, 2019

**RELACIONES HÍDRICAS Y ANATOMÍA FOLIAR DE CINCO
ESPECIES ARBÓREAS NATIVAS DEL MATORRAL ESPINOSO
TAMAULIPECO, EN EL SURESTE DE NUEVO LEÓN.**

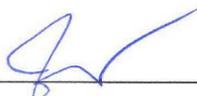
Aprobación de tesis



Dr. Humberto González Rodríguez
Director



Dr. Israel Cantú Silva
Co-director



Dr. José Guadalupe Marmolejo Monsivais
Asesor



Dr. Marco Vinicio Gómez Meza
Asesor externo

Junio, 2019

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por el apoyo otorgado para poder realizar y culminar satisfactoriamente mis estudios de Maestría.

A la Universidad Autónoma de Nuevo León, especialmente a la Facultad de Ciencias Forestales y su personal académico por bríndame su apoyo en todo momento para poder cumplir con este objetivo.

Al Dr. Humberto González Rodríguez, por haber aceptado ser director de tesis, mi gran sincero agradecimiento por siempre estar en la mejor disposición, por todos los consejos y enseñanzas que fueron importantes para culminar esta etapa. Sin duda un gran ejemplo como catedrático y amigo.

Al Dr. Israel Cantú Silva, por los conocimientos aportados, sugerencias y por la revisión de documento para la mejora del escrito.

Al Dr. José Guadalupe Marmolejo Monsivais, por la revisión del documento y sugerencias para una mejor redacción del escrito.

Al Dr. Roque Gonzalo Ramírez Lozano por haber sido parte del comité de tesis y por su aportación durante la elaboración del escrito (†).

Al Dr. Marco Vinicio Gómez Meza, por la revisión y sugerencias para la mejora del escrito.

Al Ing. Joel Bravo Garza, a Don Manuel Hernández Charles y a Don Alfredo Ortega Guerra por su apoyo y contribución en el arduo trabajo de campo.

A los integrantes del equipo del laboratorio de química, Dr. Juan Manuel López Hernández, Técnico Elsa Dolores, Nieves, Norma, Miguel, Claudia, Ana, Verónica y Emanuel por su apoyo en todo momento.

A mis amistadas de posgrado Gyorgy, Isaac, Julián, Oscar, Peru, Bety, Ulises, Rascón, Ricardo, y en especial a Perlita y Jonathan por su apoyo en todo momento y por esos convivios tan agradables que fueron sin duda ayuda para cumplir con esta meta.

Y sobre todo agradecido con el de arriba pero el de más arriba, mi socio y mi gran amigo, que me ha permitido tener salud para poder cumplir con esta etapa en mi vida.

Esta tesis fue financiada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), a través del Fondo de Investigación Científica Básica 2015, proyecto 250732.

DEDICATORIA

A mis padres, el Ing. Ángel Filio Alavez y la Señora Josefina Hernández Velasco, que son parte fundamental en mi vida, sin duda gracias a sus consejos, regaños y su gran ejemplo soy una persona de bien, lo que me ha permitido seguir adelante en todo momento.

A mis hermanos, Adriana y Marcos que sin duda alguna son mi motor para salir adelante, los quiero mucho.

A toda mi familia, Abuelita Liba, tíos, primos, sobrinos, pero muy en especial a mi abuelito Espiridion (†) y mi abuelita Eduarda (†), que donde quiera que se encuentren sé que están orgullosos de ver lo que he logrado.

ÍNDICE

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1. Relaciones hídricas de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco	3
2.2. Anatomía foliar de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco.....	8
3. JUSTIFICACIÓN.....	10
4. HIPÓTESIS.....	12
5. OBJETIVOS.....	12
5.1. General.....	12
5.1.1. Específicos	12
6. REVISIÓN DE LITERATURA	13
6.1. Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET).....	13
6.2. Relaciones hídricas	13
6.2.1. El agua en el suelo.....	15
6.2.2. El agua en la planta	16
6.2.3. El continuo suelo-planta-atmósfera.....	16
6.2.4. Potencial hídrico.....	17
6.3. Anatomía foliar	19
6.3.1. Cutícula	19
6.3.2. Epidermis adaxial	20
6.3.3. Epidermis abaxial	20
6.3.4. Tejido en empalizada	20
6.3.5. Tejido esponjoso	21
6.3.6. Estomas	21
6.4. Mecanismos de las plantas para resistir la sequía	21
6.4.1. Escapar de la sequía	21
6.4.2. Evitar la sequía.....	22
6.4.3. Tolerar la sequía	22
7. MATERIALES Y MÉTODOS	23

7.1. Área de estudio	23
7.2. Selección de las especies de estudio	24
7.3. Descripción de las especies de estudio	25
7.3.1. <i>Diospyros texana</i> Scheele. (Ebenaceae).....	25
7.3.2. <i>Celtis laevigata</i> Willd. (Ulmaceae)	26
7.3.3. <i>Bumelia celastrina</i> Kunth (Sapotaceae).....	27
7.3.4. <i>Condalia hookeri</i> M.C. Johnst (Rhamnaceae)	28
7.3.5. <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Britton and Rose (Fabaceae)	29
7.4. Relaciones hídricas	30
7.4.1. Procedimiento de muestreo	30
7.4.2. Determinación del potencial hídrico	30
7.4.3. Determinación del contenido gravimétrico de la humedad del suelo	31
7.4.4. Obtención de las variables ambientales	32
7.5. Anatomía foliar	32
7.5.1. Obtención del material vegetal foliar.....	32
7.5.2. Preparación del material foliar	33
7.5.3. Observaciones y mediciones anatómicas.....	33
7.5.3.1. Corte transversal	34
7.5.3.2. Superficie abaxial (largo y ancho del estoma y densidad estomática)	34
7.6. Análisis estadístico.....	34
8. RESULTADOS	36
8.1. Relaciones hídricas	36
8.1.1. Variables ambientales	36
8.1.1.1. Temperatura del aire	36
8.1.1.2. Humedad relativa	37
8.1.1.3. Déficit de presión de vapor	39
8.1.1.4. Precipitación.....	39
8.1.1.5. Contenido gravimétrico de la humedad del suelo.....	41
8.1.2. Potenciales hídricos estacionales.....	44
8.1.2.1. Variación estacional del potencial hídrico (Ψ_h) antes del amanecer (06:00 horas)	44
8.1.2.3. Variación estacional del potencial hídrico (Ψ_h) al mediodía (14:00 horas) ..	47
8.1.4. Potenciales hídricos (Ψ_h) diurnos (época húmeda y época de sequía).....	51
8.1.4.1. Época húmeda	51
8.1.4.2. Época de sequía	54
8.1.5. Relación de los potenciales hídricos estacionales con las variables ambientales	57
8.1.5.1. Potenciales hídricos antes del amanecer (06:00 horas).....	57
8.1.5.2. Potenciales hídricos al mediodía (14:00 horas).....	59
8.1.6. Relación entre los potenciales hídricos diurnos y las variables de la demanda evaporativa (época húmeda y época de sequía).....	61
8.1.6.1. Época húmeda	61
8.1.6.2. Época de sequía	61
8.2. Anatomía foliar	63

8.2.1.	Época húmeda	65
8.2.1.1.	Relación entre los rasgos anatómicos foliares	74
8.2.2.	Época de sequía	80
8.2.2.1.	Relación entre los rasgos anatómicos foliares	87
9.	DISCUSIÓN	97
9.1.	Relaciones hídricas	97
9.2.	Anatomía foliar	101
10.	CONCLUSIONES	105
11.	BIBLIOGRAFÍA	107

ÍNDICE DE CUADROS

Página

Cuadro 1. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas en el contenido gravimétrico de la humedad del suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco) a diferentes profundidades en diferentes fechas de muestreo.	43
Cuadro 2. Potencial hídrico antes del amanecer (06:00 h) en cinco especies arbóreas para cada fecha de muestreo. Cada valor representa la media ($n=4$).	46
Cuadro 3. Potencial hídrico al medio día (14:00 h) en cinco especies arbóreas para cada fecha de muestreo. Cada valor representa la media ($n=4$).	49
Cuadro 4. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis ($p\leq 0.05$) para detectar diferencias significativas en los potenciales hídricos (Ψ_h) a las 06:00 h y a las 14:00 h entre las especies arbóreas en diferentes fechas de muestreo.	50
Cuadro 5. Potencial hídrico diurno en cinco especies arbóreas durante la fecha (19/09/2018) de muestreo en la época húmeda. Cada valor representa la media ($n=4$).	53
Cuadro 6. Potencial hídrico diurno en cinco especies arbóreas durante la fecha (24/08/2018) de muestreo en la época de sequía. Cada valor representa la media ($n=4$).	56
Cuadro 7. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis ($p\leq 0.05$) para detectar diferencias significativas en los potenciales hídricos de manera diurna entre las cinco especies arbóreas en diferentes horas de medición durante la época húmeda y época de sequía.	56
Cuadro 8. Valores Z y p de la prueba de Mann-Whitney U para detectar diferencias significativas entre la época húmeda y de sequía en los potenciales hídricos diurnos en cinco especies arbóreas en diferentes horas de medición.	57
Cuadro 9. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=27$) entre el potencial hídrico estacional a las 06:00 h ($\Psi_{h\ 06:00}$) y diversas variables ambientales para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.	58
Cuadro 10. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=27$) entre el potencial hídrico estacional a las 14:00 h ($\Psi_{h\ 14:00}$) con diversas variables ambientales para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.	60
Cuadro 11. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=7$) entre el potencial hídrico diurno con los componentes de la demanda evaporativa en la fecha de muestreo durante la época húmeda para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.	62

Cuadro 12. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=7$) entre el potencial hídrico diurno con los componentes de la demanda evaporativa en la fecha de muestreo durante la época de sequía para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.....	62
Cuadro 13. Valores máximos y mínimos para los diferentes rasgos anatómicos foliares de cinco especies arbóreas registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) y de humedad limitada (época de sequía) en el suelo.	67
Cuadro 14. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Diospyros texana</i> registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.	68
Cuadro 15. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Celtis laevigata</i> registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.	69
Cuadro 16. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Bumelia celastrina</i> registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.	70
Cuadro 17. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Condalia hookeri</i> registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.	71
Cuadro 18. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Havardia pallens</i> registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.	72
Cuadro 19. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias estadísticas en los rasgos anatómicos entre las cinco especies arbóreas durante la época húmeda y de sequía.	73
Cuadro 20. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Diospyros texana</i> en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p	75
Cuadro 21. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Celtis laevigata</i> en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p	76
Cuadro 22. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Bumelia celastrina</i> en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p	77

Cuadro 23. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Condalia hookeri</i> en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .	78
Cuadro 24. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Havardia pallens</i> en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .	79
Cuadro 25. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Dyospiros texana</i> registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo (kg H ₂ O·kg ⁻¹ suelo seco).	82
Cuadro 26. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Celtis laevigata</i> registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo (kg H ₂ O·kg ⁻¹ suelo seco).	83
Cuadro 27. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Bumelia celastrina</i> registrados bajo condiciones de humedad limitada (época húmeda) en el suelo (kg H ₂ O·kg ⁻¹ suelo seco).	84
Cuadro 28. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Condalia hookeri</i> registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo (kg H ₂ O·kg ⁻¹ suelo seco).	85
Cuadro 29. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de <i>Havardia pallens</i> registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo (kg H ₂ O·kg ⁻¹ suelo seco).	86
Cuadro 30. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Diospyros texana</i> en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .	88
Cuadro 31. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Celtis laevigata</i> en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .	89
Cuadro 32. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de <i>Bumelia celastrina</i> en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .	90

Cuadro 33. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de *Condalia hookeri* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p. 91

Cuadro 34. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=16) entre rasgos anatómicos foliares de *Havardia pallens* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p. 92

Cuadro 35. Valores Z y p de la prueba de Mann-Whitney U para detectar diferencias significativas entre la época húmeda y época de sequía para diferentes rasgos anatómicos de cinco especies arbóreas..... 96

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Ubicación del sitio de estudio.....	23
Figura 2. <i>Diospyros texana</i> Scheele. (Ebenaceae).....	25
Figura 3. <i>Celtis laevigata</i> Willd. (Ulmaceae).	26
Figura 4. <i>Bumelia celastrina</i> Kunth (Sapotaceae).....	27
Figura 5. <i>Condalia hookeri</i> M.C. Johnst (Rhamnaceae).	28
Figura 6. <i>Havardia pallens</i> (Benth.) Britton and Rose (Fabaceae).....	29
Figura 7. Temperatura del aire, absoluta máxima, media máxima, media, media mínima y absoluta mínima mensual registradas durante el período de muestreo en el sitio de estudio.	36
Figura 8. Temperatura del aire registrada a las 06:00 h y 14:00 h en las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio.....	37
Figura 9. Humedad relativa, absoluta máxima, media máxima, media, media mínima y absoluta mínima mensual registradas durante el período de muestreo en el sitio de estudio.	38
Figura 10. Humedad relativa registrada a las 06:00 h y 14:00 h en las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio.....	38
Figura 11. Déficit de presión de vapor registrada a las 06:00 h y 14:00 h en las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio.	39
Figura 12. Precipitación mensual registrada durante el período de muestreo en el sitio de estudio.	40
Figura 13. Precipitación registrada quince días antes de cada fecha de muestreo en el sitio de estudio.	40
Figura 14. Contenido gravimétrico de la humedad del suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco) a cinco profundidades. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media ($n=4$). Para una fecha de muestreo dado, diferencias significativas entre las profundidades se representan mediante un asterisco (*), de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($p\leq 0.05$).	42
Figura 15. Potencial hídrico antes del amanecer (06:00 h) en cinco especies arbóreas. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media ($n=4$). Para una fecha de muestreo dado, diferencias significativas entre las especies se representan mediante un asterisco (*), de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($p\leq 0.05$).	45
Figura 16. Potencial hídrico al mediodía (14:00 horas) en cinco especies arbóreas. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media ($n=4$). Para una fecha de muestreo dado, diferencias significativas entre las	

especies se representan mediante un asterisco (*), de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).....	48
Figura 17. Variación diurna del potencial hídrico en cinco especies arbóreas durante la fecha (19/09/2018) de muestreo en la época húmeda. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=4).	52
Figura 18. Variación diurna de los componentes de la demanda evaporativa atmosférica (Temperatura, Humedad relativa y Déficit de presión de vapor) durante la fecha (19/09/2018) de muestreo en la época húmeda.....	52
Figura 19. Variación diurna del potencial hídrico de cinco especies arbóreas durante la fecha (24/08/2018) de muestreo en la época de sequía. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=4).	55
Figura 20. Variación diurna de los componentes de la demanda evaporativa atmosférica (Temperatura, Humedad relativa y Déficit de presión de vapor) durante la fecha (24/08/2018) de muestreo en la época de sequía.	55
Figura 21. Corte transversal foliar de cinco especies arbóreas estudiadas (40 x). <i>Diospyros texnana</i> (a), <i>Celtis laevigata</i> (b), <i>Bumelia celastrina</i> (c), <i>Condalia hookeri</i> (d) y <i>Havardía pallens</i> (e).....	63
Figura 22. Estomas en la epidermis abaxial de cinco especies arbóreas estudiadas (40 x). <i>Diospyros texnana</i> (a), <i>Celtis laevigata</i> (b), <i>Bumelia celastrina</i> (c), <i>Condalia hookeri</i> (d) y <i>Havardía pallens</i> (e).....	64
Figura 23. Grosor de la cutícula adaxial (a), grosor de la cutícula abaxial (b), grosor de la epidermis adaxial (c), grosor de la epidermis abaxial (d), grosor del parénquima en empalizada (e), grosor del parénquima esponjoso (f) en el tejido foliar de cinco especies arbóreas estudiadas en la época húmeda (barra negra) y época de sequía (barra gris). Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=16).	94
Figura 24. Grosor total foliar (a), ancho del estoma (b), largo del estoma (c) y densidad estomática (d) en el tejido foliar de cinco especies arbóreas estudiadas en la época húmeda (barra negra) y época de sequía (barra gris). Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=16).	95

RESUMEN

En los ecosistemas semiáridos, las sequías extremas provocan una reducción de la disponibilidad hídrica en el suelo, causando estrés hídrico en las plantas. El objetivo del estudio fue determinar las relaciones hídricas determinando el potencial hídrico (Ψ_h) y caracterizar la anatomía foliar de cinco especies de árboles nativos (*Diospyros texana*, *Celtis laevigata*, *Bumelia celastrina*, *Condalia hookeri* y *Havardia pallens*) del Matorral Espinoso Tamaulipeco, en el noreste de México y su relación con variables ambientales (contenido de humedad del suelo, precipitación, temperatura del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor) para entender su comportamiento ecofisiológico y anatómico foliar. En general, de manera estacional, los Ψ_h mostraron correlación positiva ($p < 0.05$) con la precipitación. De manera diurna, durante la época húmeda, las especies mostraron Ψ_h altos, correlacionándose negativamente ($p < 0.05$) con la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor, y positivamente ($p < 0.05$) con la humedad relativa. Durante la época de sequía, los Ψ_h disminuyeron, donde, *B. celastrina* y *H. pallens* mostraron mayores Ψ_h . En este sentido, todas excepto *H. pallens* mostraron correlación negativa ($p < 0.05$) con la humedad relativa y positiva ($p < 0.05$) con el déficit de presión de vapor. Durante la época de sequía, las especies presentaron disminución en rasgos anatómicos foliares como: grosor de la cutícula adaxial y abaxial, grosor del parénquima esponjoso, largo y ancho del estoma, y densidad estomática. Con estos resultados, *B. celastrina* y *H. pallens* podrían considerarse tolerantes a la sequía, cuyas características fisiológicas y anatómicas les permite sobrevivir a suelos con humedad limitada.

Palabras clave: *Sequía, potencial hídrico, anatomía foliar, arboles nativos*

ABSTRACT

In semiarid ecosystems, extreme droughts cause a decrease in rain, reducing soil water availability, causing water stress in plants. The objective of the present study was to evaluate the water relations by determining the water potential (Ψ_h) and leaf anatomy in five natives trees (*Diospyros texana*, *Celtis laevigata*, *Bumelia celastrina*, *Condalia hookeri* and *Havardia pallens*) of Tamaulipan thronscrub, in the northeast of Nuevo León and their relation with environmental variables (gravimetric soil moisture content, rainfall, air temperature, relative humidity and vapor pressure deficit) to understand their ecophysiological and leaf anatomical response. In general, on a season basis, Ψ_h , showed a positive correlation ($p < 0.05$) whit rainfall. During the wet season, diurnal in all species showed high Ψ_h , a negative correlation ($p < 0.05$) with air temperature and vapor pressure deficit, and positive ($p < 0.05$) with relative humidity. During the dry season, Ψ_h decreased and the species *B. celastrina* and *H. pallens* showed higher Ψ_h . In this sense, all except *H. pallens* showed negative correlation ($p < 0.05$) with relative humidity and positive ($p < 0.05$) with the vapor pressure deficit. During the dry season, the species showed a decrease in leaf anatomical features such as: thickness of the adaxial and abaxial cuticle, thickness of the spongy parenchyma, stoma length and width, and stomatal density. With these results, *B. celastrina* and *H. pallens* could be considered drought tolerant, whose physiological and anatomical characteristics allow them to survive soils with limited moisture.

Key words: *Drought, water potential, leaf anatomy, native trees, native trees*

1. INTRODUCCIÓN

En la actualidad, en los ecosistemas del mundo a consecuencia del cambio climático, se han alterado diferentes fenómenos meteorológicos tales como lluvias y sequías. En este sentido, dicho fenómeno ha acelerado el calentamiento global del planeta, propiciando lluvias torrenciales y sequías extremas (Moyer, 2010). En los ecosistemas terrestres, específicamente en regiones áridas y semiáridas, a causa del calentamiento global, existe una notable disminución interanual de los regímenes de lluvia (Valladares et al., 2004), la cual, en combinación con altas temperaturas y radiación solar, reducen la disponibilidad de hídrica en el suelo, causando períodos de sequía con mayor intensidad y por ende estrés hídrico en las plantas (Peña-Rojas et al., 2018). El estrés hídrico en las plantas causado por baja disponibilidad hídrica en el suelo provoca una reducción en el potencial hídrico foliar, alterando negativamente sus procesos fisiológicos como el cierre estomático, disminución de la transpiración y aumento de la temperatura foliar (Pérez-Gutiérrez et al., 2008; Bazzaz et al., 2015), limitando su crecimiento, supervivencia y distribución (Makhado et al., 2014).

En México, el estado de nuevo león, específicamente en el sureste del estado, existe el Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET), el cual considerado un ecosistema semiárido (González-Medrano, 2012), constituido por una gran diversidad de especies de plantas (árboles y arbustos) (González-Rodríguez y Cantú-Silva, 2001), las cuales han desarrollado características, mecanismos y estrategias anatómicas de adaptación, principalmente en su estructura y procesos fisiológicos a causa del déficit hídrico ocasionado por la sequía, que les permite mantener un balance hídrico de sus tejidos y células (Villagra et al., 2011). Una de las principales estrategias de adaptación que presentan las plantas es la modificación en sus características morfológicas y anatómicas foliares (Delbón, 2007; Palchetti et al., 2014), que les permite minimizar el intercambio de gases por transpiración (Striker, 2012), cuando el suelo presenta una baja disponibilidad hídrica; en este sentido, la hoja es el órgano de la planta que cuenta con mayor variabilidad y principal indicador de las diferentes

condiciones ambientales que se hacen presentes donde se desarrollan (Dickson, 2000). Dichas modificaciones han permitido a diferentes especies de plantas sobrevivir y reproducirse en ecosistemas áridos y semiáridos. En relación con lo antes mencionado, las especies arbóreas nativas que coexisten en regiones áridas y semiáridas presentan características de adaptación a condiciones de déficit hídrico, que por lo general son hojas más gruesas, presencia de cutícula en la periferia de la epidermis, un esclerénquima bien desarrollado al igual que un parénquima en empalizada definido (Rotondi et al., 2003).

Por lo anterior, es importante contar con el conocimiento de variables ecofisiológicas como lo es el potencial hídrico y características anatómicas foliares de las especies arbóreas nativas del MET de importancia ecológica y económica, que permitan comprender respuestas implicadas en la adaptación y tolerancia a las condiciones ambientales que prevalecen en esta región como los períodos de sequía. De ello dependerá la identificación para poder seleccionar adecuadamente especies con mejores características de adaptación a la sequía y de esta manera, que sean utilizadas en planes de reforestación y restauración, plantaciones comerciales o con fines para el aprovechamiento de forraje para ganado, ya que la principal problemática es la falta del conocimiento de los procesos de adaptación y tolerancia de las especies nativas a condiciones adversas, implicando la utilización de especies exóticas o menos adaptadas.

Por tanto, el presente estudio tiene como objetivo principal evaluar las relaciones hídricas y determinar las características anatómicas foliares de cinco especies arbóreas (*Diospyros texana*, *Celtis laevigata*, *Bumelia celastrina*, *Condalia hookeri* y *Havardia pallens*) en condiciones de su hábitat natural durante la época húmeda y de sequía, a fin de comprender y contribuir al conocimiento de las estrategias ecofisiológicas y anatómicas que les permiten a estas especies tolerar períodos de sequía, con el fin de recomendar las especies con mejores características de adaptación y sean utilizadas en las actividades mencionadas para obtener resultados exitosos.

2. ANTECEDENTES

2.1. Relaciones hídricas de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco

González-Rodríguez y Cantú-Silva (2001), determinaron el estado hídrico de diez especies (*Acacia rigidula*, *Acacia berlandieri*, *Bernardia myricaefolia*, *Cordia boissieri*, *Diospyros texana*, *Eysenhardtia polystachya*, *Heliopsis parvifolia*, *Pithecellobium ebano*, *Pithecellobium pallens* y *Randia rhagocarpa*) del MET evaluando el potencial hídrico y osmótico de manera estacional en relación con el contenido hídrico del suelo. Los autores reportaron valores del potencial hídrico para las diez especies altos (-0.5 MPa) durante el período más húmedo; por el contrario, para el período de sequía, los potenciales hídricos fueron bajos (-7.3 MPa). Asimismo, solo seis especies presentaron la capacidad de osmorregulación mostrando valores entre -1.11 MPa y -2.65 MPa. Los resultados indicaron que la respuesta en el potencial hídrico y osmótico de las especies estudiadas está correlacionada con las variables ambientales, principalmente cuando existieron bajos contenidos de humedad en el suelo.

González et al. (2009), determinaron los potenciales hídricos foliares de cuatro especies arbóreas nativas (*Cordia boissieri*, *Condalia hookeri*, *Diospyros texana* y *Bumelia celastrina*) del noreste de México y su relación con variables en el ambiente (temperatura del aire, humedad relativa, déficit de presión de vapor, contenido gravimétrico de humedad en el suelo y precipitación). Encontraron que, durante la fecha de muestreo más húmeda, el potencial hídrico antes del amanecer varió de -0.72 MPa (*C. boissieri*) a -1.30 MPa (*B. celastrina*), en cambio, en la fecha de muestreo más seca, el potencial hídrico al mediodía varió de -2.90 MPa (*B. celastrina*) a -6.10 MPa (*D. texana*). Asimismo, determinaron que el potencial hídrico para las cuatro especies se correlacionó negativamente con la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor, y se observó una correlación positiva con la humedad relativa.

Por su parte, López-Hernández et al. (2010), determinaron los potenciales hídricos estacionales de arbustos nativos (*Forestiera angustifolia*, *Celtis pallida*,

Acacia amentacea y *Parkinsonia texana*) del noreste de México y su relación con contenido gravimétrico de humedad en el suelo. Encontraron que, durante la fecha de muestreo más húmeda, el potencial hídrico antes del amanecer en *A. amentacea* y *F. angustifolia* presentaron valores más altos (-0.60 MPa), en cambio, *P. texana* mostró el más bajo (-1.10 MPa), mientras que, para la fecha de muestreo más seca, el potencial hídrico más alto fue reflejado en *P. texana* (-1.78 MPa) y el más bajo en *C. pallida* (-3.94 MPa). Con respecto al mediodía, en la fecha de muestreo más húmeda, los valores del potencial hídrico variaron de -1.57 MPa (*C. pallida*, *F. angustifolia* y *P. texana*) a -0.62 MPa (*A. amentacea*). En general, para la fecha de muestreo más seca, *P. texana*, *A. amentacea* y *C. pallida*, adquirieron un mayor potencial hídrico (-2.21 MPa) que *F. angustifolia*. Dichos autores concluyeron que *A. amentacea* y *P. texana* son especies capaces de ser tolerantes a la sequía ya que mostraron mayores potenciales hídricos antes del amanecer y al mediodía.

González-Rodríguez et al. (2010), caracterizaron el potencial hídrico en diez especies arbóreas y arbustivas del noreste de México (*Zanthoxylum fagara*, *Celtis pallida*, *Acacia rigidula*, *Lantana macropoda*, *Bumelia celastrina*, *Castela texana*, *Forestiera angustifolia*, *Leucophyllum frutescens*, *Karwinskia humboldtiana* y *Prosopis laevigata*) bajo condiciones de sequía y humedad en el suelo. Encontraron que, bajo condiciones de sequía, *P. laevigata*, *A. rigidula* y *C. texana* alcanzaron potenciales hídricos altos antes del amanecer, con valores de -2.72, -2.78 y -3.42 MPa, respectivamente, mientras que el mínimo (-6.82 MPa) fue observado en *Z. fagara*. Durante el mediodía, los potenciales hídricos más altos se observaron en *C. texana*, *B. celastrina* y *P. laevigata* con valores alrededor de -4.15 MPa, mientras que los valores más bajos (<-7.0 MPa) se observaron en *L. macropoda*, *K. humboldtiana* y *Z. fagara*. Con altos contenidos de humedad en el suelo, antes del amanecer, el potencial hídrico mostró valores mínimos de -1.63 MPa en *C. texana* y máximos de -0.52 MPa en *K. humboldtiana*. Con respecto a las observaciones del mediodía los potenciales hídricos oscilaron entre -2.28 MPa (*C. texana*) y 1.43 MPa (*L. macropoda*). Dado que *B. celastrina*,

A. rigidula, *P. laevigata* y *C. texana* lograron mayores potenciales hídricos antes del amanecer y al mediodía en condiciones de sequía, podrían considerarse como especies adaptadas a condiciones de baja disponibilidad de agua en el suelo.

En otro estudio realizado por González-Rodríguez et al. (2011a), caracterizaron el potencial hídrico xilemático de *Celtis pallida*, *Acacia amentacea*, *Forestiera angustifolia* y *Parkinsonia texana* y su relación con la precipitación, humedad en el suelo, y los componentes de la demanda evaporativa (temperatura del aire y humedad relativa). En dicho estudio, se observó que, durante el período más húmedo, el potencial hídrico antes del amanecer varió de -0.90 MPa (*P. texana*) a -0.30 MPa (*C. pallida*); por el contrario, durante el período más seco, el potencial hídrico mostró fluctuaciones de -3.94 MPa (*F. angustifolia*) a -2.18 MPa (*P. texana*). *F. angustifolia* y *P. texana* presentaron el menor potencial hídrico (-3.38 MPa) y mayor (-1.14 MPa), respectivamente. Además, en dicho estudio realizado, se observó que los potenciales hídricos antes del amanecer mostraron correlación positiva con el contenido gravimétrico de la humedad en el suelo y la humedad relativa; por el contrario, los potenciales hídricos mostraron una correlación negativa con la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor. Los autores concluyeron que *A. amentacea* y *P. texana* pueden ser consideradas como especies tolerantes a la sequía.

González-Rodríguez et al. (2011b), estudiaron las fluctuaciones del contenido hídrico de cuatro especies del MET. Encontraron que, durante la época húmeda, antes del amanecer el potencial hídrico varió de -0.37 MPa (*F. angustifolia* y *Z. fagara*) a -0.29 MPa (*C. pallida* y *E. texana*); en cambio, en la época más seca, el potencial hídrico antes del amanecer varió de -4.50 MPa (*Z. fagara*) a -3.28 MPa (*F. angustifolia*). Respecto al mediodía, los valores más altos (-1.14 MPa) y más bajos (-4.20 MPa) se detectaron en *E. texana*, en las fechas de muestreo más húmeda y más seca, respectivamente. Además, observaron una correlación negativa del potencial hídrico de todas las especies con la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor, mientras que, para la humedad relativa se encontró

una correlación positiva. Debido a que *C. pallida* y *F. angustifolia* mostraron potenciales hídricos más altos antes del amanecer y al mediodía, determinaron que pueden ser consideradas especies adaptadas a condiciones de sequía.

López-López (2013), reportó que el comportamiento de los potenciales hídricos con alta disponibilidad de agua en el suelo antes del amanecer osciló de -0.92 MPa (*L. frutescens*) a -0.40 MPa (*B. celastrina*), mientras que, con bajos contenidos de humedad en el suelo fluctuaron de -4.0 MPa (*A. texana*) a -1.86 MPa (*L. frutescens*). Por el contrario, al mediodía con altos contenidos de humedad en el suelo el potencial hídrico fluctuó de -1.56 MPa (*A. texana*) a -1.08 MPa (*C. boissieri*), mientras que con bajos contenidos de humedad en el suelo osciló de -4.0 MPa (*A. texana*) a -2.0 MPa (*L. frutescens*). Dicho autor encontró que los potenciales hídricos antes del amanecer y al mediodía mostraron una correlación positiva con el contenido gravimétrico de la humedad del suelo y negativa con la temperatura del aire. De manera diurna, los potenciales hídricos mostraron correlación negativa con el déficit de presión de vapor y la temperatura del aire, en cambio, mostraron una correlación positiva con la humedad relativa. En este estudio se concluyó que *C. boissieri*, *B. celastrina* y *L. frutescens* pueden ser consideradas tolerantes a la sequía al mostrar potenciales hídricos durante esta época.

En un estudio realizado por Guevara-Pérez (2015), sobre la respuesta al estrés hídrico en algunas especies consideradas maderables del MET, determinó el potencial hídrico antes del amanecer como el del mediodía de manera estacional. Los resultados indicaron diferencias significativas entre las especies para el potencial hídrico antes del amanecer y al mediodía, y estas respuestas dependen de los contenidos de humedad en el suelo como de la cantidad de precipitación registrada. En una base diurna, los potenciales hídricos estuvieron relacionados a los componentes de demanda evaporativa. En dicho estudio se observó que *D. texana*, parece ser más susceptible a los cambios de humedad en el suelo, mientras que las especies que mostraron una tendencia a evitar la deshidratación a bajos contenidos de humedad fueron *Z. fagara*, *C. hookeri* y *P. laevigata*.

González-Rodríguez et al. (2016), estudiaron los potenciales hídricos xilemáticos estacionales y su relación con la humedad en el suelo, temperatura del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor en especies de arbustos (*Celtis ehrenbergiana*, *Acacia amentacea*, *Parkinsonia texana* y *Forestiera angustifolia*). Determinaron que, durante el período húmedo, el potencial hídrico antes del amanecer mostró fluctuaciones de -0.90 MPa (*P. texana*) a -0.30 MPa (*C. ehrenbergiana*). Por el contrario, durante el período de sequía, varió de -3.94 MPa (*F. angustifolia*) a -2.18 MPa (*P. texana*). Al mediodía, *P. texana* mostró potenciales hídricos más altos (-1.14 MPa) y *F. angustifolia* valores más bajos (-3.38 MPa). En dicho estudio, se concluyó que *P. texana* se comportó como una planta isohídrica capaz de tolerar el período de sequía severa.

Filio-Hernández (2017), estudió la relación del contenido gravimétrico de humedad en el suelo, temperatura del aire, humedad relativa, déficit de presión de vapor y precipitación con el potencial hídrico en árboles y arbustos nativos del MET como lo son *Prosopis laevigata*, *Cordia boissieri*, *Helietta parvifolia* y *Karwinskia humboldtiana*. En dicho estudio, se encontraron valores máximos y mínimos estacionales antes del amanecer que oscilaron entre -1.29 MPa (*C. boissieri*) y -5.10 MPa (*H. parvifolia*). Al mediodía, variaron de -1.53 MPa (*P. laevigata*) a -4.0 MPa (*K. humboldtiana*). Asimismo, en este estudio, se detectó que los potenciales hídricos antes del amanecer y al mediodía mostraron correlaciones significativas con el contenido gravimétrico de la humedad del suelo. En cambio, se observó una relación negativa con el déficit de presión de vapor y la temperatura del aire. Sobre una base diurna, las especies mostraron un patrón típico de variación en el potencial hídrico diurno, donde disminuyó de los valores máximos antes del amanecer y alcanzó valores mínimos al mediodía. Este patrón se asoció a los componentes de demanda por evaporación tales como son temperatura del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor. Dicho autor concluyó que, con baja disponibilidad de humedad en el suelo, *P. laevigata* es la especie más tolerante a la sequía, ya que mostró un mayor potencial hídrico en comparación con las especies restantes.

González Rodríguez et al. (2018) determinaron la influencia del contenido gravimétrico de la humedad en el suelo, temperatura del aire, humedad relativa y precipitación sobre el potencial hídrico de cuatro especies arbustivas nativas (*Condalia hookeri*, *Cordia boissieri*, *Prosopis laevigata* y *Celtis pallida*) del MET. Encontraron que, en el período más húmedo, el potencial hídrico antes del amanecer varió de -0.96 MPa (*C. hookeri*) a -0.67 (*C. pallida*); por el contrario, en el período más seco, fluctuó de -2.92 MPa (*C. hookeri*) a -1.52 (*P. laevigata*). En tanto, al mediodía, *C. pallida* y *C. hookeri* presentaron el mayor (-1.07 MPa) y menor valor (-3.10 MPa), para los períodos húmedos y secos, respectivamente. La precipitación mostró una correlación positiva con el potencial hídrico al mediodía; mientras que el contenido gravimétrico de la humedad del suelo a diferentes profundidades con los potenciales hídricos antes del amanecer fue débil. Dado que *P. laevigata* y *C. pallida* mantuvieron altos valores en el potencial hídrico con bajos contenidos de humedad en suelo, pueden ser especies consideradas como tolerantes a la sequía.

2.2. Anatomía foliar de especies del Matorral Espinoso Tamaulipeco

Rodríguez et al. (2016), realizaron un estudio comparativo foliar que incluye la superficie de la hoja, la lámina de la hoja, el pecíolo y la venación, así como la anatomía de la madera de 30 especies leñosas del MET, en el noreste de México. Los autores encontraron una amplia variabilidad en los rasgos anatómicos tanto de la hoja como de la madera, los cuales podrían ser utilizados eficazmente en la delimitación taxonómica de las especies y la adaptación de las especies a ambientes xéricos. Por ejemplo, la ausencia o baja frecuencia de estomas en la superficie de la hoja, la presencia de células en empalizada largas y la presencia de vasos estrechos de xilema en la madera podrían estar relacionados con la adaptación de la especie a la sequía.

Rodríguez et al. (2017), realizaron un estudio comparativo para determinar la variabilidad en los rasgos anatómicos foliares y su relación con la delimitación taxonómica y la adaptación de las especies leñosas en ambientes xéricos.

Encontraron una gran variabilidad en los rasgos anatómicos con respecto al grosor de la cutícula, la presencia y ausencia de tricomas, la longitud de las células en empalizada y el grosor del tejido esponjoso, clasificando a las especies en función de la longitud y la compacidad de las células en empalizada para determinar su relación con la delimitación taxonómica y la adaptación de la especie a la condición de sequía. Determinaron que *Acacia wrightii*, *Acacia berlandieri*, *Helietta parvifolia*, *Karwinskia humboldtiana*, *Lantana macropoda*, *Prosopis laevigata* y *Zanthoxylum fagara* con células largas y compactas son más eficientes en la función fotosintética y adaptación a la sequía.

Qin et al. (2018), estudiaron las variaciones estacionales de las características morfológicas foliares y su relación con la adaptación a la sequía de dos especies tolerantes (*Quercus virginiana* y *Prosopis glandulosa*) y dos especies menos tolerantes a la sequía (*Celtis laevigata* y *Fraxinus americana*) en un área semiárida del sur de Texas, EE.UU. Demostraron que para las dos especies tolerantes a la sequía, *P. glandulosa* tiene un área foliar específica más alta y el área foliar más baja, lo que indica que *P. glandulosa* se adapta a un hábitat árido al disminuir el tamaño de sus hojas, reduciendo así la pérdida de agua. Mientras que la especie de hoja perenne (*Q. virginiana*) exhibió una mayor área foliar específica, por lo que se adapta a un ambiente árido a través del aumento del grosor de la hoja y por lo tanto reduce la pérdida de agua.

3. JUSTIFICACIÓN

En la actualidad, a causa del cambio climático, la evaluación de la adaptación de diferentes especies de plantas a situaciones de déficit hídrico como consecuencia de sequías prolongadas o extremas en diferentes ecosistemas de México, específicamente en ecosistemas áridos y semiáridos, ha tomado gran importancia debido a que la falta de agua es la principal problemática por la que se ve afectada su producción, desarrollo, crecimiento, distribución y supervivencia; en este sentido, es importante tener el conocimiento de los procesos ecofisiológicos y rasgos anatómicos foliares que desarrollan las especies para adaptarse a las condiciones adversas presentes como el déficit hídrico provocado por bajas precipitaciones a causa de las sequías.

Por lo anterior, el presente estudio pretende dar a conocer las relaciones hídricas y la anatomía foliar de cinco especies arbóreas nativas pertenecientes a un ecosistema semiárido, como el Matorral Espinoso Tamaulipeco, relacionándolas con las condiciones ambientales durante la época húmeda y de sequía, cuya finalidad es generar información de las respuestas que presentan las especies en relación a su estado hídrico y modificaciones del grosor de sus rasgos anatómicos foliares que les permite hacer frente y poder coexistir en este ecosistema. Debido a que en la actualidad es poca la información de la interacción entre la especie y las condiciones ambientales del sitio donde se desarrollan, lo que conlleva en ocasiones al fallo de programas como la restauración de áreas degradadas o de reforestación con especies no aptas para dichas condiciones.

Los resultados de la investigación permitirán seleccionar las o la especie que cuente con las mejores características ecofisiológicas y anatómicas foliares que les permita tolerar sequías y sean utilizadas en programas de reforestación y restauración, plantaciones comerciales, sistemas agroforestales o en actividades como el mejoramiento genético de las especies, para tener mayor éxito y una mayor productividad y por ende, mayores ingresos económicos a los dueños o

poseedores de los predios donde sean implementadas las prácticas anteriormente mencionadas.

4. HIPÓTESIS

Las relaciones hídricas y la anatomía foliar no difieren entre las especies durante la época húmeda y de sequía.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Caracterizar las relaciones hídricas y anatomía foliar de cinco especies arbóreas (*Diospyros texana*, *Celtis laevigata*, *Bumelia celastrina*, *Condalia hookeri* y *Havardia pallens*) nativas del Matorral Espinoso Tamaulipeco, en el sureste de Nuevo León.

5.1.1. Específicos

- Registrar variables ambientales (temperatura del aire, humedad relativa, déficit de presión de vapor y precipitación) de manera diurna y estacional.
- Determinar el contenido gravimétrico de la humedad del suelo a cinco diferentes profundidades (0-10, 10-20, 20-30, 30-40 y 40-50 cm).
- Determinar los potenciales hídricos (Ψ_h) diurnos (época húmeda y de sequía) y estacionales de cinco especies arbóreas nativas.
- Relacionar los potenciales hídricos con las variables ambientales.
- Caracterizar la estructura anatómica foliar de las cinco especies a ser estudiadas.

6. REVISIÓN DE LITERATURA

6.1. Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET)

En México, el MET es un ecosistema semiárido localizado en tres estados de la república (Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas) cubriendo una superficie de 25,569 km², ocupando el 1.3% del país (INEGI, 2005), conformado por una amplia diversidad de plantas (árboles y arbustos), principalmente especies deciduas o perennes que están caracterizadas por tener patrones de crecimiento ampliamente variables, diferente longevidad foliar, crecimiento muy dinámico y un desarrollo fenológico variable (González-Rodríguez y Cantú-Silva, 2001). El MET, es el ecosistema que ha sido históricamente el más utilizado y el más abundante en la zona semiárida del sureste de Nuevo León (García-Hernández y Jurado, 2008), donde se practican actividades silvoagropecuarias las cuales son importantes para la economía local del noreste de México (Alanís et al., 2015).

6.2. Relaciones hídricas

El agua es el principal componente para que las plantas desarrollen sus funciones y completen su ciclo de vida, cuyo contenido tiende a variar entre las especies, y entre sus diferentes órganos y tejidos (Márquez-Guzmán et al., 2013). Funge como disolvente de solutos esenciales para las plantas, por lo que es esencial en el transporte de nutrientes y metabolitos en toda la planta (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993). El transporte de los nutrientes se da cuando el agua en el suelo pasa por la planta para posteriormente llegar a la atmósfera en un continuo interconectado por una película de agua líquida, obedeciendo a un gradiente de diferente naturaleza en dependencia de la parte del continuo: de mayor a menor presión hidrostática (cuando no hay una membrana involucrada), de mayor (menos negativos) a menor potencial (más negativos) cuando hay una membrana semipermeable involucrada) y de mayor a menor presión parcial de vapor de agua de la planta hacia la atmósfera (Márquez-Guzmán et al., 2013).

En este sentido, las características fisicoquímicas y las propiedades únicas de la molécula del agua permiten la vida de las plantas, siendo las relaciones hídricas en combinación con las adaptaciones de las plantas al medio ambiente las que posibilitan que el agua se mueva del suelo a la planta para posteriormente llegar a la atmósfera (continuo suelo-planta-atmósfera) estableciendo el equilibrio entre el requerimiento de fijar CO₂ para mantener una adecuada fotosíntesis y la retención del agua para su supervivencia (Márquez-Guzmán et al., 2013).

En las plantas, las relaciones hídricas tienen un principio fisicoquímico, ya que para determinar el estado hídrico de una planta se utiliza simplemente el potencial hídrico (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993), el cual refleja la hidratación del tejido vegetal; por tanto, valores más cercanos a cero (menos negativos), indican que la planta cuenta con sus tejidos hidratados; por el contrario valores más lejanos a cero (más negativos), indican desequilibrio en su hidratación (Valladares et al., 2004). En este sentido, Márquez-Guzmán et al. (2013), dan un significado ecológico de las relaciones hídricas de las plantas, las cuales le ha favorecido para evolucionar en ambientes con baja disponibilidad hídrica, que les ha permitido generar al menos, dos mecanismos de adaptación a la sequía:

1. Las plantas que escapan a la sequía, como las anuales o efímeras, que pasan los períodos de sequía en forma de semilla.
2. Las plantas que resisten a la sequía evadiéndola o tolerándola.

Las plantas que evaden la sequía presentan una serie de adaptaciones morfológicas, anatómicas y bioquímicas que les permiten reducir la pérdida del agua; por ejemplo, barreras cuticulares, espinas, pubescencia, pérdida de hojas en época de sequía, entre otros; mientras, las que toleran la sequía presentan un potencial hídrico bajo que permite una resistencia protoplásmica y un mantenimiento de valores positivos en el potencial de turgencia aun a bajos potenciales hídricos, gracias a la síntesis de sustancias osmóticamente activas como la prolina, lo que se considera una ventaja adaptativa (Márquez-Guzmán et al., 2013).

6.2.1. El agua en el suelo

La forma en la que el agua llega al suelo puede ser en forma de precipitación, por mantos freáticos, neblinas, la cual es retenida en el suelo en relación a su estructura porosa, que en relación a su distribución y tamaño son capaces de retenerla por capilaridad, estos en combinación de la profundidad, determina el agua disponible que las plantas pueden utilizar (Passioura, 2010), donde son disueltos los nutrientes, sales solubles, compuestos orgánicos solubles y contaminantes, así como materia en suspensión, permitiendo su absorción por las raíces (López, 2005). En la práctica, los poros más grandes, $>50 \mu\text{m}$ de radio se disipan, poco después de que la lluvia los haya llenado, por lo que no contribuyen mucho al almacenamiento de agua. Estos evitan que la gravedad genere una succión que los efectos capilares no pueden soportar: por ejemplo, todos los poros mayores que $50 \mu\text{m}$ en el suelo que está en equilibrio con un nivel freático a un metro debajo de él. En ellos, el agua entra de forma rápida, ya que el flujo es mucho más rápido en los poros grandes que en los pequeños. En el otro extremo en la escala de succión, las plantas no pueden extraer mucha agua de poros muy pequeños de menos de $20 \mu\text{m}$ de diámetro (Passioura, 2010). En este sentido, el agua que llega al suelo puede seguir distintas vías de transporte: el agua de escorrentía (la que escurre sobre la corteza terrestre), el agua gravitacional (la que se infiltra por el efecto de gravedad) y el agua retenida (la que es retenida por las fuerzas capilares) dentro de la cual se encuentra el agua capilar, la única utilizable por las plantas (López, 2005). En este sentido, el tiempo que demora el período de crecimiento de las plantas es afectado por el agua disponible en el suelo. Por tanto, suelos con una alta capacidad de retención de agua permiten períodos de crecimiento más extensos debido a la posibilidad de proporcionar mayores cantidades de agua almacenada que los suelos con baja capacidad de retención (Shaxson y Barber, 2005).

6.2.2. El agua en la planta

El agua en plantas herbáceas ocupa entre el 80% y 90% (herbáceas) y más del 50% de las plantas arbóreas, afectando los procesos fisiológicos directa o indirectamente, por tanto, el agua es considerada como un nutriente para la planta como el dióxido de carbono y el nitrato (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 1993). En las plantas, durante el proceso de la fotosíntesis, el agua que se utiliza aproximadamente es el 0.01% de la cantidad total que contienen. Asimismo, este líquido funge como un disolvente para sales inorgánicas, azúcares y aniones orgánicos, constituyendo el medio donde se producen todas las reacciones bioquímicas (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013).

El agua en la planta es indispensable ya que se encarga del transporte de minerales, distribuyéndolos en toda la planta para los diferentes procesos fisiológicos. En las vacuolas de las células vegetales juega un papel importante, encargándose de ejercer presión sobre el protoplasma y la pared celular, que le permite a la planta mantener la turgencia en sus hojas, raíces y otros órganos. En algunas especies de plantas, la deshidratación de los tejidos por debajo de un nivel crítico puede producir cambios irreversibles, propiciando su muerte. En este sentido, la fisiología vegetal está enfocada en gran parte al estudio de las relaciones hídricas en las plantas (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013).

6.2.3. El continuo suelo-planta-atmósfera

El continuo suelo-planta-atmósfera, permite conocer cuáles son las diferentes implicaciones que intervienen al evaluar las relaciones hídricas para interpretar el balance hídrico de las plantas (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013). En primer lugar, el agua para llegar a la atmósfera pasa del suelo a través de la planta en estado líquido (suelo-planta); la cual como resultado de la transpiración aparece en forma gaseosa en la atmósfera (planta-atmósfera). Durante estos procesos, el agua que se encuentra en contacto con el sistema radicular asciende a través del tallo por los haces vasculares, para ser depositada en los órganos foliares, permitiéndole a las plantas mantener hidratadas sus células. En las relaciones

hídricas, durante el proceso de transpiración, los estomas ejercen el mayor control de corto plazo debido a que controlan la salida de agua que ocurre en respuesta a una demanda evaporativa (déficit de presión de vapor) entre el tejido foliar de la planta y el aire. El agua absorbida por la raíz de la planta está estrechamente ligada por la conductancia estomática afectando la transpiración por las hojas implicando un desequilibrio en el transporte de agua (Squeo y Leon, 2007).

Este concepto, generalmente es utilizado para describir los diferentes factores en el ambiente que afectan el transporte de agua a través de las plantas que implica transportar el agua que se encuentra en el suelo hasta la atmósfera, siendo la sequía el principal fenómeno que provoca respuestas negativas en las plantas como un aumento en la resistencia al flujo de agua hacia las raíces, implicando una disminución en el potencial hídrico. En otro sentido, la aireación deficiente del suelo y una disminución en su temperatura propician a que las raíces presenten resistencia al flujo del agua; por otro lado, al incrementarse la temperatura del tejido foliar y del aire, la transpiración tiende a incrementar. De igual manera, en las plantas un cierre estomático disminuye la difusión del vapor por las hojas (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013).

El continuo suelo-suelo-planta-atmósfera en las relaciones hídricas en las plantas, debe ser aplicado de igual manera al estudiar la pérdida de agua por transpiración, así como al considerar en el proceso de absorción y el transporte del agua (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013).

6.2.4. Potencial hídrico

Por lo general, el estado hídrico en una planta se mide en términos del potencial hídrico, definido como la diferencia entre el potencial químico del agua en cualquier punto de un sistema y el potencial del agua pura en condiciones estándar (Márquez-Guzmán et al., 2013). Este potencial hídrico es posible medir siempre y cuando exista diferencia entre el potencial termodinámico del punto donde se encuentra el agua al que va a ser transportado. En general, el potencial

hídrico constituye la suma de diferentes fuerzas de diversos orígenes (osmótica, capilar, de imbibición, turgente, entre otras) que están en función de los tejidos vegetales (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013).

El potencial hídrico, es en otras palabras, el trabajo que habría que aplicar a una unidad de masa (agua) dentro de los tejidos de una planta, para llevarla de un punto (estado de unión) a otro (estado de referencia), correspondiente al del agua pura (cero solutos). El valor de referencia siempre mantendrá un valor de cero; por tanto, el valor de los potenciales hídricos del agua ligada serán negativos, debido a que debe suministrarse un trabajo para poder llevar el agua ligada a un potencial igual a cero (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2013).

El momento considerado más apto para la medición del potencial hídrico es antes del amanecer, debido a que en este momento la planta ha recuperado la pérdida de agua del día anterior y se considera que esta en equilibrio con el estado hídrico del suelo. A través del xilema, los vasos y las traqueidas, el agua asciende el flujo masivo, manteniendo un gradiente del potencial hídrico; sin embargo, para que este fenómeno ocurra, las raíces deben tener menor potencial que el suelo, el tallo menor potencial que el de las raíces, las hojas menor que el del tallo y la atmósfera menor potencial que el de las hojas (Taiz y Zeiger, 2006).

El potencial hídrico es el resultado de la suma algebraica del potencial osmótico, potencial matricial y el potencial de presión (Taiz y Zeiger, 2006).

El potencial osmótico (Ψ_s), es generalmente usado para representar la concentración de solutos existentes en la vacuola de las células, que causa una disminución de la energía libre del agua y siempre mostrando valores negativos. Entre más sea la cantidad de solutos, el Ψ_s aumentará, haciéndose más negativo. Cuando existen factores que afecten el potencial hídrico, el agua se transportará de lugares con una concentración baja de solutos a lugares de concentración alta. En el agua pura, el Ψ_s es cero, debido a que no presenta solutos (Taiz y Zeiger, 2006).

El potencial matricial (Ψ_m), relaciona las fuerzas que retienen las moléculas de agua. Dicha retención se da principalmente en las matrices sólidas y coloidales. Las matrices están constituidas por un material coloidal en el suelo y por las paredes celulares de la planta. Los resultados que se obtienen al determinar este potencial muestran en ocasiones valores nulos, pero lo normal es que sean negativos (Taiz y Zeiger, 2006).

El potencial de presión (Ψ_p), es originado en relación con la presión ejercida desde el interior de la vacuola, en el momento que se satura de agua, en ese momento el agua se mueve a las paredes celulares, hasta llegar a la vacuola, en ese momento el estado energético del agua aumenta, generando presión, la cual es registrada como el Ψ_p , adquiriendo valores positivos (Taiz y Zeiger, 2006).

6.3. Anatomía foliar

Las hojas están típicamente conformadas por una cutícula, epidermis, un tejido parenquimático llamado mesófilo (parénquima en empalizada y parénquima esponjoso) y un sistema vascular (xilema y floema) (Oguchi et al., 2018), que en ocasiones presentan modificaciones en su estructura dependiendo de las condiciones ambientales como disponibilidad de agua, nutrientes y bajas o altas temperaturas (Ramírez y Goyes, 2005). En la mayoría de las especies dicotiledóneas denominan hojas bifaciales, que muestran lado adaxial (parte superior) de la hoja y el lado abaxial (parte inferior). Las capas de células estrechamente ligadas forman la epidermis, que se desarrolla a partir de los meristemas adaxial y abaxial formando los dos lados distintos de una hoja. Asimismo, existen parénquima en empalizada (lado adaxial) y parénquima esponjoso (lado abaxial) que forman el mesófilo ubicado entre las dos capas epidérmicas que se desarrolla a partir de los meristemas (Oguchi et al., 2018).

6.3.1. Cutícula

En la mayoría de las especies que habitan ecosistemas semiáridos y áridos, la epidermis de la hoja se encuentra cubierta por una capa llamada cutícula. La

cutícula está constituida de ácidos grasos o de cera impermeable que se une a la pared de las células epidérmicas mediante una lamela de pectina (Ramírez y Goyes, 2005). Cuenta con mayor grosor en la zona adaxial o en las partes que recibe mayor luminosidad y su función es evitar la pérdida de humedad de los tejidos internos de la hoja (Rueda, 2003) así como proteger a la hoja de daños mecánicos y amenazas bióticas como ataque por patógenos o herbívoros (Onoda et al., 2012).

6.3.2. Epidermis adaxial

La epidermis adaxial se encuentra conformada por células uniestratificadas revestidas de cutícula (en las hojas gruesas la epidermis es pluriestratificada). La epidermis presenta color verde intenso y se halla expuesta continuamente a la radiación directa; en algunas especies presenta células especializadas que forman los estomas y tricomas (Ramírez y Goyes, 2005), cumple la función de cubrir toda la superficie de la hoja evitando la desecación y el ataque de patógenos (Rueda, 2003).

6.3.3. Epidermis abaxial

Formada en la mayoría de las veces por una sola capa de células rectangulares, delgadas y sin clorofila. Presenta una gran cantidad de aberturas llamadas estomas, cuyas células en ocasiones carecen de cutina, pero en cambio presentan cloroplastos (Ramírez y Goyes, 2005).

6.3.4. Tejido en empalizada

Es un tejido que en la mayoría de las especies está situado normalmente bajo la epidermis adaxial, rico en cloroplastos; formado por células que tiene forma oblonga que están densamente empaquetadas (Nakata y Okada, 2013), muy juntas, dispuestas perpendicularmente a la superficie en una o más filas y con espacios intercelulares entre ellas muy pequeños (Ramírez y Goyes, 2005). Es el tejido donde se desarrolla con mayor intensidad el proceso de la fotosíntesis (Rueda, 2003).

6.3.5. Tejido esponjoso

El tejido esponjoso se encuentra situado por debajo del tejido en empalizada hacia la cara inferior de la hoja. Está conformado por células irregulares que tienen espacios de aire entre ellas (Nakata y Okada, 2013) contiene menos cloroplastos, es menos compacto, separadas por grandes espacios intercelulares que se comunican directamente con los estomas a través de las cámaras subestomáticas situadas por debajo de ellos. Dicho tejido está estrechamente relacionado con el intercambio de gases al interior y exterior de la hoja (Ramírez y Goyes, 2005).

6.3.6. Estomas

Son aberturas epidérmicas de los órganos verdes epigeos de las plantas que comunican el interior con el exterior. Reciben también el nombre de aparato o complejo estomático y sirven para regular la liberación de gases y vapor de agua por transpiración. En las plantas leñosas, los estomas se localizan en la superficie inferior de la hoja (hipostomáticas); las plantas herbáceas presentan los estomas en ambas superficies (anfistomáticas). En gramíneas xerofíticas con hojas enrolladas los estomas se localizan en la superficie superior (epistomáticas) (Ramírez y Goyes, 2005).

6.4. Mecanismos de las plantas para resistir la sequía

6.4.1. Escapar de la sequía

Es la estrategia que siguen las especies que tratan de completar su ciclo vital en la época húmeda, quedando en forma de latencia en la estación seca, produciendo semillas u órganos protegidos, adelantando la floración evitando la estación seca. Asimismo, hay plantas que entran en dormancia vegetativa parcial durante el verano o que poseen órganos subterráneos como bulbos (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

6.4.2. Evitar la sequía

Otras especies siguen estrategias para evitar la pérdida excesiva de agua o para almacenarla como la reducción de su área foliar, presentando senescencia o abscisión en sus hojas, cierre estomático, presencia de cutícula gruesa, disminución de la transpiración, almacenamiento de agua y mantenimiento de la absorción de agua (Taiz y Zeiger, 2006; Azcón-Bieto y Talón, 2008).

6.4.3. Tolerar la sequía

Las plantas consiguen tolerar la sequía manteniendo la turgencia gracias al ajuste osmótico. La turgencia permite el desarrollo de los procesos habituales de la planta. La disminución en el potencial hídrico que genera la sequía (entre otros factores de estrés) hace que la planta sintetice compuestos osmoprotectores que pueden promover la retención de agua en el citoplasma o estabilizar las membranas (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Las plantas se pueden clasificar en dos grupos según el grado de desecación que son capaces de tolerar:

Poiquilohídricas: Aquellas cuyos protoplasmas son capaces de soportar deshidrataciones y rehidrataciones sin sufrir daño, porque no se vean afectadas o porque sean capaces de recuperarse fácilmente. En este grupo encontramos líquenes, musgos, algas, helechos y algunas plantas vasculares (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

Homeohídricas: Las plantas vasculares conforman el mayor porcentaje de este grupo. No son capaces de soportar potenciales hídricos muy bajos causando en ellas daños irreversibles. Que estas plantas toleren o no la desecación depende, entre otros factores, de la acción del ácido abscísico y de la síntesis o no de proteínas de deshidratación (Azcón-Bieto y Talón, 2008).

7. MATERIALES Y MÉTODOS

7.1. Área de estudio

La presente investigación fue realizada en un fragmento del Matorral Espinoso Tamaulipeco (MET) en el campo experimental de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma de Nuevo León, en el sureste de Nuevo León, localizado en las coordenadas geográficas 24°46'43" LN y 99°31'39" LO a una elevación de 370 msnm (Figura 1).

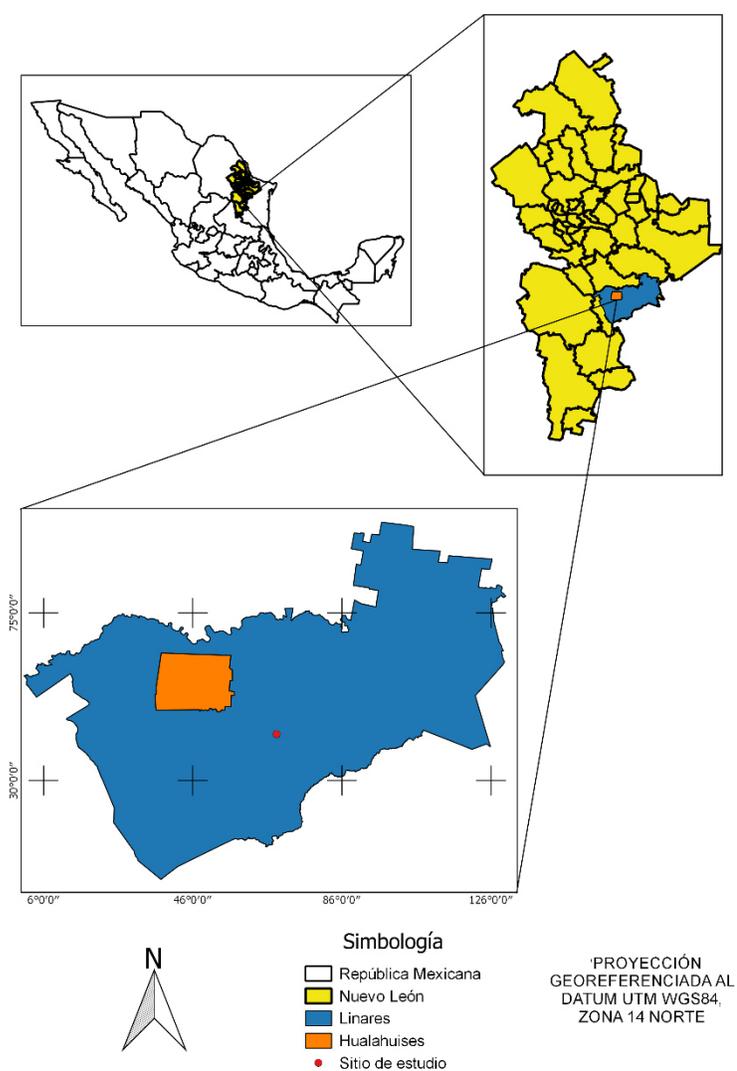


Figura 1. Ubicación del sitio de estudio.

El tipo de clima en el sitio de estudio es semiárido (BSh), con presencia de lluvias entre los meses de abril a noviembre y un período de sequía (canícula) donde se presentan temperaturas hasta de 45°C. En general, la temperatura promedio varía de 14.7°C a 22.3°C (García, 1988), con una precipitación promedio anual de 695 mm y un suelo arcilloso limoso (Yáñez-Díaz et al., 2017). En general, la principal vegetación existente en el área de estudio se considera matorral espinoso tamaulipeco (González-Medrano, 2004).

7.2. Selección de las especies de estudio

La selección de las especies se realizó en relación con su importancia ecológica y económica, y el uso que se les da a las especies arbóreas nativas del Matorral Espinoso Tamaulipeco; en este sentido, se seleccionaron específicamente cinco especies, las cuales fueron: *Diospyros texana* Scheele. (Ebenaceae), *Celtis laevigata* Willd. (Ulmaceae), *Bumelia celastrina* Kunth (Sapotaceae), *Condalia hookeri* M.C. Johnst (Rhamnaceae) y *Havardia pallens* (Benth.) Britton and Rose (Fabaceae).

7.3. Descripción de las especies de estudio

7.3.1. *Diospyros texana* Scheele. (Ebenaceae)

Conocido comúnmente como chapote negro, es una especie arbórea nativa que alcanza hasta 12 metros de altura, está constituido por un tronco y ramas de corteza color grisácea lisa y exfoliable. Sus hojas son rígidas, oblongas-ovovadas de uno a dos centímetros de largo. Presenta flores masculinas y femeninas de color amarillo pardo de 8 a 12 milímetros de largo, las cuales están en árboles separados. Su fruto es negro, pulposo, pubescente y con un sabor dulce. El aprovechamiento principal de esta especie es para utilizar su madera en la construcción (Alanís et al., 1996) (Figura 2).



Figura 2. *Diospyros texana* Scheele. (Ebenaceae).

7.3.2. *Celtis laevigata* Willd. (Ulmaceae)

Especie arbórea nativa conocida comúnmente como palo blanco, puede crecer hasta 25 metros en altura y un tallo de hasta un metro de diámetro. Tiene una amplia copa formada por ramas extendidas. La corteza es de color gris claro y puede ser liso o recubierta de verrugas de corcho. Las hojas son alternadas, simples, y un poco dentadas de color verde pálido que pueden medir de dos a cuatro centímetros de ancho y de cuatro a ocho centímetros de largo. Sus flores aparecen justo antes o con las hojas en la primavera y sus frutos tienen una piel gruesa de color naranja hasta marrón rojizo. Es una fuente importante de alimento para ciertas aves y mamíferos como el venado cola blanca. Los principales usos que se le da a la especie son como árbol ornamental y maderable, elaborando muebles y en ocasiones contrachapado (Houck y Anderson, 2009) (Figura 3).

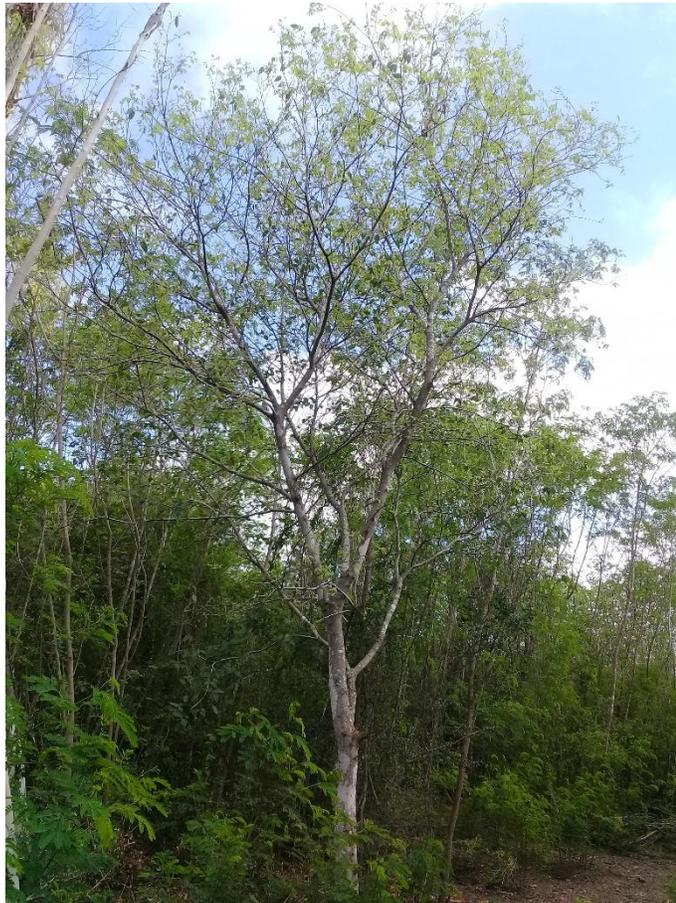


Figura 3. *Celtis laevigata* Willd. (Ulmaceae).

7.3.3. *Bumelia celastrina* Kunth (Sapotaceae)

Conocida en el noreste de México como coma, es una especie arbórea nativa de tres a nueve metros de altura, con un tronco de 20 cm de diámetro. Es una especie siempre verde con hojas elípticas, alternas de color verde oscuro de dos centímetros de ancho por cuatro centímetros de largo que generalmente persisten al menos dos años. Los extremos de las ramillas tienen largas espinas afiladas. Las flores son blanco verdosas y su fruto de color morado oscuro es una drupa cilíndrica elipsoide. Donde existe ganado, este árbol es utilizado como fuente de forraje. En las ciudades es utilizada como una planta de ornato, así como para la fabricación de muebles debido a que la madera tiene la característica de ser dura y resistente (Lascurain et al., 2010) (Figura 4).



Figura 4. *Bumelia celastrina* Kunth (Sapotaceae).

7.3.4. *Condalia hookeri* M.C. Johnst (Rhamnaceae)

Es una especie arbórea nativa conocida comúnmente como brasil que alcanza hasta siete metros de altura con ramificaciones que general mente tienen entre 10 a 35 centímetros de longitud, delgadas y robustas, en ocasiones rectas. Hojas alternas lisas de color verde amarillento (haz) y verde olivo (envés) generalmente con fascículos de dos a cuatro, las hojas general mente cuentan con la parte ancha en el ápice, de 15 a 20 milímetros de longitud por 8 a 12 milímetros de ancho. Sus flores general mente se agrupan en fascículos de dos a tres. Su fruto es de color negro, en forma de globo de cuatro a cinco milímetros de longitud que en su interior tiene de una a dos semillas. Es una especie que funge como hábitat para la vida silvestre ya que proporciona una cobertura densa. Su fruta es consumida por diferentes especies de fauna silvestre como el zorro gris, el mapache y varias aves (Fernández-Nava et al., 2013) (Figura 5).

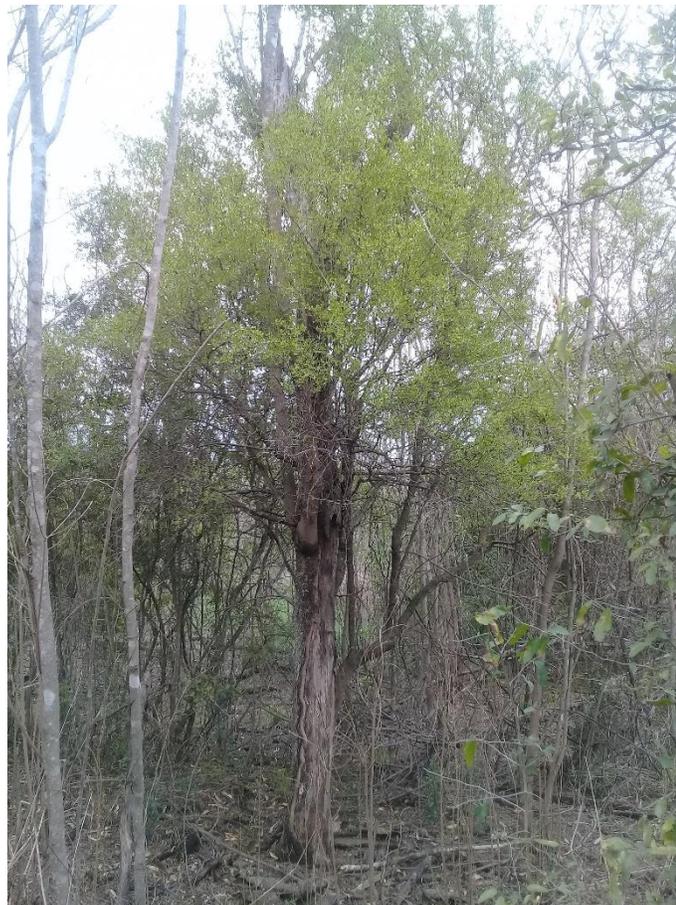


Figura 5. *Condalia hookeri* M.C. Johnst (Rhamnaceae).

7.3.5. *Havardia pallens* (Benth.) Britton and Rose (Fabaceae)

Es considerada una especie arbórea nativa mejor conocida como tenaza, con alturas de cinco a ocho metros. Su follaje está constituido por hojas bipinnadas compuestas por folíolos de 4 a 5 mm de largo de color verde pálido. Cuenta con una corteza color gris-pardo clara y espinosa. Sus flores son color blanco que se presentan en conjuntos globulosos y su fruto es una vaina delgada de color verde pálido. La especie es empleada en actividades de apicultura debido a su abundante floración y su madera es utilizada en fabricación de sillas y artículos artesanales (Alanís et al., 1996) (Figura 6).

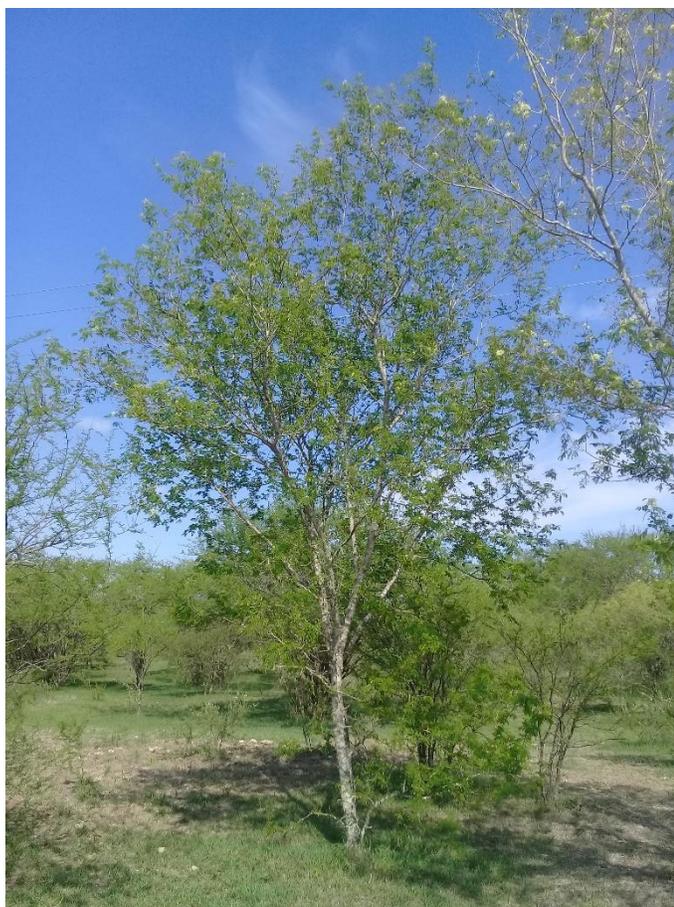


Figura 6. *Havardia pallens* (Benth.) Britton and Rose (Fabaceae)

7.4. Relaciones hídricas

7.4.1. Procedimiento de muestreo

Para cada especie, en una superficie de 2500 m² fueron seleccionados cuatro individuos (repeticiones) de cada especie arbórea con características fenotípicas y dasométricas similares, con estado fitosanitariamente sano y sin daños mecánicos, los cuales fueron debidamente etiquetados con su nombre común y su número de repetición para que pudieran ser remedidos posteriormente (Krug, 2017). Lo mencionado con anterioridad fue para evitar sobre estimaciones de las mediciones realizadas para cada especie.

7.4.2. Determinación del potencial hídrico

La medición del potencial hídrico se realizó de manera estacional en un período de un año (Septiembre de 2017 a Septiembre de 2018) a intervalos de 15 días (antes del amanecer y al mediodía) y de manera diurna a intervalos de dos horas (entre las 06:00 horas y las 18:00 horas) durante la época húmeda y época de sequía.

Para la determinación del potencial hídrico, de cada uno de los individuos seleccionados, se tomó una ramilla terminal de la parte media y de la misma parte de la copa, con diámetro menor a 0.5 cm con hojas maduras, totalmente expandidas y sanas (Krug, 2017). Dicho potencial se midió usando la cámara de presión Scholander (Modelo 3005, SoilMoisture Equipment) (Scholander et al., 1965) en la cual fue utilizado gas nitrógeno (N₂) de alta pureza como fuente de presuración (Ritchie y Hinckley, 1975). Dichas mediciones se efectuaron en campo una vez cortada la ramilla terminal de cada individuo entre 10 y 15 segundos. Este método consiste en aplicar una presión neumática positiva al tejido para aumentar su potencial. Esta se aplica hasta producir exudación del agua del tejido en la superficie escindida de la ramilla. En el momento de conseguir la exudación se considera que la presión en el xilema es igual a la presión atmosférica y el valor aplicado será negativo del potencial del tejido

(Muraoka y Tzi, 2000). Este método fue repetitivo para determinar el potencial hídrico diurno y estacional.

7.4.3. Determinación del contenido gravimétrico de la humedad del suelo

En las diferentes fechas de muestreo a cinco diferentes profundidades (0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm, 30-40 cm y 40-50 cm) se extrajeron muestras de suelo para la determinación su contenido gravimétrico de la humedad. Las muestras a las cinco profundidades fueron extraídas con utilizando una barrena tipo Veihmeyer (Modelo 215, SoilMoisture Equipment Corp.). Las muestras extraídas fueron lo más cerca a los individuos seleccionados.

Las muestras de suelo extraídas fueron depositadas en un crisol de aluminio limpio y rotulado, considerando cuatro repeticiones por profundidad, una vez terminada la recolecta de las muestras se trasladaron al laboratorio de Química de la Facultad de Ciencias Forestales de la UANL para posteriormente realizar el cálculo del contenido gravimétrico de la humedad del suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco) (González Rodríguez et al., 2018).

Las muestras de suelo colectadas fueron introducidas una estufa de secado (Modelo 16EG, Gravity Convection Oven) a una temperatura de 105°C durante 72 horas hasta conseguir el peso seco del suelo (Taylor y Ashcroft, 1972). El contenido de gravimétrico de la humedad del suelo se determinó con la ecuación 1 (López, 2005):

$$\theta_g = \frac{(PB + Psh) - (PB + Pss)}{(PB + Pss) - (PB)} \quad (1)$$

Dónde:

θ_g = Contenido gravimétrico de la humedad del suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco).

PB = Peso del crisol con tapa (g).

Psh = Peso húmedo del suelo (g).

PB + Psh = Peso del crisol más el suelo húmedo (g).

Pb + Pss = Peso del crisol más el suelo seco (g).

7.4.4. Obtención de las variables ambientales

Para cada fecha de muestreo se obtuvieron variables ambientales de manera mensual, estacional (antes del amanecer y al mediodía) y diurna (cada dos horas), las cuales fueron: precipitación (mm), temperatura del aire (°C) y humedad relativa (%). El período de estudio fue del 1 de septiembre de 2017 al 19 de septiembre de 2018. Estos valores se obtuvieron de la estación meteorológica de la Facultad de Ciencias Forestales de la UANL ubicada a 250 metros del área de estudio.

Asimismo, se determinaron los valores del déficit de presión de vapor (kPa) utilizando los valores de la temperatura del aire y humedad relativa. Para los cálculos del déficit de presión de vapor se utilizó la ecuación de Penman Monteith (2) (Howell y Dusek, 1995), que utiliza el valor de la presión de vapor de saturación (3) y la presión de vapor real del aire (4) (Allen, 2006):

$$DPV = PV_{sat} - PV_{air} \quad (2)$$

$$PV_{sat} = 0.61078 e^{\left[\frac{17.27 * T(^{\circ}C)}{237.3 + T(^{\circ}C)} \right]} \quad (3)$$

$$PV_{air} = \left(\frac{HR}{100} \right) * PV_{sat} \quad (4)$$

Dónde:

DPV = Déficit de presión de vapor (kPa).

PV_{sat} = Presión de vapor de saturación.

PV_{air} = Presión de vapor real del aire.

T = Temperatura (°C).

HR = Humedad relativa (%).

7.5. Anatomía foliar

7.5.1. Obtención del material vegetal foliar

En la copa, específicamente de la parte media, de los cuatro individuos seleccionados por especie se muestrearon cuatro hojas expuestas, maduras, sin daños y debidamente expandidas en diferentes exposiciones (Norte, Sur, Este, Oeste) siendo un total de 16 hojas por especie. En el caso de *Havardia pallens* que cuenta con hojas compuestas se colectaron folíolos de la parte central

(Araque et al., 2009). Las hojas colectadas fueron depositadas en bolsas de papel debidamente etiquetadas con el número de repetición, número de hoja y nombre común para posteriormente introducirlas en una hielera para evitar su deshidratación. Las hojas inmediatamente después de la colecta se trasladaron al laboratorio de Micología de la Facultad de Ciencias Forestales de la UANL para posteriormente realizar las mediciones correspondientes. Cabe señalar que el muestreo se realizó durante la época húmeda Abril-Junio (6 Junio de 2018) y época de sequía Julio-Agosto (24 de agosto de 2018).

7.5.2. Preparación del material foliar

De las hojas colectadas, se obtuvo la porción central (muestra) para posteriormente ser depositados en frascos debidamente etiquetados con solución de FAA (10 % de Formalina, 5% de Ácido acético, 50% de Alcohol etílico al 95% y 35% de Agua destilada) durante 48 horas (Johansen, 1940). Para la determinación de las longitudes de los diferentes rasgos anatómicos, de cada muestra se realizaron cinco cortes transversales a mano alzada con una navaja de afeitar y con ayuda de un estereoscopio (Leica, Modelo EZ4 HD), los cuales fueron aclarados en una solución de cloro al 10% durante 20 minutos, para posteriormente ser colocados en un portaobjetos, cubrirlos con glicerina fenolada al 50% y sellados con un cubreobjetos (Jensen, 1962).

Para la determinación del largo y ancho del estoma, así como la densidad estomática (número de estomas·mm⁻²) se empleó el método de impresiones, el cual consiste en colocar una capa delgada de barniz de uñas transparente en la epidermis abaxial, dejándola secar entre 15 y 20 minutos, para posteriormente ser desprendida con una aguja de disección y colocada en un portaobjetos, cubriéndolo con glicerina fenolada al 50% y siendo cubierta con un cubreobjetos (Alfaro y Kohashi, 1976).

7.5.3. Observaciones y mediciones anatómicas

Con la ayuda de un microscopio (Carl Zeiss, Modelo Axiostar Plus) con ocular izquierdo micrométrico, se realizaron mediciones de los cortes transversales y las

impresiones de la epidermis abaxial debidamente preparados. Dichas mediciones se realizaron con el objetivo de 40x, de las cuales se tomaron microfotografías con una cámara digital Cannon integrada al microscopio.

7.5.3.1. Corte transversal

De los cinco cortes transversales realizados por muestras, se seleccionó el mejor donde se distinguieran los diferentes tejidos internos foliares. Una vez seleccionado, se procedió a medir el grosor (μm) de la cutícula adaxial, de la epidermis adaxial, del parénquima esponjoso, del parénquima en empalizada, de la epidermis abaxial, la cutícula abaxial y el grosor total foliar con la ayuda del ocular micrométrico.

7.5.3.2. Superficie abaxial (largo y ancho del estoma y densidad estomática)

El largo y ancho de los estomas (μm) de las diferentes especies fueron determinados en estomas cerrados. La densidad estomática fue determinada realizando un conteo de los estomas existentes en una superficie de 0.5 mm^2 (superficie del objetivo 40x) cuyo resultado fue multiplicado por dos para obtener el número de estomas por mm^2 .

7.6. Análisis estadístico

Los datos, tanto de los potenciales hídricos (estacionales y diurnos) como los anatómicos foliares, fueron sujetos a las pruebas de homogeneidad de varianzas (Levene) y normalidad (Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk), siguiendo lo descrito por Brown y Forsythe (1974), con la finalidad de establecer el uso de estadísticas paramétricas o no paramétricas. Dado que los datos no cumplieron con los supuestos de presentar una distribución normal y homogeneidad de varianzas, se optó por usar estadística no paramétrica.

Para encontrar diferencias significativas en el contenido gravimétrico de la humedad del suelo entre las diferentes profundidades, el potencial hídrico estacional (en las diferentes fechas de muestreo), diurno (época húmeda y de

sequía) y en los parámetros anatómicos foliares (época húmeda y de sequía) entre las especies se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$) (Ott, 1993).

Con la finalidad de detectar la relación entre los potenciales hídricos estacionales y diurnos con respecto a las variables ambientales, y la relación entre los parámetros anatómicos de cada especie se determinaron los coeficientes de correlación de rangos de Spearman (r_s (ρ_s)) ($p \leq 0.05$) (Ott, 1993).

Se utilizó la prueba de Mann-Whitney U ($p \leq 0.05$) para detectar diferencias significativas en los potenciales hídricos y los parámetros anatómicos foliares entre la época húmeda y de sequía (Ott, 1993).

Todos los procesos estadísticos se realizaron en el paquete estadístico SPSS (Statistical Package for the Social Sciences, por sus siglas en inglés, version 22. SPSS Inc., IL, USA).

8. RESULTADOS

8.1. Relaciones hídricas

8.1.1. Variables ambientales

8.1.1.1. Temperatura del aire

De manera mensual, en el sitio de estudio la temperatura del aire presentó valores absolutos máximos que oscilaron entre 29.2°C (Ene) y 43.4°C (Jul); por otra parte, los valores de la media variaron de 11.7°C (Ene) a 29.1°C (Jul), mientras que la absoluta mínima fluctuó de -2.8°C (Ene) a 21.2°C (Jun) (Figura 7). Para las diferentes fechas de muestreo, la temperatura mínima y máxima registrada a las 06:00 horas fue de -2°C (Ene-12) y 24.2°C (Jul-27), respectivamente, mientras que a las 14:00 horas, el valor mínimo fue de 10.9°C (Dic-16) y el máximo de 42.3°C (Ago-24) (Figura 8).

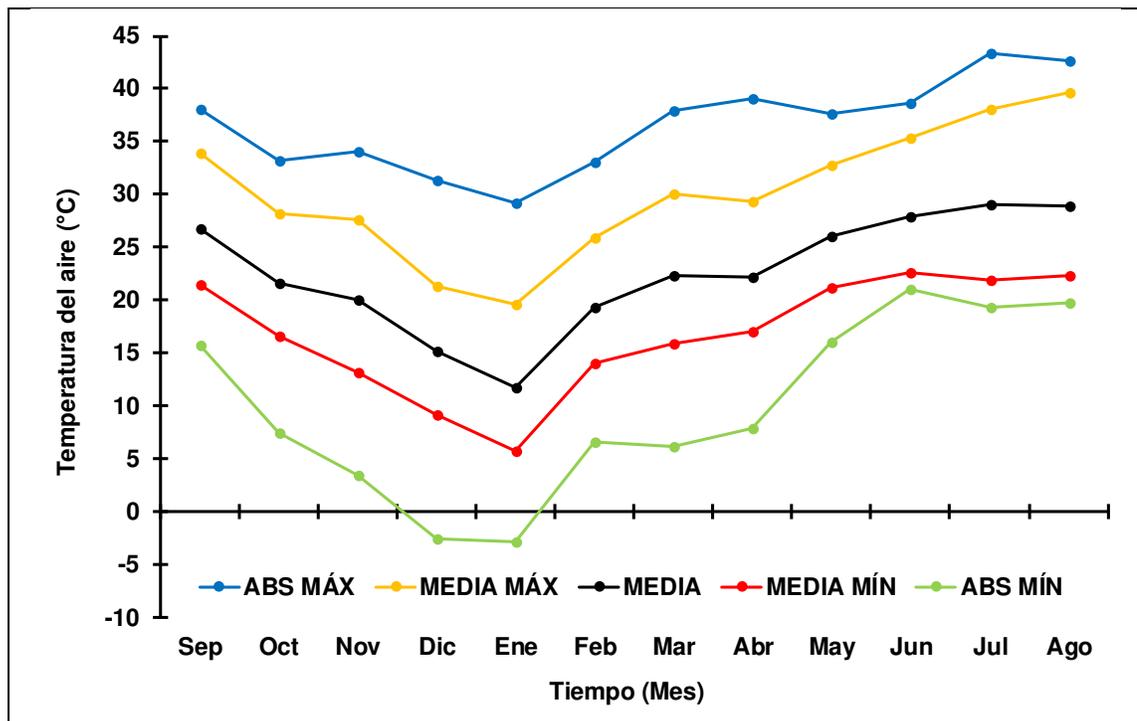


Figura 7. Temperatura del aire, absoluta máxima, media máxima, media, media mínima y absoluta mínima mensual registradas durante el período de muestreo en el sitio de estudio.

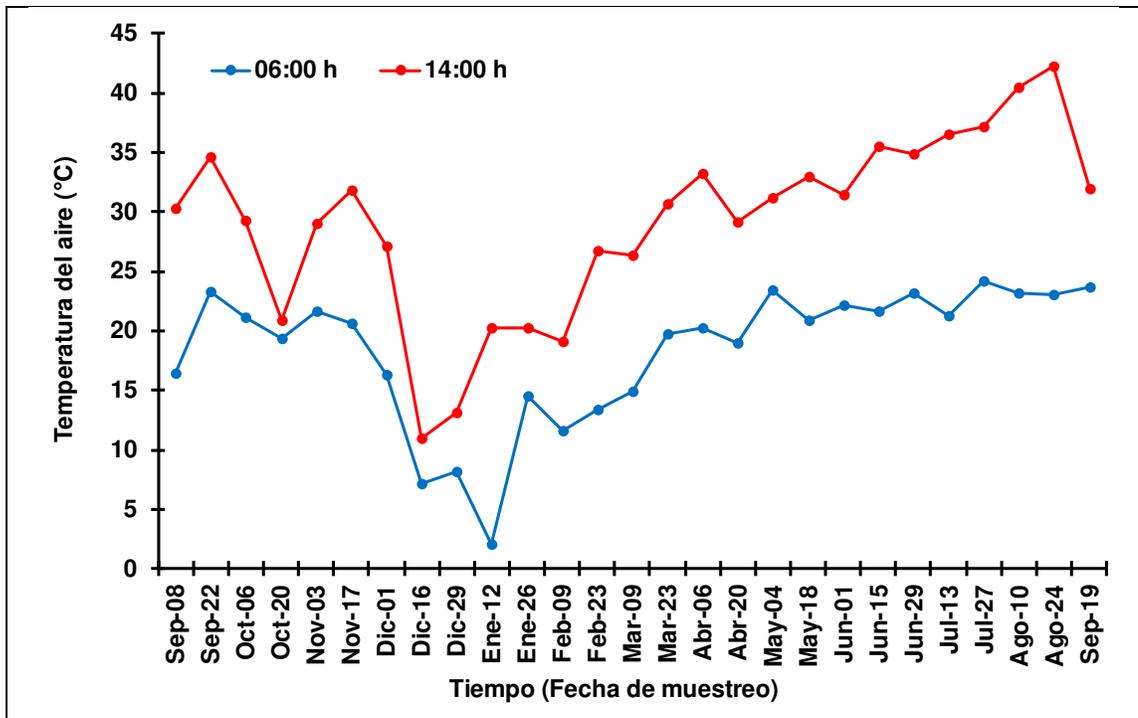


Figura 8. Temperatura del aire registrada a las 06:00 h y 14:00 h en las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio.

8.1.1.2. Humedad relativa

Los valores de la humedad relativa registrados de manera mensual mostraron valores absolutos máximos que fluctuaron de 96% (Oct) al 100% (Nov, Dic, Ene), una media cuyos valores estuvieron entre 63% (Ago) y 81% (Oct) y valores absolutos mínimos que variaron de 9% (Abr) a 31% (May) (Figura 9). Los valores para la humedad relativa en las diferentes fechas de muestreo a las 06:00 horas mostró valores mínimos de 79% (Feb-09) y máximos de 100% (Dic-29), mientras que a las 14:00 horas, el valor mínimo fue de 19.4% (Ago-24) y el máximo de 90.48% (Dic-29) (Figura 10).

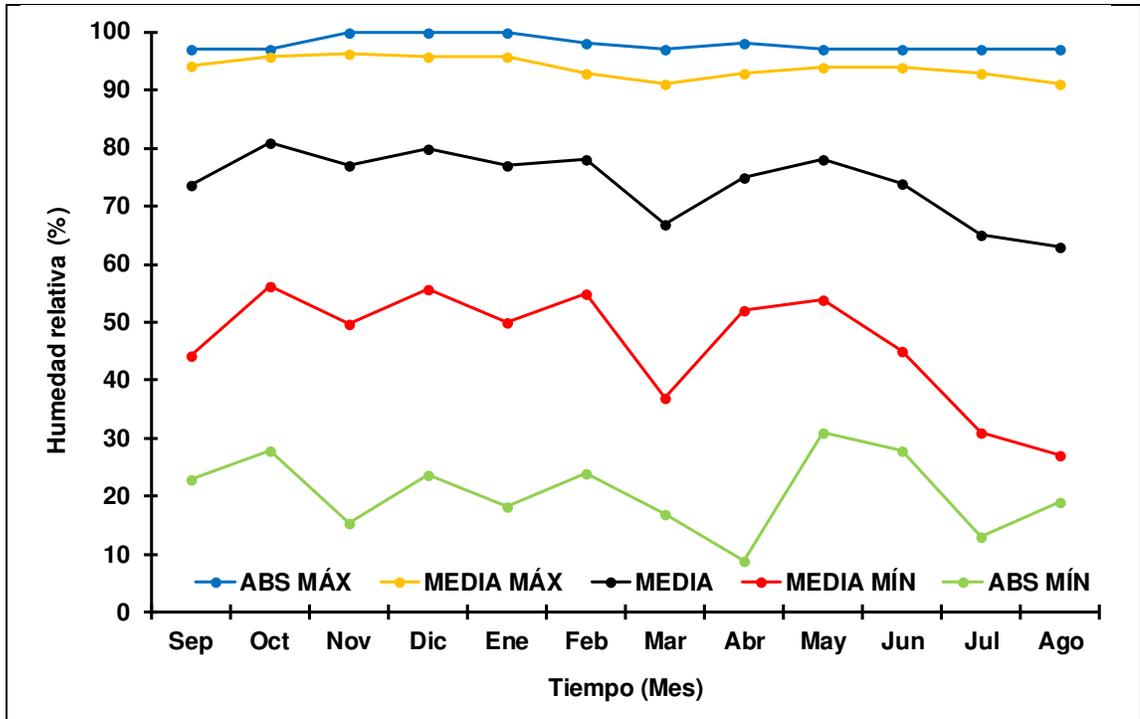


Figura 9. Humedad relativa, absoluta máxima, media máxima, media, media mínima y absoluta mínima mensual registradas durante el período de muestreo en el sitio de estudio.

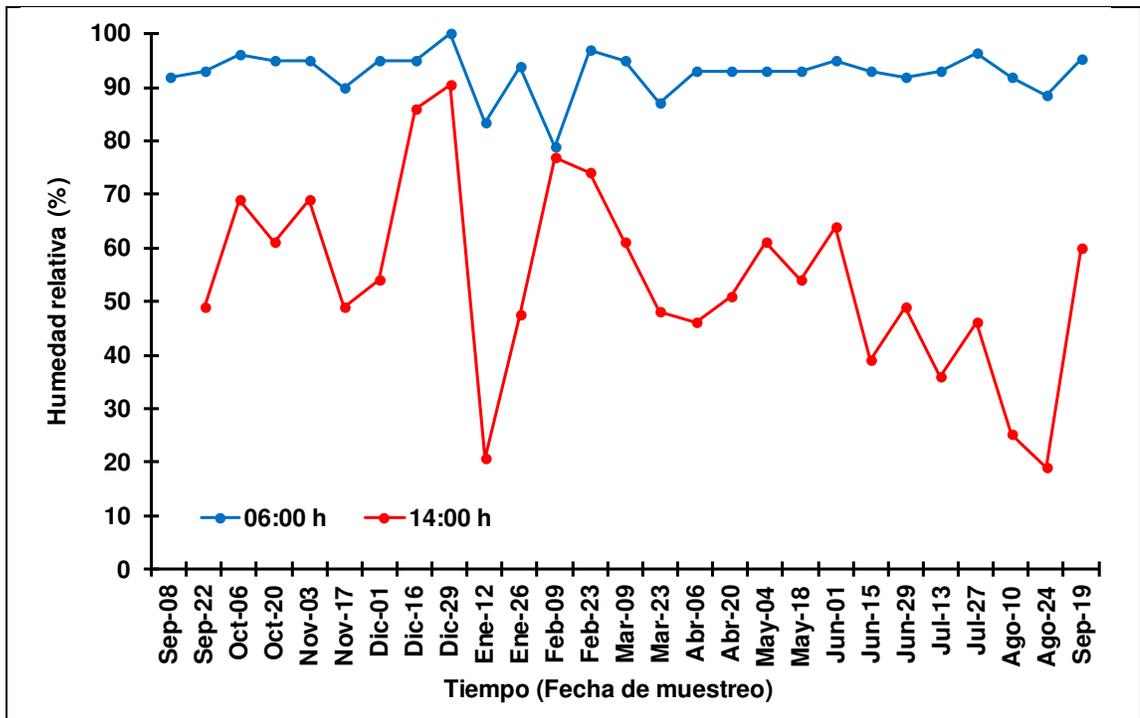


Figura 10. Humedad relativa registrada a las 06:00 h y 14:00 h en las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio.

8.1.1.3. Déficit de presión de vapor

Durante las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio, se observaron valores para las 06:00 horas que fluctuaron de 0 kPa (Dic-29, Feb-23) a 0.3 kPa (Feb-09, Mar-23 y Ago-24), mientras que las fluctuaciones a las 14:00 horas estuvieron entre 0.1 kPa (Dic-29) y 6.7 kPa (Ago-24) (Figura 11).

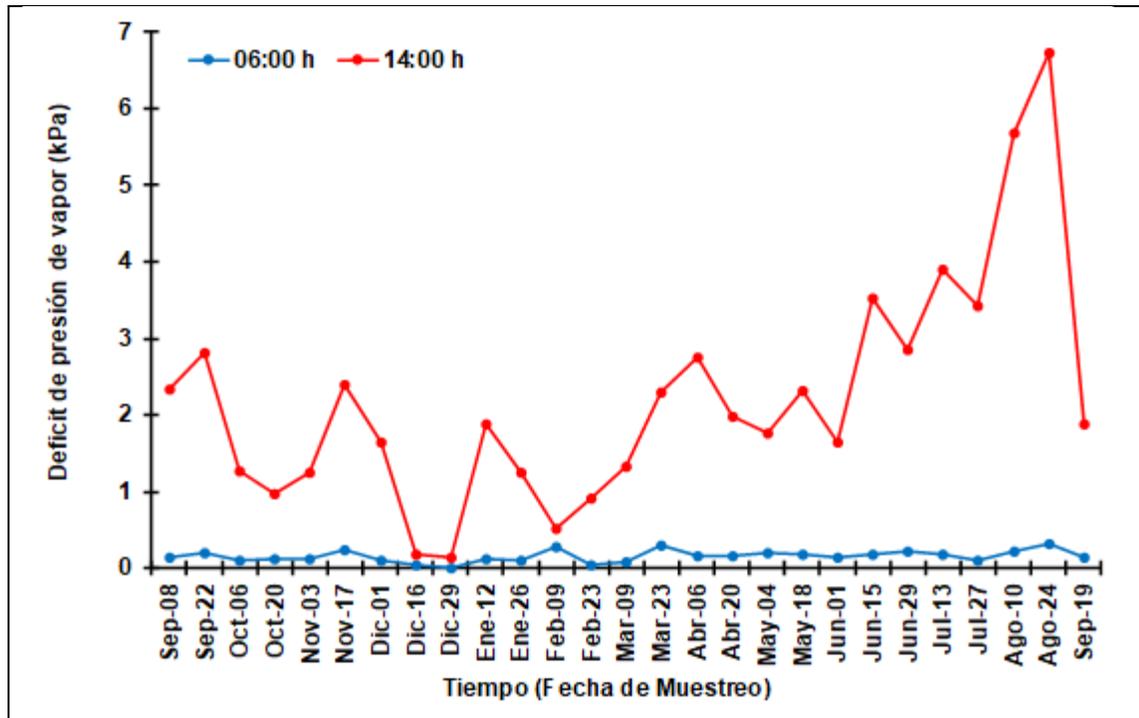


Figura 11. Déficit de presión de vapor registrada a las 06:00 h y 14:00 h en las diferentes fechas de muestreo en el sitio de estudio.

8.1.1.4. Precipitación

La distribución de la precipitación de manera mensual refleja una marcada estacionalidad, con dos épocas claramente marcadas en diferentes períodos; la húmeda (Sep-Oct y Abr-Jun) y de sequía (Nov-Mar y Jul-Ago) (Figura 12). Durante el período de muestreo, se registró una precipitación acumulada de 628.6 mm. Los meses con mayor precipitación fueron Sep (178.8 mm) seguido de May (113.15 mm) (Figura 12). Por el contrario, la menor precipitación se presentó en los meses de Mar (0.5 mm), Nov (3.0 mm) y Ago (8.9 mm) (Figura 12). Las fechas de muestreo con mayor precipitación acumulada 15 días antes de cada muestreo fueron Sep-19-2018 (151.0 mm), Sep-08-2017 (139.9 mm),

mientras que las fechas donde se registró la menor precipitación fueron Mar-23, Jun-14 y Ago-24 con 0 mm cada una (Figura 13).

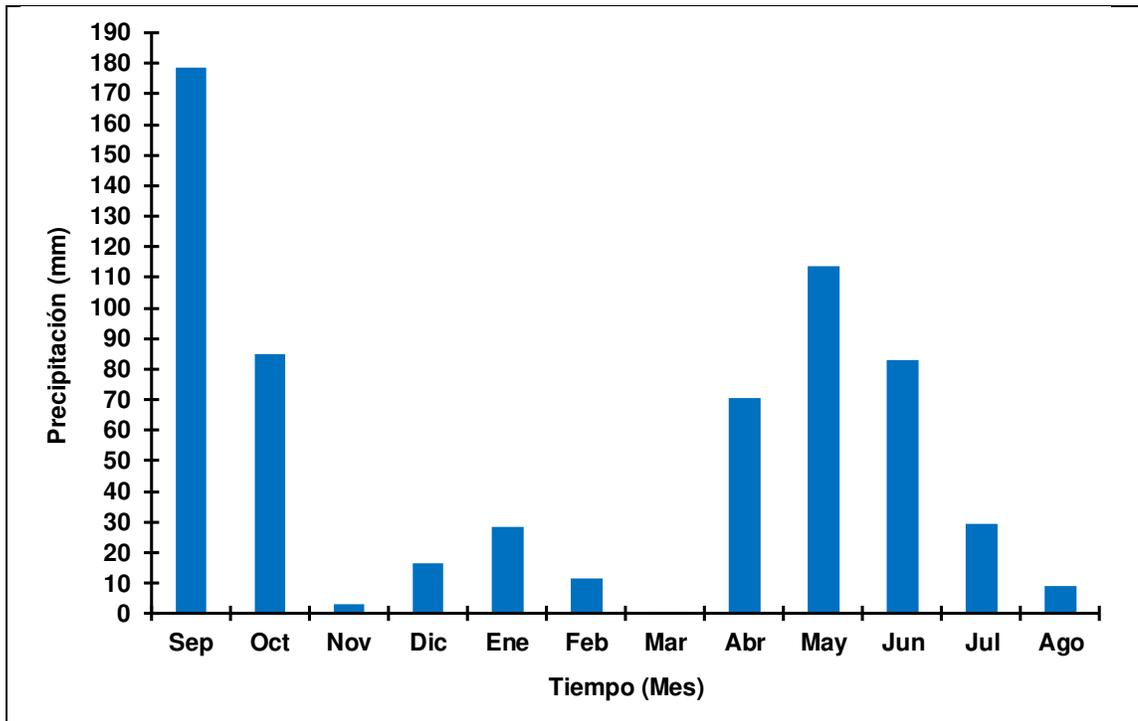


Figura 12. Precipitación mensual registrada durante el período de muestreo en el sitio de estudio.

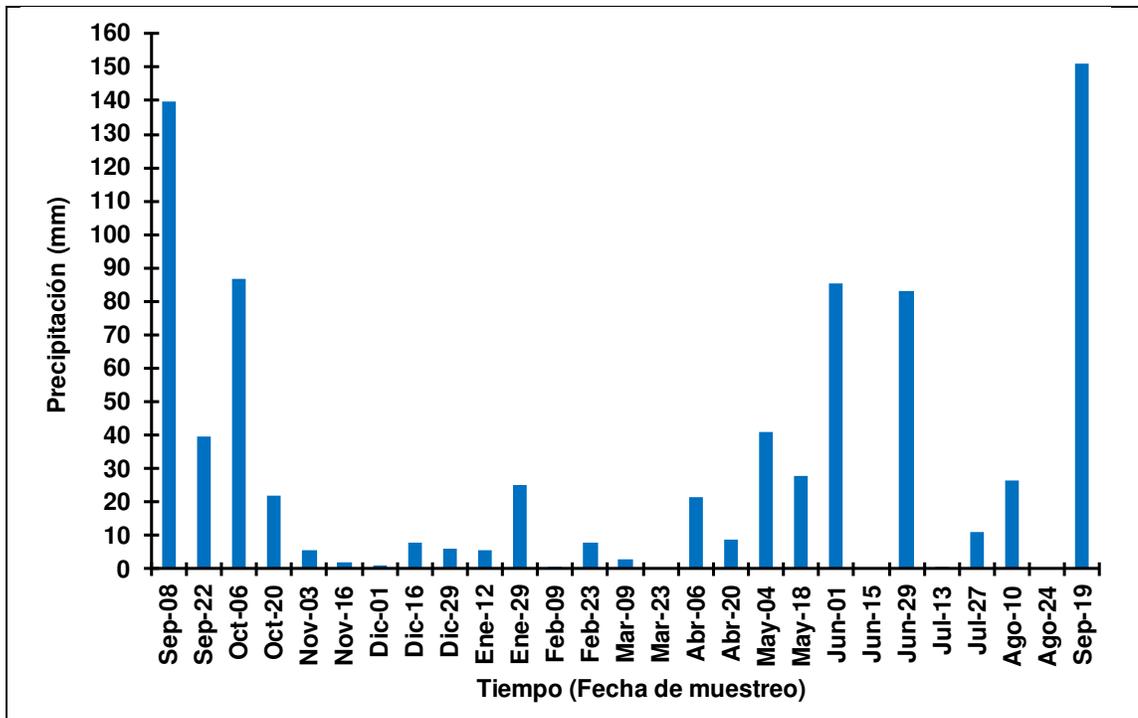


Figura 13. Precipitación registrada quince días antes de cada fecha de muestreo en el sitio de estudio.

8.1.1.5. Contenido gravimétrico de la humedad del suelo

La distribución irregular de la precipitación durante el período de estudio permitió que el suelo presentara altos (época húmeda) y bajos (época de sequía) contenidos gravimétricos de humedad en el suelo. Los valores altos se registraron en Sep-08, Oct-06, Ene-29, Abr-06 y Sep-19, donde los perfiles más responsivos a la precipitación fueron de 10-20 cm y 0-10 cm cuyos valores oscilaron entre 0.19 ± 0.02 (kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco) y 0.35 ± 0.01 (kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco), respectivamente. Cabe señalar que Sep-19 fue la fecha en que los perfiles del suelo mostraron valores similares, los cuales fluctuaron de 0.24 ± 0.01 kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco (40-50 cm) a 0.27 ± 0.01 kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco (0-10 cm) (Figura 14). Las fechas de muestreo donde se registraron valores bajos en el contenido gravimétrico de la humedad del suelo fueron Nov-16, Dic-01, Mar-23, Jun-15, Jul-13 y Ago-24, donde los cinco perfiles reflejaron una marcada disminución, mostrando contenidos de humedad que fluctuaron de 0.09 ± 0.01 kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco (0-10 cm) a 0.14 ± 0.0 kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco (40-50 cm) (Figura 14).

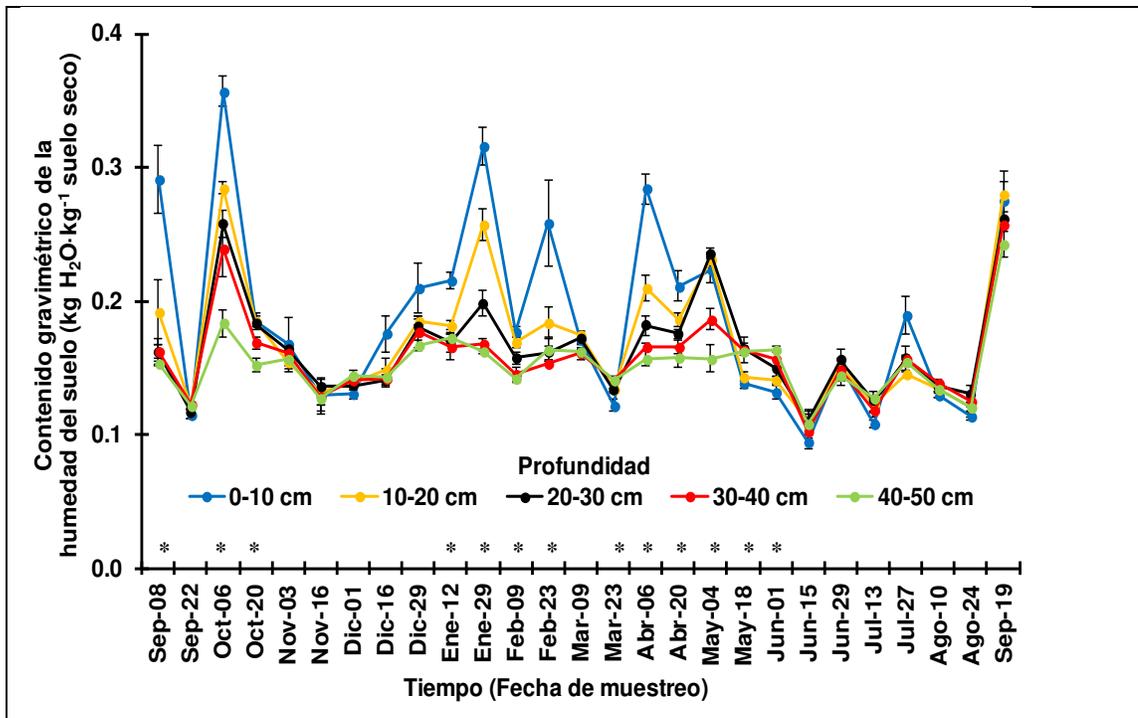


Figura 14. Contenido gravimétrico de la humedad del suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco) a cinco profundidades. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media ($n=4$). Para una fecha de muestreo dado, diferencias significativas entre las profundidades se representan mediante un asterisco (*), de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($p\leq 0.05$).

De acuerdo con el análisis estadístico realizado con la prueba de Kruskal-Wallis, del total de las fechas de muestreo realizadas (27), 13 presentaron diferencias estadísticamente significativas en el contenido gravimétrico de la humedad del suelo a diferentes profundidades, estas fechas fueron: Sep-08 ($p=0.032$), Oct-06 ($p=0.002$), Oct-20 ($p=0.011$), Ene-12 ($p=0.036$), Ene-29 ($p=0.002$), Feb-09 ($p=0.005$), Feb-23 ($p=0.027$), Mar-23 ($p=0.010$), Abr-06 ($p=0.002$), Abr-20 ($p=0.006$), May-04 ($p=0.006$), May-18 ($p=0.037$) y Jun-01 ($p=0.020$) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias significativas en el contenido gravimétrico de la humedad del suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco) a diferentes profundidades en diferentes fechas de muestreo.

Fecha de muestreo	Estadístico	
	χ^2	Valor p
Sep-08-2017	10.54	0.032
Sep-22	2.52	0.640
Oct-06	16.47	0.002
Oct-20	13.04	0.011
Nov-03	1.81	0.770
Nov-16	1.10	0.894
Dic-01	6.12	0.190
Dic-16	5.52	0.237
Dic-29	5.25	0.262
Ene-12-2018	10.27	0.036
Ene-29	17.21	0.002
Feb-09	14.81	0.005
Feb-23	10.94	0.027
Mar-09	8.78	0.067
Mar-23	13.32	0.010
Abr-06	16.62	0.002
Abr-20	14.30	0.006
May-04	14.55	0.006
May-18	10.21	0.037
Jun-01	11.61	0.020
Jun-15	3.24	0.518
Jun-29	1.37	0.849
Jul-13	8.45	0.076
Jul-27	7.30	0.121
Ago-10	5.30	0.258
Ago-24	6.52	0.163
Sep-19	5.41	0.247

8.1.2. Potenciales hídricos estacionales

8.1.2.1. Variación estacional del potencial hídrico (Ψ_h) antes del amanecer (06:00 horas)

De manera estacional, los potenciales hídricos (Ψ_h) a las 06:00 horas para las cinco especies, presentaron variación significativa durante todo el período de muestreo, reflejando Ψ_h altos durante las fechas de muestreo donde se registraron altos contenidos de humedad del suelo. Dichos Ψ_h variaron entre $-2.3 \text{ MPa} \pm 0.15$ (*C. hookeri*) y $-0.2 \pm 0.02 \text{ MPa}$ (*D. texana*). Por el contrario, durante las fechas de muestreo cuando el suelo mostró bajos contenidos de humedad, se reflejó una reducción en el Ψ_h de las especies, cuyo valor mínimo fue $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ (*D. texana*, *C. laevigata*, *C. hookeri* y *H. pallens*) y máximo $-1.6 \pm 0.05 \text{ MPa}$ (*B. celastrina*). Cabe señalar que, durante estas fechas, los Ψ_h más altos se reflejaron en *B. celastrina* (Figura 15). En general, durante el período de estudio, los Ψ_h mínimos (época de sequía) y máximos (época húmeda) para las cinco especies fluctuaron entre $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $-0.2 \pm 0.02 \text{ MPa}$, respectivamente. Para cada especie, los Ψ_h mínimos y máximos, respectivamente, fueron: $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $-0.2 \pm 0.02 \text{ MPa}$ (*D. texana*); $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $0.5 \pm 0.05 \text{ MPa}$ (*C. laevigata*); $-3.4 \pm 0.11 \text{ MPa}$ y $-0.8 \pm 0.02 \text{ MPa}$ (*B. celastrina*); $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $0.8 \pm 0.02 \text{ MPa}$ (*C. hookeri*); y $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $-0.4 \pm 0.02 \text{ MPa}$ (*H. pallens*) (Cuadro 2).

La prueba estadística de Kruskal-Wallis, mostró que de 27 fechas de muestreo realizadas, 22 presentaron diferencias significativas entre especies, las fechas fueron: Sep-08 ($p=0.002$), Sep-22 ($p=0.004$), Oct-06 ($p=0.012$), Oct-20 ($p=0.006$), Nov-03 ($p=0.036$), Nov-16 ($p=0.015$), Dic-01 ($p=0.001$), Dic-16 ($p=0.007$), Dic-29 ($p=0.018$), Ene-12 ($p=0.009$), Feb-23 ($p=0.041$), Mar-09 ($p=0.043$), Mar-23 ($p=0.004$), Abr-20 ($p=0.017$), May-18 ($p=0.003$), Jun-01 ($p=0.003$), Jun-15 ($p=0.005$), Jun-29 ($p=0.003$), Jul-27 ($p=0.021$), Ago-10 ($p=0.002$), Ago-24 ($p=0.001$) y Sep-19 ($p=0.002$) (Cuadro 4).

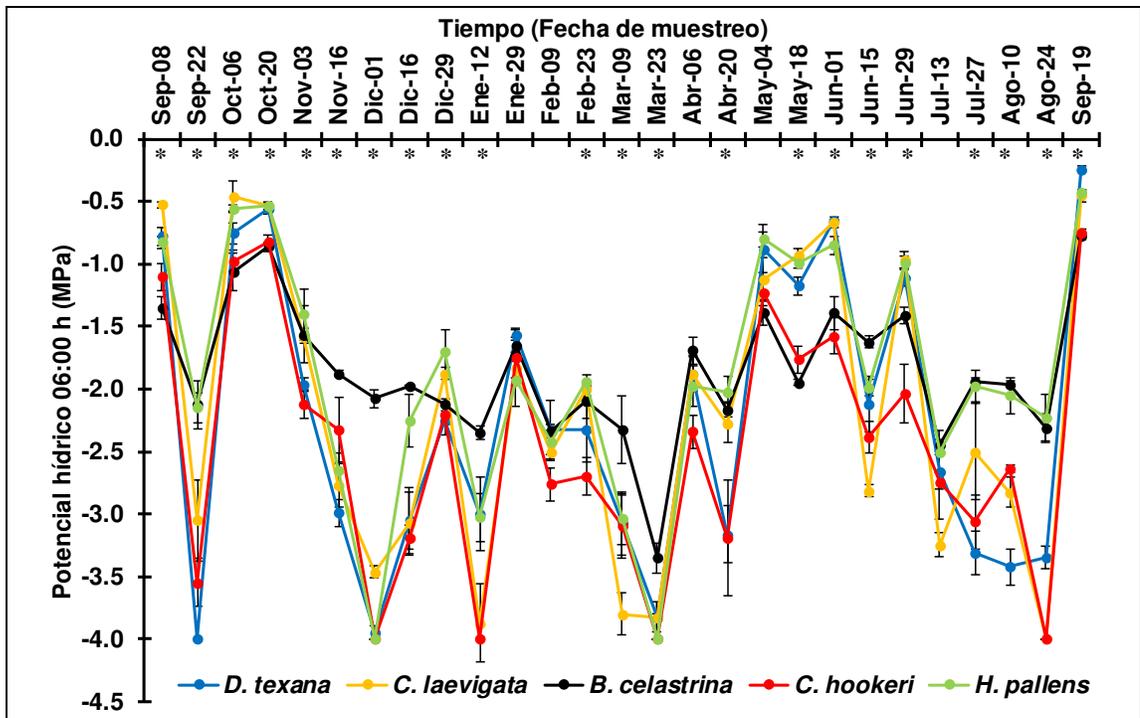


Figura 15. Potencial hídrico antes del amanecer (06:00 h) en cinco especies arbóreas. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=4). Para una fecha de muestreo dado, diferencias significativas entre las especies se representan mediante un asterisco (*), de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

Cuadro 2. Potencial hídrico antes del amanecer (06:00 h) en cinco especies arbóreas para cada fecha de muestreo. Cada valor representa la media (n=4).

Fecha de muestreo	Especie arbórea (Ψ_h)				
	<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
Sep-08-2017	-0.8	-0.5	-1.4	-1.1	-0.8
Sep-22	-4.0	-3.1	-2.1	-3.6	-2.2
Oct-06	-0.8	-0.5	-1.1	-1.0	-0.6
Oct-20	-0.6	-0.5	-0.9	-0.8	-0.5
Nov-03	-2.0	-1.6	-1.6	-2.1	-1.4
Nov-16	-3.0	-2.8	-1.9	-2.3	-2.7
Dic-01	-4.0	-3.5	-2.1	-4.0	-4.0
Dic-16	-3.1	-3.1	-2.0	-3.2	-2.3
Dic-29	-2.3	-1.9	-2.1	-2.2	-1.7
Ene-12-2018	-3.0	-3.9	-2.4	-4.0	-3.0
Ene-29	-1.6	-1.8	-1.7	-1.8	-1.9
Feb-09	-2.3	-2.5	-2.3	-2.8	-2.4
Feb-23	-2.3	-2.0	-2.1	-2.7	-1.9
Mar-09	-3.1	-3.8	-2.3	-3.1	-3.0
Mar-23	-3.8	-3.8	-3.4	-4.0	-4.0
Abr-06	-1.9	-1.9	-1.7	-2.3	-2.0
Abr-20	-3.2	-2.3	-2.2	-3.2	-2.0
May-04	-0.9	-1.1	-1.4	-1.2	-0.8
May-18	-1.2	-0.9	-2.0	-1.8	-1.0
Jun-01	-0.7	-0.7	-1.4	-1.6	-0.9
Jun-15	-2.1	-2.8	-1.6	-2.4	-2.0
Jun-29	-1.1	-1.0	-1.4	-2.0	-1.0
Jul-13	-2.7	-3.3	-2.5	-2.8	-2.5
Jul-27	-3.3	-2.5	-1.9	-3.1	-2.0
Ago-10	-3.4	-2.8	-2.0	-2.6	-2.1
Ago-24	-3.4	-4.0	-2.3	-4.0	-2.2
Sep-19	-0.2	-0.5	-0.8	-0.8	-0.4

8.1.2.3. Variación estacional del potencial hídrico (Ψ_h) al mediodía (14:00 horas)

La variación estacional del potencial hídrico (Ψ_h) a las 14:00 horas para las cinco especies durante las diferentes fechas de muestreo, donde el suelo registró altos contenidos de humedad mostró fluctuaciones de $-2.8 \text{ MPa} \pm 0.15$ (*D. texana*) a $-0.7 \pm 0.06 \text{ MPa}$ (*D. texana* y *C. laevigata*). Caso contrario, para las fechas donde el contenido gravimétrico de la humedad del suelo fue bajo, el Ψ_h varió entre $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ (*D. texana*, *C. laevigata*, *C. hookeri* y *H. pallens*) y $-1.5 \pm 0.08 \text{ MPa}$ (*B. celastrina*). Al igual que el Ψ_h a las 06:00 horas, *B. celastrina* fue la especie que mostró Ψ_h más altos en las fechas de muestreo con bajos contenidos de humedad en el suelo (Figura 16). En general, durante el período de estudio, los Ψ_h mínimos (época de sequía) y máximos (época húmeda) para las cinco especies variaron de $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ a $-0.7 \pm 0.06 \text{ MPa}$, respectivamente. Para cada especie, los Ψ_h mínimos y máximos, respectivamente, fueron de $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $-0.7 \pm 0.06 \text{ MPa}$ (*D. texana*); $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $-0.7 \pm 0.06 \text{ MPa}$ (*C. laevigata*); $-2.8 \pm 0.14 \text{ MPa}$ y $-1.5 \pm 0.08 \text{ MPa}$ (*B. celastrina*); $-4.0 \text{ MPa} \pm 0.0$ y $-1.5 \pm 0.10 \text{ MPa}$ (*C. hookeri*); $-4.0 \pm 0.0 \text{ MPa}$ y $0.8 \pm 0.06 \text{ MPa}$ (*H. pallens*) (Cuadro 3).

La prueba estadística de Kruskal-Wallis, mostró que de un total de 27 fechas de muestreo realizadas, en 21 existieron diferencias estadísticamente significativas entre las especies, estas fechas fueron: Sep-08 ($p=0.003$), Oct-06 ($p=0.007$), Oct-20 ($p=0.002$), Nov-03 ($p=0.002$), Nov-16 ($p=0.003$), Dic-01 ($p=0.011$), Dic-15 ($p=0.027$), Dic-29 ($p=0.008$), Ene-12 ($p=0.006$), Ene-29 ($p=0.050$), Feb-23 ($p=0.004$), Abr-20 ($p=0.005$), May-04 ($p=0.003$), May-18 ($p=0.001$), Jun-01 ($p=0.012$), Jun-15 ($p=0.002$), Jun-29 ($p=0.012$), Jul-13 ($p=0.048$), Jul-27 ($p=0.007$), Ago-24 ($p=0.005$) y Sep-19 ($p=0.001$) (Cuadro 4).

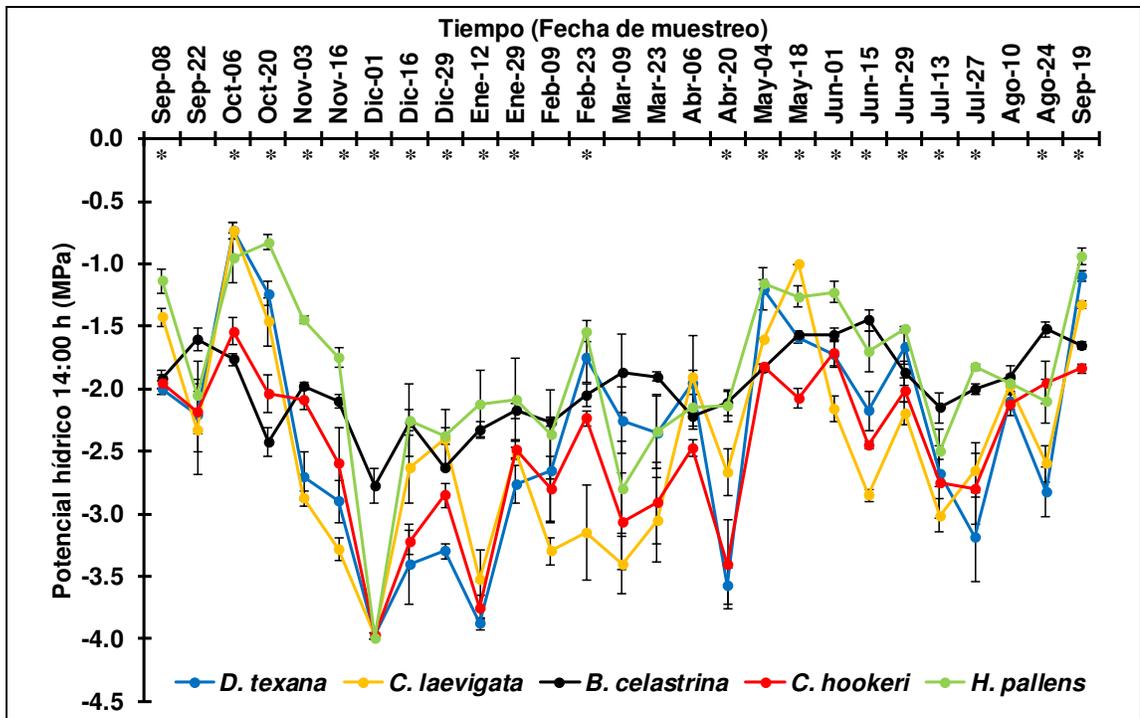


Figura 16. Potencial hídrico al mediodía (14:00 horas) en cinco especies arbóreas. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=4). Para una fecha de muestreo dado, diferencias significativas entre las especies se representan mediante un asterisco (*), de acuerdo con la prueba de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$).

Cuadro 3. Potencial hídrico al medio día (14:00 h) en cinco especies arbóreas para cada fecha de muestreo. Cada valor representa la media (n=4).

Fecha de muestreo	Especie arbórea (Ψ_h)				
	<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
Sep-08-2017	-2.0	-1.4	-1.9	-2.0	-1.1
Sep-22	-2.2	-2.3	-1.6	-2.2	-2.1
Oct-06	-0.7	-0.7	-1.8	-1.5	-1.0
Oct-20	-1.2	-1.5	-2.4	-2.0	-0.8
Nov-03	-2.7	-2.9	-2.0	-2.1	-1.5
Nov-16	-2.9	-3.3	-2.1	-2.6	-1.8
Dic-01	-4.0	-4.0	-2.8	-4.0	-4.0
Dic-16	-3.4	-2.6	-2.3	-3.2	-2.3
Dic-29	-3.3	-2.4	-2.6	-2.9	-2.4
Ene-12-2018	-3.9	-3.5	-2.3	-3.8	-2.1
Ene-29	-2.8	-2.5	-2.2	-2.5	-2.1
Feb-09	-2.7	-3.3	-2.3	-2.8	-2.4
Feb-23	-1.8	-3.2	-2.1	-2.2	-1.5
Mar-09	-2.3	-3.4	-1.9	-3.1	-2.8
Mar-23	-2.4	-3.1	-1.9	-2.9	-2.3
Abr-06	-2.0	-1.9	-2.2	-2.5	-2.2
Abr-20	-3.6	-2.7	-2.1	-3.4	-2.1
May-04	-1.2	-1.6	-1.8	-1.8	-1.2
May-18	-1.6	-1.0	-1.6	-2.1	-1.3
Jun-01	-1.7	-2.2	-1.6	-1.7	-1.2
Jun-15	-2.2	-2.9	-1.5	-2.5	-1.7
Jun-29	-1.7	-2.2	-1.9	-2.0	-1.5
Jul-13	-2.7	-3.0	-2.2	-2.8	-2.5
Jul-27	-3.2	-2.7	-2.0	-2.8	-1.8
Ago-10	-2.1	-2.0	-1.9	-2.1	-2.0
Ago-24	-2.0	-1.4	-1.9	-2.0	-1.1
Sep-19	-2.2	-2.3	-1.6	-2.2	-2.1

Cuadro 4. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$) para detectar diferencias significativas en los potenciales hídricos (Ψ_h) a las 06:00 h y a las 14:00 h entre las especies arbóreas en diferentes fechas de muestreo.

Fecha de muestreo	Ψ_h 06:00 h		Ψ_h 14:00 h	
	χ^2	Valor p	χ^2	Valor p
Sep-08-2017	16.44	0.002	15.73	0.003
Sep-22	15.64	0.004	4.97	0.290
Oct-06	12.80	0.012	14.10	0.007
Oct-20	14.28	0.006	16.60	0.002
Nov-03	10.29	0.036	17.05	0.002
Nov-16	12.34	0.015	15.79	0.003
Dic-01	17.76	0.001	13.12	0.011
Dic-16	14.10	0.007	10.95	0.027
Dic-29	11.91	0.018	13.80	0.008
Ene-12-2018	13.52	0.009	14.57	0.006
Ene-29	3.91	0.418	9.50	0.050
Feb-09	6.47	0.166	8.82	0.066
Feb-23	9.99	0.041	15.57	0.004
Mar-09	9.82	0.043	9.33	0.053
Mar-23	15.28	0.004	8.06	0.089
Abr-06	7.52	0.111	7.15	0.128
Abr-20	12.06	0.017	14.73	0.005
May-04	8.63	0.071	15.78	0.003
May-18	16.15	0.003	17.57	0.001
Jun-01	15.90	0.003	12.83	0.012
Jun-15	14.66	0.005	17.07	0.002
Jun-29	15.79	0.003	12.79	0.012
Jul-13	8.58	0.072	9.56	0.048
Jul-27	11.54	0.021	14.20	0.007
Ago-10	16.62	0.002	5.32	0.255
Ago-24	17.65	0.001	15.01	0.005
Sep-19	17.29	0.002	17.96	0.001

8.1.4. Potenciales hídricos (Ψ_h) diurnos (época húmeda y época de sequía)

8.1.4.1. Época húmeda

La variación diurna del Ψ_h de las cinco especies estudiadas durante la fecha de muestreo (19/09/2018) en la época húmeda reflejó un curso de variación típico mostrando los máximos antes del amanecer (06:00 horas), mínimos durante el mediodía (14:00 horas), los cuales presentaron un aumento durante la tarde noche (18:00 horas). En relación a lo antes mencionado, el Ψ_h para *D. texana* presentó valores de -0.2 ± 0.02 MPa, -1.1 ± 0.04 MPa y -0.6 ± 0.02 MPa; para *C. laevigata*, los Ψ_h fueron: -0.5 ± 0.05 MPa, -1.3 ± 0.02 MPa y -1.1 ± 0.05 MPa; mientras que *B. celastrina*, mostró valores de -0.8 ± 0.02 MPa, -1.7 ± 0.02 MPa y -1.1 ± 0.02 MPa; por su parte, *C. hookeri*, presentó Ψ_h de -0.8 ± 0.02 MPa, -1.8 ± 0.02 MPa y -1.5 ± 0.04 MPa; finalmente, *H. pallens*, reflejó Ψ_h de -0.4 ± 0.02 MPa, -0.9 ± 0.06 MPa y -0.7 ± 0.02 MPa (Figura 17, Cuadro 5). De las cinco especies estudiadas, *D. texana* y *H. pallens* presentaron un mayor Ψ_h antes del amanecer, al mediodía y durante la tarde noche.

La prueba estadística de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre las especies a las 06:00 horas ($p=0.002$), 08:00 horas ($p=0.002$), 10:00 horas ($p=0.002$), 12:00 horas ($p=0.001$), 14:00 horas ($p=0.001$), 16:00 horas ($p=0.002$) y 18:00 horas ($p=0.002$) (Cuadro 7).

De acuerdo con los componentes de la demanda evaporativa atmosférica, los valores para la temperatura del aire variaron de manera significativa observándose un valor mínimo (23.7°C) a las 06:00 horas, máximo (31.9°C) a las 14:00 horas, y posteriormente presentado una disminución (25.8°C) a las 18:00 horas. Por su parte, la humedad relativa presentó un valor mínimo (60.4%) a las 14:00 horas, un máximo (95.2%) a las 06:00 horas, y posteriormente disminuyó (83.3%) a las 18:00 horas. Finalmente, el valor mínimo para el déficit de presión de vapor fue de 0.2 kPa (06:00 horas), el máximo de 1.9 kPa (14:00 horas), el cual disminuyó a las 18:00 horas (0.6 kPa) (Figura 18).

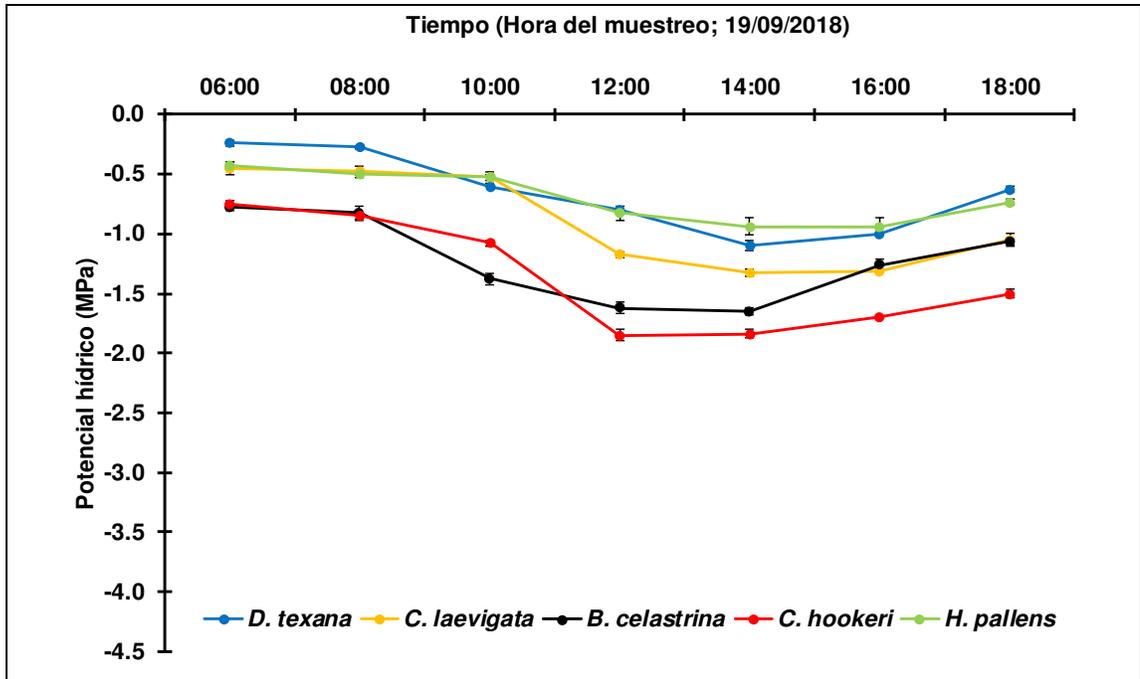


Figura 17. Variación diurna del potencial hídrico en cinco especies arbóreas durante la fecha (19/09/2018) de muestreo en la época húmeda. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=4).

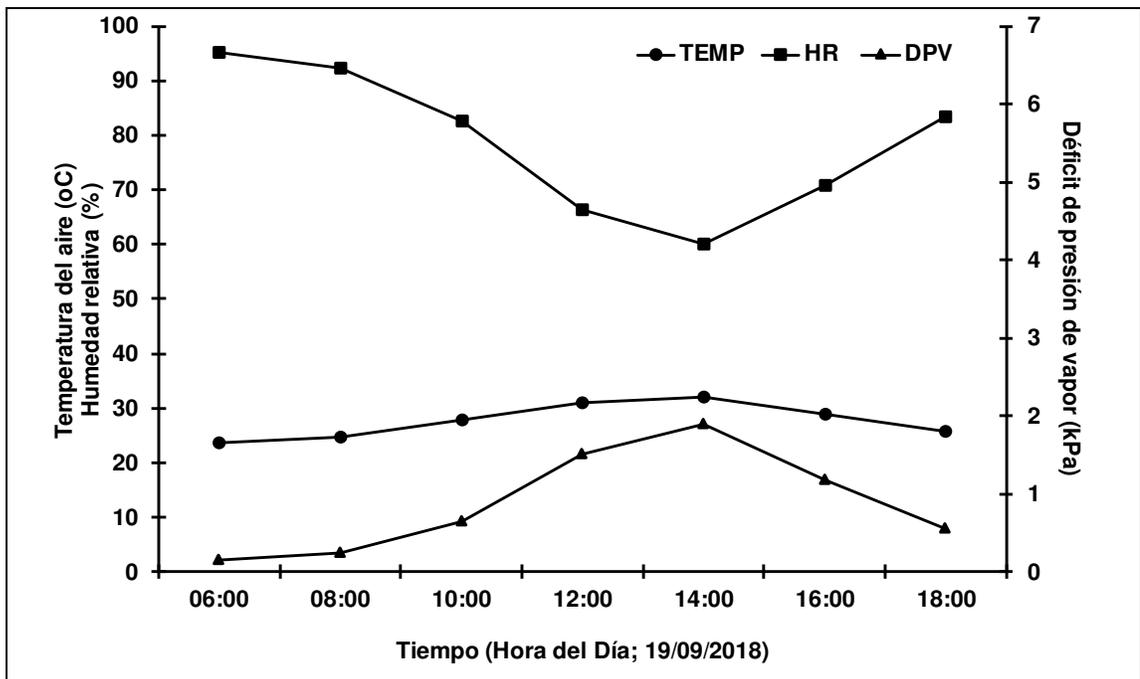


Figura 18. Variación diurna de los componentes de la demanda evaporativa atmosférica (Temperatura, Humedad relativa y Déficit de presión de vapor) durante la fecha (19/09/2018) de muestreo en la época húmeda.

Cuadro 5. Potencial hídrico diurno en cinco especies arbóreas durante la fecha (19/09/2018) de muestreo en la época húmeda. Cada valor representa la media (n=4).

Tiempo (Hora del día; 19/09/2018)	<i>Especie arbórea</i>				
	<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
06:00	-0.2	-0.5	-0.8	-0.8	-0.4
08:00	-0.3	-0.5	-0.8	-0.9	-0.5
10:00	-0.6	-0.5	-1.4	-1.1	-0.5
12:00	-0.8	-1.2	-1.6	-1.9	-1.2
14:00	-1.1	-1.3	-1.7	-1.8	-0.9
16:00	-1.0	-1.3	-1.3	-1.7	-0.9
18:00	-0.6	-1.1	-1.1	-1.5	-0.7

8.1.4.2. Época de sequía

La variación diurna del Ψ_h de las cinco especies estudiadas durante la fecha de muestreo (24/08/2018) en la época de sequía reflejó valores mínimos antes del amanecer (06:00 horas), aumentado durante el curso del tiempo de muestreo, mostrando el valor máximo durante la tarde noche (18:00 horas), de tal manera que el Ψ_h para *D. texana* presentó variaciones de -3.4 ± 0.8 MPa a -2.1 ± 0.04 MPa; para *C. laevigata*, los Ψ_h variaron de -4.0 ± 0.0 MPa a -2.7 ± 0.05 MPa; mientras que *B. celastrina*, mostró valores entre -2.3 ± 0.11 MPa y -1.5 ± 0.09 MPa; por otro lado, *C. hookeri*, presentó variación en el Ψ_h de -4.0 ± 0.0 MPa a -2.2 ± 0.12 MPa; finalmente, el Ψ_h para *H. pallens*, varió de -2.2 ± 0.18 MPa a -1.8 ± 0.15 MPa (Figura 19, Cuadro 6). Cabe señalar, que, de las cinco especies estudiadas, *B. celastrina* presentó el mayor Ψ_h durante el tiempo de muestreo.

La prueba estadística de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas entre las especies a las 06:00 horas ($p=0.001$), 08:00 horas ($p=0.003$), 10:00 horas ($p=0.006$), 12:00 horas ($p=0.007$), 14:00 horas ($p=0.008$), 16:00 horas ($p=0.003$) y 18:00 horas ($p=0.004$) (Cuadro 7).

De acuerdo con los componentes de la demanda evaporativa atmosférica, los valores para la temperatura del aire variaron de manera significativa presentando un valor mínimo (28.1°C) a las 06:00 horas, un máximo (42.3°C) a las 14:00 horas, la cual disminuyó (38.9°C) a las 18:00 horas. La humedad relativa presentó un valor mínimo (19.1%) a las 14:00 horas, un máximo (70.9%) a las 06:00 horas y un valor de 22.5% a las 18:00 horas. Finalmente, el valor mínimo para el déficit de presión de vapor fue de 1.1 kPa (06:00 horas), un máximo de 6.7 kPa (14:00 horas), presentando una disminución a las 18:00 horas (5.4 kPa) (Figura 20).

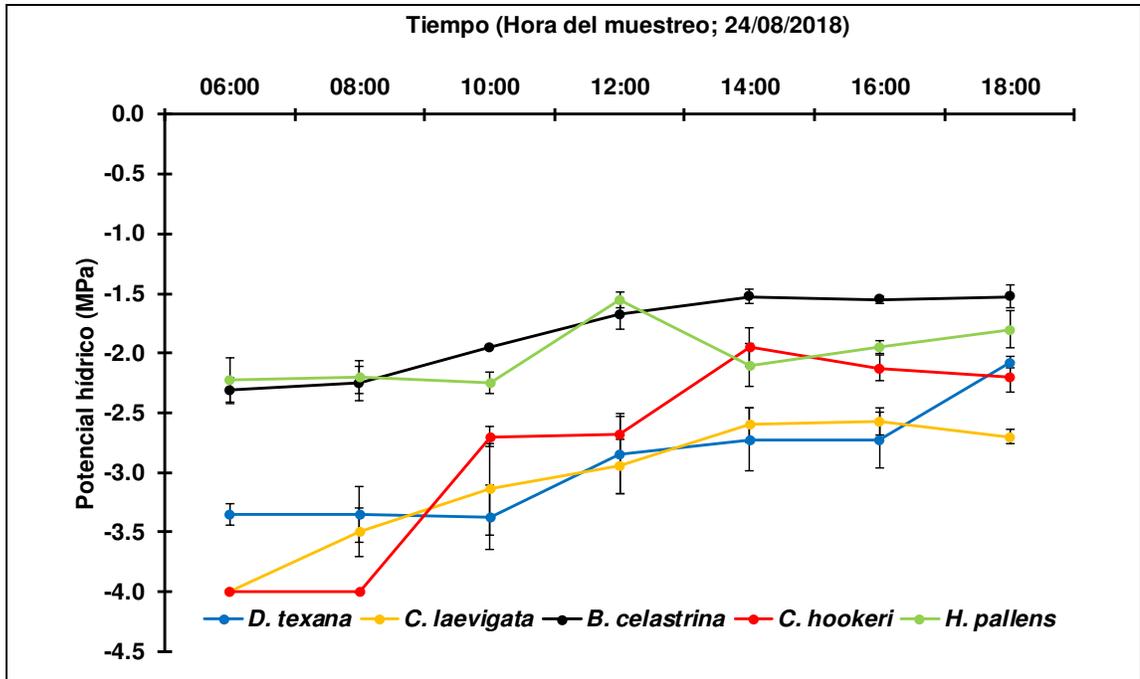


Figura 19. Variación diurna del potencial hídrico de cinco especies arbóreas durante la fecha (24/08/2018) de muestreo en la época de sequía. Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=4).

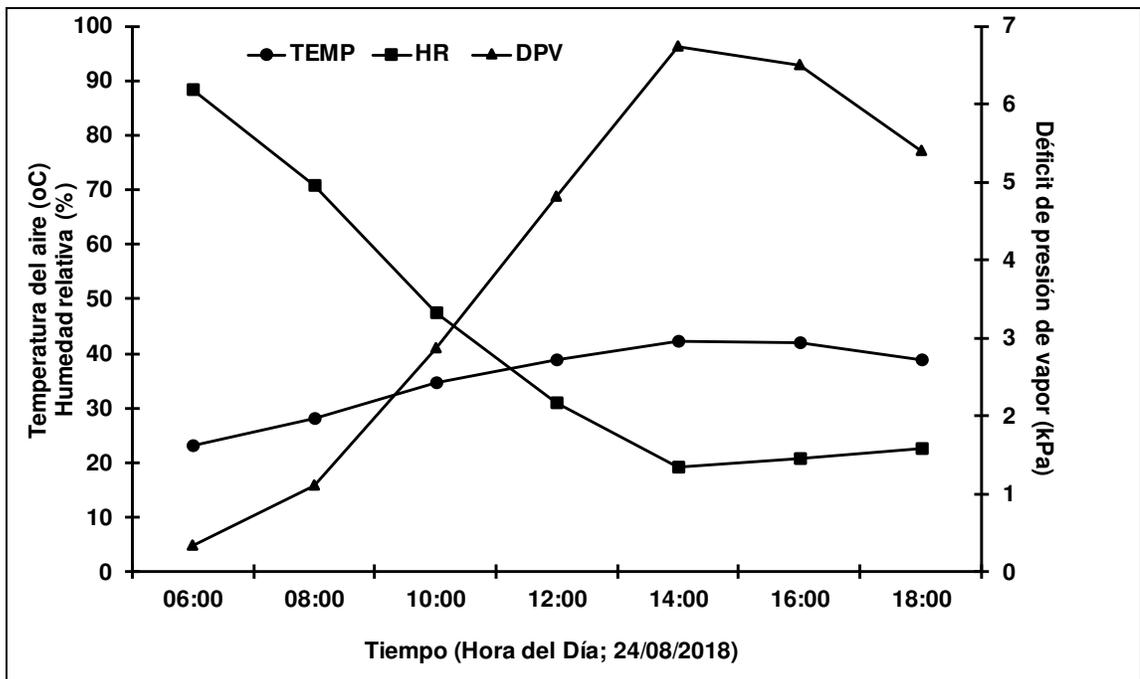


Figura 20. Variación diurna de los componentes de la demanda evaporativa atmosférica (Temperatura, Humedad relativa y Déficit de presión de vapor) durante la fecha (24/08/2018) de muestreo en la época de sequía.

Cuadro 6. Potencial hídrico diurno en cinco especies arbóreas durante la fecha (24/08/2018) de muestreo en la época de sequía. Cada valor representa la media (n=4).

Tiempo (Hora del día); 19/09/201	<i>Especie arbórea</i>				
	<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
06:00	-3.4	-4.0	-2.3	-4.0	-2.2
08:00	-3.4	-3.5	-2.3	-4.0	-2.2
10:00	-3.4	-3.1	-2.0	-2.7	-2.3
12:00	-2.9	-3.0	-1.7	-2.7	-2.6
14:00	-2.7	-2.6	-1.5	-2.0	-2.1
16:00	-2.7	-2.6	-1.6	-2.1	-2.0
18:00	-2.1	-2.7	-1.5	-2.2	-1.8

Cuadro 7. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis ($p \leq 0.05$) para detectar diferencias significativas en los potenciales hídricos de manera diurna entre las cinco especies arbóreas en diferentes horas de medición durante la época húmeda y época de sequía.

Tiempo (hora del día)	Época húmeda (19/09/2018)		Época de sequía (24/08/2018)	
	χ^2	Valor p	χ^2	Valor p
06:00	17.298	0.002	17.658	0.001
08:00	17.001	0.002	16.325	0.003
10:00	16.619	0.002	14.442	0.006
12:00	17.786	0.001	14.139	0.007
14:00	17.966	0.001	13.744	0.008
16:00	17.015	0.002	15.871	0.003
18:00	17.510	0.002	15.224	0.004

Los potenciales hídricos para las cinco especies en la fecha de muestreo durante la época de sequía en comparación a la época húmeda disminuyeron significativamente (Figura 17 y 19). La variación antes mencionada de acuerdo con los resultados de la prueba de Mann-Whitney, las cinco especies mostraron diferencias estadísticamente significativas entre la época húmeda y de sequía para los potenciales hídricos; por un lado, *D. texana*, *C. laevigata* y *H. pallens* mostraron diferencias significativas en las siete horas de medición ($p < 0.05$); en cambio, *B. celastrina* mostró diferencias significativas a las 06:00, 08:00, 10:00, 16:00 y 18:00 horas ($p < 0.05$). Finalmente, las diferencias significativas para *C. hookeri* se observaron a las 06:00, 08:00, 10:00, 12:00, 16:00, 18:00 horas ($p < 0.05$) (Cuadro 8).

Cuadro 8. Valores Z y p de la prueba de Mann-Whitney U para detectar diferencias significativas entre la época húmeda y de sequía en los potenciales hídricos diurnos en cinco especies arbóreas en diferentes horas de medición.

Tiempo (hora del día)	Estadístico	Especie arbórea				
		<i>D.</i> <i>texana</i>	<i>C.</i> <i>laevigata</i>	<i>B.</i> <i>celastrina</i>	<i>C.</i> <i>hookeri</i>	<i>H.</i> <i>pallens</i>
06:00	Valor Z	-2.352	-2.530	-2.366	-2.494	-2.381
	Valor p	0.019	0.011	0.018	0.013	0.017
08:00	Valor Z	-2.337	-2.337	-2.352	-2.477	-2.477
	Valor p	0.019	0.019	0.019	0.013	0.013
10:00	Valor Z	-2.460	-2.323	-2.477	-2.381	-2.381
	Valor p	0.014	0.020	0.013	0.017	0.017
12:00	Valor Z	-2.460	-2.366	0.000	-2.366	-2.323
	Valor p	0.014	0.018	1.000	0.018	0.020
14:00	Valor Z	-2.337	-2.381	-1.498	0.000	-2.323
	Valor p	0.019	0.017	0.134	1.000	0.020
16:00	Valor Z	-2.460	-2.366	-2.352	-2.460	-2.366
	Valor p	0.014	0.018	0.019	0.014	0.018
18:00	Valor Z	-2.381	-2.397	-2.337	-2.323	-2.323
	Valor p	0.017	0.017	0.019	0.020	0.020

8.1.5. Relación de los potenciales hídricos estacionales con las variables ambientales

8.1.5.1. Potenciales hídricos antes del amanecer (06:00 horas)

Las correlaciones derivadas de la prueba de correlación por rangos de Spearman del Ψ_h de cada especie a las 06:00 horas con las variables ambientales fueron positivas y estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$). En este sentido, el contenido gravimétrico de la humedad del suelo a los diferentes perfiles, todas las especies mostraron correlación con los contenidos de humedad de 0-10 cm, 10-20 cm, 20-30 cm y 30-40 cm. En relación con el perfil de 40-50 cm, todas las especies, excepto *B. celastrina* mostraron correlación. De acuerdo con las correlaciones entre los Ψ_h de las especies con las variables de demanda evaporativa, solo *B. celastrina*, se correlacionó con la temperatura del aire; *C. laevigata* y *H. pallens*, con la humedad relativa. En general, todas las especies mostraron correlación con la precipitación (Cuadro 9).

Cuadro 9. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=27$) entre el potencial hídrico estacional a las 06:00 h ($\Psi_{h\ 06:00}$) y diversas variables ambientales para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.

Variable ambiental	Estadístico	Especie arbórea				
		<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
Contenido gravimétrico de la humedad del suelo						
• 0-10 cm	Valor ρ	0.516	0.572	0.399	0.464	0.518
	Valor p	0.006	0.002	0.039	0.015	0.006
• 10-20 cm	Valor ρ	0.593	0.629	0.434	0.550	0.572
	Valor p	<0.001	<0.001	0.024	0.003	0.002
• 20-30 cm	Valor ρ	0.617	0.630	0.442	0.580	0.578
	Valor p	<0.001	<0.001	0.021	0.002	0.002
• 30-40 cm	Valor ρ	0.638	0.656	0.459	0.592	0.632
	Valor p	<0.001	<0.001	0.016	<0.001	<0.001
• 40-50 cm	Valor ρ	0.521	0.535	0.288	0.431	0.478
	Valor p	0.005	0.004	0.145	0.025	0.012
Temperatura del aire	Valor ρ	0.110	0.229	0.407	0.258	0.278
	Valor p	0.586	0.250	0.035	0.194	0.161
Humedad relativa	Valor ρ	0.266	0.381	0.351	0.321	0.451
	Valor p	0.180	0.050	0.073	0.102	0.018
Déficit de presión de vapor	Valor ρ	-0.160	-0.181	-0.137	-0.122	-0.243
	Valor p	0.426	0.365	0.496	0.545	0.222
Precipitación	Valor ρ	0.601	0.785	0.706	0.694	0.773
	Valor p	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001

8.1.5.2. Potenciales hídricos al mediodía (14:00 horas)

Las correlaciones derivadas de la prueba de correlación por rangos de Spearman para los Ψ_h a las 14:00 horas y las variables ambientales fueron positivas y estadísticamente significativas ($p \leq 0.05$). Para el contenido gravimétrico de humedad del suelo a los diferentes perfiles, solo *C. laevigata* mostró correlación con los perfiles de 10-20 cm, 20-30 cm y 30-40 cm. Por su parte, *H. pallens* mostró correlación con el perfil de 30-40 cm. De acuerdo con las correlaciones existentes entre los Ψ_h de las especies con las variables de demanda evaporativa, solo *B. celastrina* se correlacionó con la temperatura del aire. Por otro lado, para el déficit de presión de vapor con respecto a *B. celastrina* y *C. hookeri* mostraron correlación. Finalmente, todas las especies excepto *B. celastrina* se correlacionaron con la precipitación (Cuadro 10).

Cuadro 10. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman (n=27) entre el potencial hídrico estacional a las 14:00 h ($\Psi_{h\ 14:00}$) con diversas variables ambientales para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.

Variable ambiental	Estadístico	Especie arbórea				
		<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
Contenido gravimétrico de la humedad del suelo						
• 0-10 cm	Valor ρ	0.219	0.342	-0.300	0.134	0.300
	Valor p	0.273	0.080	0.129	0.504	0.128
• 10-20 cm	Valor ρ	0.310	0.399	-0.269	0.186	0.306
	Valor p	0.115	0.039	0.175	0.352	0.120
• 20-30 cm	Valor ρ	0.331	0.420	-0.209	0.205	0.341
	Valor p	0.092	0.029	0.296	0.305	0.082
• 30-40 cm	Valor ρ	0.334	0.490	-0.156	0.245	0.394
	Valor p	0.089	0.009	0.436	0.218	0.042
• 40-50 cm	Valor ρ	0.244	0.281	-0.090	0.138	0.279
	Valor p	0.220	0.155	0.654	0.493	0.159
Temperatura del aire	Valor ρ	0.272	0.280	0.631	0.050	0.104
	Valor p	0.170	0.157	<0.001	0.805	0.607
Humedad relativa	Valor ρ	0.172	0.052	-0.186	0.175	0.034
	Valor p	0.392	0.798	0.354	0.383	0.866
Déficit de presión de vapor	Valor ρ	0.054	0.119	0.487	0.406	0.212
	Valor p	0.790	0.554	0.010	0.036	0.289
Precipitación	Valor ρ	0.635	0.805	0.274	0.639	0.690
	Valor p	<0.001	<0.001	0.167	<0.001	<0.001

8.1.6. Relación entre los potenciales hídricos diurnos y las variables de la demanda evaporativa (época húmeda y época de sequía)

8.1.6.1. Época húmeda

Para la fecha de muestreo durante la época húmeda, los resultados derivados de la prueba de correlación por rangos de Spearman indicaron que los Ψ_h para las cinco especies mostraron correlación negativa ($p \leq 0.05$) con el déficit de presión de vapor y la temperatura del aire, por el contrario, el Ψ_h de las cinco especies mostró una correlación positiva ($p \leq 0.05$) (Cuadro 11).

8.1.6.2. Época de sequía

Para la fecha de muestreo durante la época de sequía, los resultados de la prueba de correlación por rangos de Spearman indicaron que los Ψ_h para todas las especies, excepto *D. texana*, mostraron correlación positiva ($p \leq 0.05$) con la temperatura del aire. Únicamente *C. laevigata*, *B. celastrina* y *C. hookeri* mostraron correlación negativa ($p \leq 0.05$) con la humedad relativa. Por último, todas las especies excepto *H. pallens*, mostraron correlación positiva ($p \leq 0.05$) con el déficit de presión de vapor (Cuadro 12).

Cuadro 11. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=7$) entre el potencial hídrico diurno con los componentes de la demanda evaporativa en la fecha de muestreo durante la época húmeda para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.

Variable ambiental	Estadístico	Especie arbórea				
		<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
Temperatura del aire	Valor ρ	-0.955	-0.823	-0.955	-0.929	-0.873
	Valor p	0.001	0.023	0.001	0.003	0.010
Humedad relativa	Valor ρ	0.955	0.823	0.955	0.929	0.873
	Valor p	0.001	0.023	0.001	0.003	0.010
Déficit de presión de vapor	Valor ρ	-0.964	-0.869	-0.927	-0.955	-0.908
	Valor p	<0.001	0.011	0.003	0.001	0.005

Cuadro 12. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=7$) entre el potencial hídrico diurno con los componentes de la demanda evaporativa en la fecha de muestreo durante la época de sequía para cada especie arbórea. Se incluye el valor p de la correlación.

Variable ambiental	Estadístico	Especie arbórea				
		<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
Temperatura del aire	Valor ρ	0.730	0.730	0.837	0.927	0.306
	Valor p	0.063	0.001	0.019	0.003	0.504
Humedad relativa	Valor ρ	-0.842	-0.842	-0.927	-0.982	-0.523
	Valor p	0.017	<0.001	0.003	<0.001	0.229
Déficit de presión de vapor	Valor ρ	0.842	0.842	0.927	0.982	0.523
	Valor p	0.017	<0.001	0.003	<0.001	0.229

8.2. Anatomía foliar

En un corte transversal de la hoja, las cinco especies presentaron una característica dorsiventral con el parénquima en empalizada en la parte adaxial y parénquima esponjoso en la parte abaxial, con presencia en ambas epidermis (adaxial y abaxial) (Figura 21 a, b, c, d, e). Las cinco especies presentaron una característica hipostomática (estomas en la epidermis abaxial) (Figura 22 a, b, c, d, e).

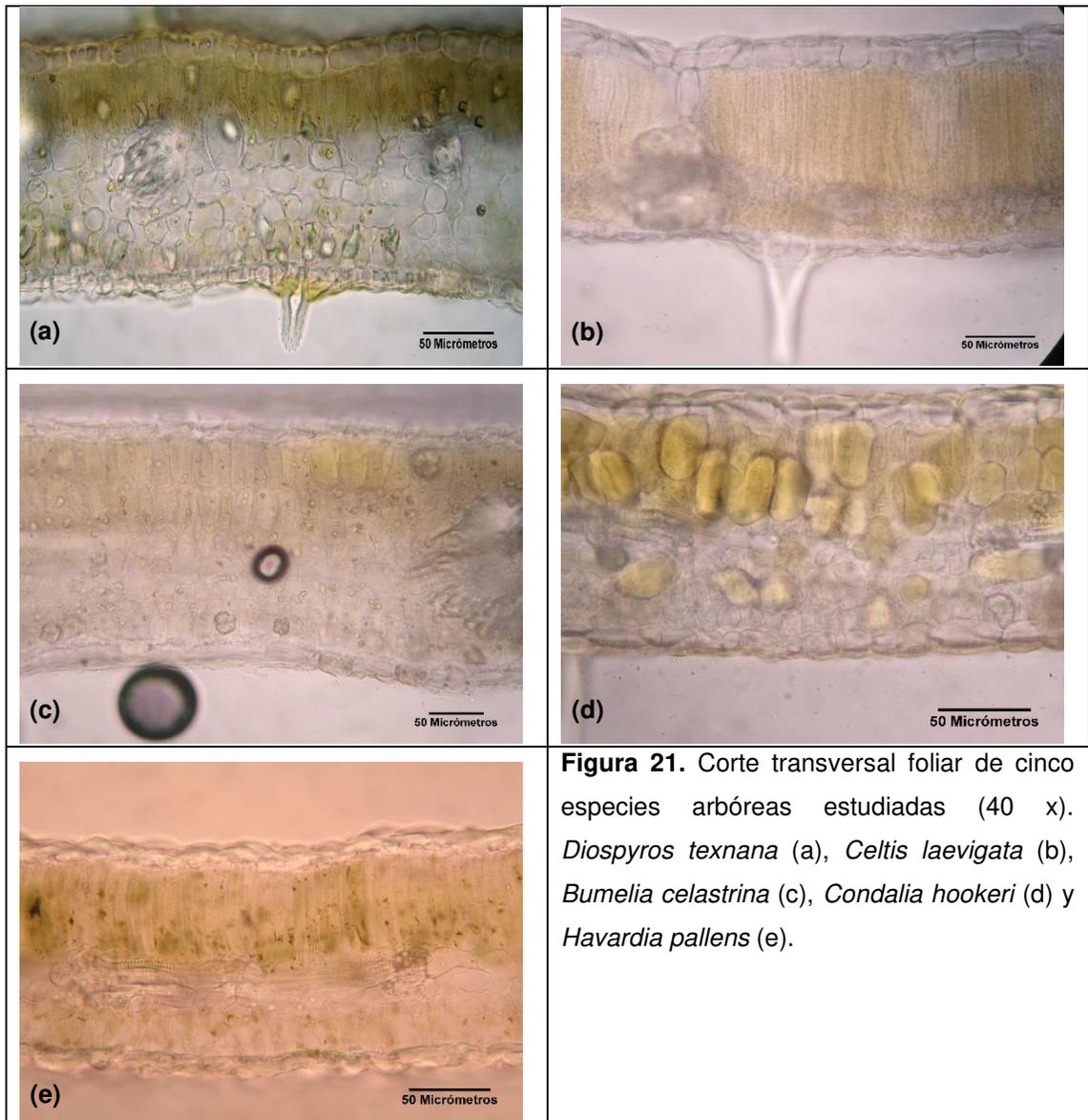


Figura 21. Corte transversal foliar de cinco especies arbóreas estudiadas (40 x). *Diospyros texnana* (a), *Celtis laevigata* (b), *Bumelia celastrina* (c), *Condalia hookeri* (d) y *Havardia pallens* (e).

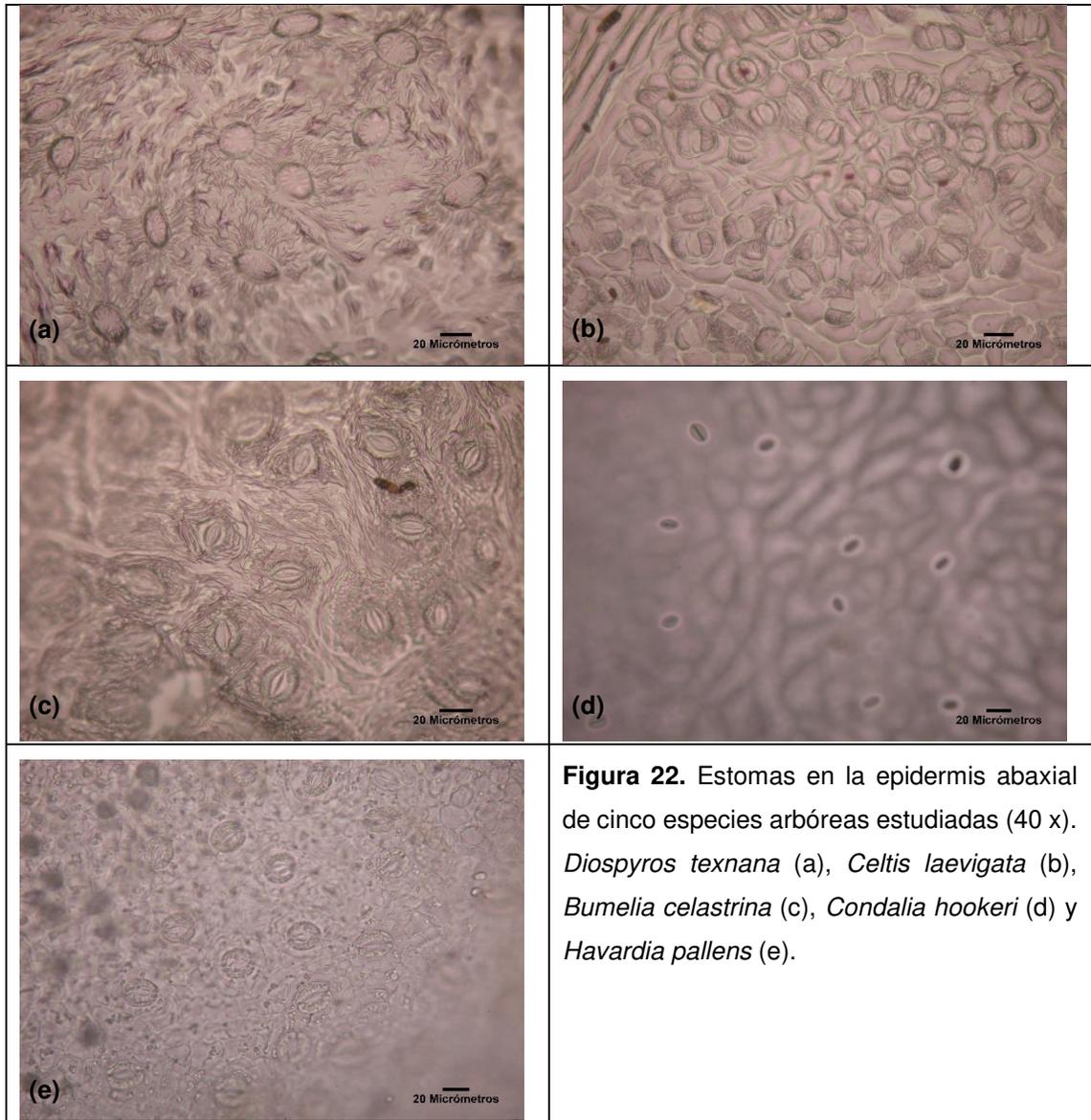


Figura 22. Estomas en la epidermis abaxial de cinco especies arbóreas estudiadas (40 x). *Diospyros texnana* (a), *Celtis laevigata* (b), *Bumelia celastrina* (c), *ConDALIA hookeri* (d) y *Havardia pallens* (e).

8.2.1. Época húmeda

Los valores mínimos y máximos del grosor para cada rasgo anatómico muestran variación entre especies; en este sentido, el GCad mostró valores que oscilaron entre 2 μm (*H. pallens*) y 7 μm (*D. texana* y *B. celastrina*), mientras que los valores del GCab estuvieron entre 2 μm (*H. pallens*) y 5 μm (todas las especies). Por otro lado, el GEad presentó una variación de 5 μm (*H. pallens*) a 25 μm (*C. laevigata*). Por su parte el GEab presentó valores entre 5 μm (*D. texana* y *H. pallens*) y 12 μm (*B. celastrina*), en cambio, el GPE varió de 32 μm (*D. texana* y *C. hookeri*) a 98 μm (*C. laevigata*), en tanto que el GPES fluctuó de 37 μm (*C. laevigata*) a 113 μm (*B. celastrina*). Finalmente, los valores GTF se encontraron entre 117.60 μm (*C. hookeri*) y 232.75 μm (*B. celastrina*). Por otro lado, los valores mínimos y máximos para el AE variaron de 10 μm (*C. hookeri*) a 25 μm (*D. texana*), y para la LE, la variación estuvo entre 20 μm (*C. hookeri*) a 34 μm (*D. texana*). Por su parte, la DE (No. de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$) varió entre 140 (*D. texana*) y 545 (*C. laevigata*), respectivamente (Cuadro 13).

Los estadísticos descriptivos para cada uno de los rasgos anatómicos evaluados de cada especie se ilustran en los cuadros 14, 15, 16, 17 y 18, para *D. texana*, *C. laevigata*, *B. celastrina*, *C. hookeri* y *H. pallens*, respectivamente. En relación con los valores medios máximos de los rasgos anatómicos de las especies, *D. texana* presentó el mayor GCad (5.21 μm), AE (23.54 μm) y LE (31.08 μm); por su parte, *C. laevigata* mostró un mayor GES (18.07 μm), GPE (77.63 μm) y DE (523 No. de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$). Finalmente, el mayor GEI (9.80 μm), GPE (103.05 μm) y GT (206.57 μm) se observaron en *B. celastrina*. Por el contrario, *D. texana* mostró el menor GPE (76.60 μm) y DE (159 No. de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$); por su parte, *C. laevigata* presentó el menor GPES (45.78 μm), *C. hookeri* reflejó el menor GTF (137.50 μm), AE (12.56 μm) y LE (22.20 μm). Finalmente, el menor GCad (3.22 μm), GCab (3.52 μm), GEad (5.05 μm) y GEab (6.28 μm) se observó en *H. pallens*.

La prueba estadística de Kruskal-Wallis indicó que existieron diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.001$) entre las especies para los diferentes rasgos anatómicos estudiados (GCad, GCab, GEad, GCab, GPE, GPES, GTF, AE, LE y la DE) (Cuadro 19).

Cuadro 13. Valores máximos y mínimos para los diferentes rasgos anatómicos foliares de cinco especies arbóreas registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) y de humedad limitada (época de sequía) en el suelo.

Rasgo anatómico	Valor	Especie arbórea									
		<i>D. texana</i>		<i>C. laevigata</i>		<i>B. celastrina</i>		<i>C. hookeri</i>		<i>H. pallens</i>	
		Humedad	Sequía	Humedad	Sequía	Humedad	Sequía	Humedad	Sequía	Humedad	Sequía
GCad	Mínimo	5	5	5	5	5	7	5	5	2	5
	Máximo	7	7	5	7	7	12	5	5	5	7
GCab	Mínimo	5	5	5	5	5	5	5	5	2	5
	Máximo	5	5	5	5	5	7	5	10	5	7
GEad	Mínimo	7	10	12	15	10	7	10	10	5	5
	Máximo	12	15	25	22	12	12	15	12	7	7
GEab	Mínimo	5	7	7	7	7	7	7	5	5	5
	Máximo	10	7	10	12	12	10	10	10	7	7
GPE	Mínimo	32	38	61	71	61	61	32	49	51	54
	Máximo	69	49	98	98	83	86	61	61	86	78
GPES	Mínimo	61	59	37	37	93	76	51	49	53	44
	Máximo	86	76	56	66	113	110	81	69	76	78
GTF	Mínimo	132.30	125.95	134.75	147.00	183.75	183.75	117.60	127.40	129.85	124.95
	Máximo	176.40	147.00	188.65	225.40	232.75	232.75	156.80	151.90	178.85	178.85
AE	Mínimo	22	18	12	7	15	15	10	10	12	10
	Máximo	25	25	15	10	17	17	15	15	18	12
LE	Mínimo	29	29	22	17	25	25	20	20	25	17
	Máximo	34	34	25	20	27	27	25	22	27	22
DE	Mínimo	140	90	495	465	200	200	145	115	200	165
	Máximo	175	130	545	535	240	235	190	140	245	210

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas·mm⁻²).

Cuadro 14. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Diospyros texana* registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	5.21	4.90	9.80	7.35	43.18	76.10	146.54	23.54	31.08	159.06
Error estándar	0.20	0.0	0.38	0.22	2.34	1.52	2.90	0.33	0.36	3.13
Mediana	4.90	4.90	9.80	7.35	41.65	77.18	145.77	24.70	31.85	160.0
Desviación estándar	0.83	0.0	1.55	0.89	9.37	6.09	11.60	1.35	1.47	12.54
Varianza	0.70	0.0	2.40	0.80	87.93	37.19	134.63	1.84	2.17	157.39
Rango	2.0	0.0	5.0	5.0	37.0	25.0	44.10	3.0	5.0	35.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas·mm⁻²), n=16.

Cuadro 15. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Celtis laevigata* registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	4.90	4.90	18.07	9.03	77.63	45.78	160.31	13.94	23.43	523.13
Error estándar	0.0	0.0	0.86	0.29	2.39	1.62	3.78	0.29	0.31	3.64
Mediana	4.90	4.90	18.38	9.80	73.50	46.55	156.80	14.70	24.50	525.0
Desviación estándar	0.0	0.0	3.45	1.17	9.57	6.49	15.128	1.17	1.25	14.59
Varianza	0.0	0.0	11.90	1.37	91.74	42.19	228.64	1.37	1.57	212.91
Rango	0.0	0.0	12.0	2.0	37.0	20.0	53.90	2.0	2.0	50.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas·mm⁻²), n=16.

Cuadro 16. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Bumelia celastrina* registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	5.05	4.90	10.41	9.80	73.35	103.05	206.56	15.77	26.03	217.50
Error estándar	0.15	0.0	0.27	0.31	1.96	1.76	3.31	0.31	0.30	3.19
Mediana	4.90	4.90	9.80	9.80	74.73	102.90	210.70	14.70	26.95	220.0
Desviación estándar	0.61	0.0	1.09	1.26	7.87	7.07	13.26	1.25	1.22	12.78
Varianza	0.37	0.0	1.20	1.60	62.00	49.99	175.84	1.57	1.50	163.33
Rango	2.0	0.0	2.0	5.0	22.0	20.0	41.65	2.0	2.0	40.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas·mm⁻²), n=16.

Cuadro 17. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Condalia hookeri* registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	4.90	4.90	11.97	7.50	45.94	62.30	137.50	12.56	22.20	168.13
Error estándar	0.0	0.0	0.30	0.15	2.39	2.13	3.31	0.49	0.52	3.12
Mediana	4.90	4.90	12.25	7.35	47.78	61.25	138.42	12.25	22.05	170.0
Desviación estándar	0.0	0.0	1.23	0.61	9.57	8.54	13.25	1.97	2.09	12.50
Varianza	0.0	0.0	1.52	0.37	91.63	72.96	175.72	3.90	4.37	156.25
Rango	0.0	0.0	5.0	2.0	29.0	29.0	39.20	5.0	5.0	45.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$), n=16.

Cuadro 18. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Havardia pallens* registrados bajo condiciones de humedad suficiente (época húmeda) en el suelo.

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	3.22	3.52	5.05	6.28	69.06	65.20	152.32	14.59	25.27	224.38
Error estándar	0.29	0.31	0.15	0.31	2.61	1.68	3.63	0.37	0.29	2.95
Mediana	2.45	2.45	4.90	7.35	64.93	63.70	153.12	14.70	24.50	225
Desviación estándar	1.17	1.25	0.61	1.25	10.44	6.75	14.53	1.49	1.17	11.81
Varianza	1.37	1.57	0.37	1.57	109.02	45.56	211.17	2.23	1.37	139.58
Rango	2	2	2	2	34	23	49.	5	2	45

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$), n=16.

Cuadro 19. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para detectar diferencias estadísticas en los rasgos anatómicos entre las cinco especies arbóreas durante la época húmeda y de sequía.

Rasgo anatómico	Época húmeda		Época de sequía	
	χ^2	Valor p	χ^2	Valor p
GCad	43.764	<0.001	57.642	<0.001
GCab	40.056	<0.001	34.230	<0.001
GEad	67.402	<0.001	64.859	<0.001
GEab	49.145	<0.001	52.114	<0.001
GPE	54.098	<0.001	64.818	<0.001
GPES	66.815	<0.001	59.132	<0.001
GTF	48.322	<0.001	60.153	<0.001
AE	56.038	<0.001	71.133	<0.001
LE	61.232	<0.001	65.919	<0.001
DE	69.381	<0.001	74.512	<0.001

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

8.2.1.1. Relación entre los rasgos anatómicos foliares

Las correlaciones existentes entre los rasgos anatómicos obtenidas del análisis de correlación de Spearman reflejaron que en *D. texana*, el GTF se correlacionó significativamente con el GCS ($\rho=0.555$, $p=0.025$), GPE ($\rho=0.806$, $p<0.001$) y el GPES ($\rho=0.627$, $p=0.009$) (Cuadro 20). En *C. laevigata*, el GTF mostró correlación negativa con el GEad ($\rho=-0.599$, $p=0.014$) y positiva con el GPE ($\rho=0.705$, $p=0.002$), el GPES ($\rho=0.893$, $p<0.001$) y el AE ($\rho=0.661$, $p=0.005$). De igual manera el AE se correlacionó positivamente con el GEad ($\rho=0.640$, $p=0.008$), GPES ($\rho=0.529$, $p=0.035$) y el LE ($\rho=0.756$, $p=0.001$) (Cuadro 21). Para *B. celastrina*, se detectó correlación positiva y significativa entre el GEab y el GCad ($\rho=0.516$, $p=0.041$), el GPES y el GPE ($\rho=0.594$, $p=0.015$). Asimismo, el GTF se correlacionó positiva y significativamente con el GPE ($\rho=0.815$, $p<0.001$) y con el GPES ($\rho=0.901$, $p<0.001$) (Cuadro 22). Por su parte, en *C. hookeri* se observaron correlaciones positivas entre el GTF con el GPE ($\rho=0.776$, $p<0.001$), GPES ($\rho=0.666$, $p=0.005$) y la DE ($\rho=0.536$, $p=0.032$). Igualmente, se detectó correlación positiva entre el AE y el GEad ($\rho=0.530$, $p=0.035$) y la DE con el GPES ($\rho=0.271$, $p=0.025$) (Cuadro 23). En *H. pallens* el GPE mostró correlaciones positivas y significativas con el GPES ($\rho=0.521$, $p=0.038$) y el GTF ($\rho=0.965$, $p<0.001$). Asimismo, el GPES se correlacionó positivamente con GTF ($\rho=0.688$, $p=0.003$) y negativamente con el AE ($\rho=-0.533$, $p=0.033$) (Cuadro 24).

Cuadro 20. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Diospyros texana* en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	-0.309	-	0.434	0.424	0.555	-0.048	0.467	-0.041
GCab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GEad	0.245	-	-	-	-	-0.446	-0.256	-	0.189	-0.145
GEab	-	-	-	-	0.097	-0.416	-0.231	-	0.327	-0.097
GPE	0.093	-	-	0.722	-	0.160	0.806	-0.069	-0.051	-0.342
GPES	0.102	-	0.083	0.109	0.555	-	0.627	-0.184	-0.182	-0.106
GTF	0.025	-	0.339	0.389	<0.001	0.009	-	0.069	0.211	-0.221
AE	0.861	-	-	-	0.800	0.496	0.800	-	-	0.069
LE	0.068	-	0.483	0.216	0.852	0.501	0.432	-	-	0.211
DE	0.879	-	0.591	0.721	0.194	0.696	0.412	0.800	0.432	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 21. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Celtis laevigata* en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GCab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GEad	-	-	-	-0.441	0.016	0.568	-0.599	0.640	0.738	0.167
GEab	-	-	0.088	-	0.120	-0.162	-0.147	-0.144	-0.323	0.330
GPE	-	-	0.954	0.659	-	0.413	0.705	0.347	0.070	-0.124
GPES	-	-	0.022	0.548	0.112	-	0.893	0.529	0.400	-0.080
GTF	-	-	0.014	0.588	0.002	<0.001	-	0.661	0.479	-0.045
AE	-	-	0.008	0.595	0.187	0.035	0.005	-	0.756	0.323
LE	-	-	0.001	0.223	0.797	0.125	0.060	0.001	-	0.112
DE	-	-	0.537	0.212	0.647	0.769	0.868	0.222	0.679	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 22. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Bumelia celastrina* en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	-0.149	0.516	-0.367	-	-0.141	0.293	0.200	0.201
GCab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GEad	0.582	-	-	-	-0.063	0.254	0.189	-0.218	0.149	-0.273
GEab	0.041	-	-	-	-0.205	-0.124	-0.027	-	0.258	-0.111
GPE	0.162	-	0.816	0.446	-	0.594	0.815	-0.303	0.014	0.011
GPES	-	-	0.343	0.648	0.015	-	0.901	0.069	0.014	-0.229
GTF	0.604	-	0.484	0.920	<0.001	<0.001	-	-0.137	-0.084	-0.100
AE	0.271	-	0.417	-	0.253	0.799	0.612	-	-0.098	0.014
LE	0.458	-	0.582	0.334	0.959	0.958	0.756	0.719	-	-0.417
DE	0.455	-	0.306	0.681	0.967	0.394	0.712	0.959	0.108	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 23. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Condalia hookeri* en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GCab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GEad	-	-	-0.403	-0.341	-0.084	-0.297	0.530	-0.381	-0.079	-
GEab	-	-	0.122	0.394	-0.085	0.252	-0.060	-0.030	0.028	-
GPE	-	-	0.197	0.131	0.112	0.776	-0.150	-0.137	0.313	-
GPES	-	-	0.756	0.756	0.679	0.666	0.198	0.447	0.557	-
GTF	-	-	0.264	0.346	<0.001	0.005	0.049	0.161	0.536	-
AE	-	-	0.035	0.826	0.580	0.461	0.858	0.012	0.271	-
LE	-	-	0.145	0.913	0.612	0.083	0.552	0.966	0.286	-
DE	-	-	0.771	0.917	0.237	0.025	0.032	0.309	0.283	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 24. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Havardia pallens* en condiciones de humedad suficiente (época húmeda). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad		0.221	-0.174	-0.221	0.327	-0.356	0.176	0.322	0.072	-0.224
GCab	0.411		-0.228	-0.238	0.097	-0.402	-0.014	0.317	0.185	0.097
GEad	0.519	0.396		-0.293	-0.370	-0.369	-0.421	0.034	-0.172	0.057
GEab	0.411	0.375	0.271		-0.361	0.069	-0.233	0.134	0.386	0.084
GPE	0.217	0.720	0.159	0.170		0.521	0.965	-0.063	-0.140	-0.081
GPES	0.176	0.123	0.159	0.799	0.038		0.688	-0.533	-0.222	0.172
GTF	0.515	0.960	0.104	0.386	<0.001	0.003		-0.173	-0.190	0.036
AE	0.224	0.231	0.900	0.622	0.817	0.033	0.522		0.088	0.261
LE	0.791	0.493	0.524	0.139	0.606	0.409	0.480	0.745		-0.242
DE	0.405	0.720	0.834	0.758	0.766	0.525	0.895	0.329	0.366	

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

8.2.2. Época de sequía

El valor mínimo y máximo del grosor para cada rasgo anatómico muestran la variación entre las especies estudiadas, tal es el caso para el GCad cuyos valores fluctuaron entre 5 μm (*D. texana*, *C. laevigata*, *C. hookeri* y *H. pallens*) y 12 μm (*B. celastrina*), mientras que el GCab mostró valores que variaron entre 5 μm (todas las especies) y 10 μm (*C. hookeri*). Por otro lado, el GEad presentó una variación de 5 μm (*H. pallens*) a 22 μm (*C. laevigata*); por su parte, el GEab presentó valores entre 5 μm (*C. hookeri* y *H. pallens*) y 12 μm (*C. laevigata*); en cambio, el GPE varió de 38 μm (*D. texana*) a 98 μm (*C. laevigata*), en tanto el GPES fluctuó de 37 μm (*C. laevigata*) a 110 μm (*B. celastrina*). Finalmente, los valores del GTF se encontraron entre 124.95 μm (*H. pallens*) y 232.75 μm (*B. celastrina*). Por otro lado, los valores máximos y mínimos del AE variaron de 7 μm (*C. laevigata*) a 25 μm (*D. texana*), y para la LE la variación fue entre 17 μm (*C. laevigata* y *H. pallens*) a 34 μm (*D. texana*). Por su parte los valores máximos y mínimos para la DE (No. de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$) presentaron valores entre 90 (*D. texana*) y 535 (*C. laevigata*), respectivamente (Cuadro 13).

Los estadísticos descriptivos para cada uno de los rasgos anatómicos evaluados de cada especie arbórea se ilustran en los Cuadros 25, 26, 27, 28 y 29. En relación a los valores de la media para los rasgos anatómicos de las especies, el mayor GCad (10.41 μm), GCab (6.90 μm), GPES (95.24 μm) y GTF (201.82 μm) se presentaron en *B. celastrina*; los valores máximos para el GEad (19.75 μm), GEab (9.95 μm) y GPE (80.85 μm) se observaron en *C. laevigata*. Finalmente, la mayor longitud del AE (20.91 μm) y LE (31.68 μm) se mostraron en *D. texana*. Por el contrario, *D. texana* mostró el menor GPE (66.48 μm) y DE (110 No. de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$); por su parte, *C. laevigata* presentó el menor LE (18.83 μm) y AE (9.34 μm); *C. hookeri* reflejó el menor GCad (4.90 μm), GCab (7.04 μm) y GTF (136.89 μm). Finalmente, *H. pallens* presentó menor GEad (7.20 μm) y GEab (5.67 μm)

La prueba estadística de Kruskal-Wallis indicó que existieron diferencias significativas ($p < 0.001$) entre las especies para los diferentes rasgos anatómicos (GCad, GCab, GEad, GCab, GPE, GPES, GTF, AE, LE y la DE). (Cuadro 19).

Cuadro 25. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Dyospiros texana* registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco).

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	5.82	4.90	11.64	7.35	40.67	66.48	136.85	20.91	31.68	110.0
Error estándar	0.30	0.0	0.52	0.0	0.73	1.48	1.65	0.59	0.36	2.70
Mediana	4.90	4.90	11.03	7.35	40.42	66.15	136.47	22.05	31.85	110.0
Desviación estándar	1.22	0.0	2.09	0.0	2.94	5.93	6.62	2.39	1.44	10.80
Varianza	1.50	0.0	4.40	0.0	8.64	35.23	43.84	5.74	2.09	116.66
Rango	2.0	0.0	5.0	0.0	11.0	17.0	21.05	7.0	5.0	40.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$), $n=16$.

Cuadro 26. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Celtis laevigata* registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco).

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	5.67	4.90	19.75	9.95	80.85	45.63	166.75	9.34	18.83	496.25
Error estándar	0.29	0.0	0.47	0.35	2.01	2.19	3.50	0.24	0.29	5.74
Mediana	4.90	4.90	19.60	9.80	78.40	45.33	167.82	9.80	19.60	490.0
Desviación estándar	1.17	0.0	1.89	1.40	8.05	8.76	14.01	0.98	1.17	22.98
Varianza	1.37	0.0	3.57	1.97	64.82	76.73	196.45	0.97	1.37	528.33
Rango	2.0	0.0	7.0	5.0	27.0	29.0	46.55	2.0	2.0	70

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$), $n=16$.

Cuadro 27. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Bumelia celastrina* registrados bajo condiciones de humedad limitada (época húmeda) en el suelo (kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco).

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	10.41	6.89	9.80	7.50	71.97	95.24	201.81	15.31	24.19	216.88
Error estándar	0.41	0.24	0.38	0.15	2.64	2.74	5.11	0.27	0.44	3.31
Mediana	9.80	7.35	9.80	7.35	69.83	94.33	200.90	14.70	24.50	215.0
Desviación estándar	1.67	0.98	1.55	0.61	10.58	10.98	20.45	1.09	1.76	13.27
Varianza	2.80	0.97	2.40	0.37	111.94	120.75	418.47	1.20	3.10	176.25
Rango	5.0	2.0	5.0	2.0	25.0	34.0	61.25	2.0	5.0	35.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas·mm⁻²), n=16.

Cuadro 28. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Condalia hookeri* registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo ($\text{kg H}_2\text{O}\cdot\text{kg}^{-1}$ suelo seco).

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	4.90	7.04	11.03	6.58	51.60	55.74	136.89	12.25	21.28	133.13
Error estándar	0	0.54	0.31	0.53	0.93	1.37	1.75	0.31	0.29	1.81
Mediana	4.90	7.35	11.03	4.90	50.23	53.90	137.20	12.25	22.05	135
Desviación estándar	0.0	2.16	1.26	2.13	3.73	5.47	7.03	1.26	1.17	7.27
Varianza	0.0	4.70	1.60	4.57	13.98	30.01	49.52	1.60	1.37	52.91
Rango	0.0	5.0	2.0	5.0	12.0	20.0	24.50	5.0	2.0	25.0

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas $\cdot\text{mm}^{-2}$), $n= 16$.

Cuadro 29. Estadísticos descriptivos para diferentes rasgos anatómicos foliares de *Havardia pallens* registrados bajo condiciones de humedad limitada (época de sequía) en el suelo (kg H₂O·kg⁻¹ suelo seco).

Estadístico	Rasgo anatómico (μm)									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
Media	7.20	5.67	5.82	5.05	66.32	62.78	152.83	11.48	20.52	190.31
Error estándar	0.15	0.29	0.30	0.15	2.03	2.47	3.41	0.29	0.37	3.21
Mediana	7.35	4.90	4.90	4.90	64.93	62.48	155.57	12.25	19.60	192.50
Desviación estándar	0.61	1.17	1.22	0.61	8.14	9.91	13.66	1.17	1.51	12.84
Varianza	0.37	1.37	1.50	0.37	66.26	98.34	186.86	1.37	2.30	164.89
Rango	2	2	2	2	25	34	53.90	2	5	45

GCad (grosor de cutícula adaxial, μm), GCab (grosor de la cutícula abaxial, μm), GEad (grosor de la epidermis adaxial, μm), GEab (grosor de la epidermis abaxial, μm), GPE (grosor del parénquima en empalizada, μm), GPES (grosor del parénquima esponjoso, μm), GTF (grosor total foliar, μm), AE (ancho del estoma, μm), LE (largo del estoma, μm) y DE (densidad estomática, número de estomas·mm⁻²), n=16.

8.2.2.1. Relación entre los rasgos anatómicos foliares

Las correlaciones detectadas entre los rasgos anatómicos obtenidas del análisis de correlación de Spearman mostraron que en *D. texana* el GTF se correlacionó estadística y positivamente con el GPES ($\rho=0.841$, $p<0.001$), así como la DE mostró una correlación negativa pero significativa con el LE ($\rho=-0.660$, $p=0.005$) (Cuadro 30). En *C. laevigata* el GTF mostró una correlación positiva y significativa con el GPE ($\rho=-0.715$, $p=0.002$) y el GPE ($\rho=0.787$, $p<0.001$), de igual manera, el GEab se correlacionó positivamente con el GEad ($\rho=0.497$, $p=0.050$) (Cuadro 31). Para *B. celastrina* se detectó una correlación negativa entre el GEab y el GCab ($\rho=-0.537$, $p=0.032$), una asociación positiva entre el GPES y el GPE ($\rho=0.561$, $p=0.024$), de igual manera, el GTF se correlacionó positivamente con el GEad ($\rho=0.499$, $p=0.049$), el GPE ($\rho=0.839$, $p<0.001$) y con el GPES ($\rho=0.881$, $p<0.001$) (Cuadro 32). En *C. hookeri*, el GEab mostró correlación negativa y significativa entre el GCab ($\rho=-0.885$, $p<0.001$) y el AE ($\rho=-0.575$, $p=0.020$); de igual manera, el AE mostró correlación positiva entre el GCab ($\rho=0.580$, $p=0.018$) y negativa con el GEad ($\rho=-0.500$, $p=0.049$). El GTF se correlacionó positivamente con el GPES ($\rho=0.811$, $p<0.001$) (Cuadro 33). Finalmente, en *H. pallens* el GCab mostró correlación negativa con el GEad ($\rho=-0.522$, $p=0.038$). Asimismo, el GTF se correlacionó positivamente con GPE ($\rho=0.676$, $p=0.004$) y el GPES ($\rho=0.707$, $p=0.002$) (Cuadro 34).

Cuadro 30. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Diospyros texana* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	0.061	-	-0.373	0.142	0.225	0.030	0.016	-0.187
GCab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GEad	0.823	-	-	-	0.203	-0.317	0.096	-0.097	-0.408	0.305
GEab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GPE	0.155	-	0.451	-	-	-0.034	0.303	0.015	-0.026	0.109
GPES	0.601	-	0.232	-	0.902	-	0.841	0.096	0.272	-0.376
GTF	0.402	-	0.723	-	0.255	<0.001	-	0.027	0.136	-0.299
AE	0.912	-	0.722	-	0.957	0.723	0.921	-	0.479	-0.168
LE	0.953	-	0.116	-	0.924	0.307	0.615	0.061	-	-0.660
DE	0.489	-	0.251	-	0.688	0.152	0.261	0.535	0.005	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 31. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Celtis laevigata* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	-0.119	0.179	0.075	0.180	0.073	0.324	0.455	-0.044
GCab	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GEad	0.661	-	-	0.497	-0.105	-0.051	0.133	-0.161	-0.068	0.409
GEab	0.508	-	0.050	-	0.177	0.418	0.482	-0.234	0.089	0.278
GPE	0.784	-	0.698	0.513	-	0.280	0.715	0.124	0.387	0.439
GPES	0.506	-	0.852	0.107	0.294	-	0.787	0.160	0.075	0.034
GTF	0.787	-	0.624	0.058	0.002	<0.001	-	0.157	0.176	0.384
AE	0.221	-	0.551	0.384	0.648	0.554	0.562	-	0.022	-0.053
LE	0.077	-	0.803	0.742	0.138	0.783	0.514	0.937	-	-0.044
DE	0.870	-	0.116	0.297	0.089	0.900	0.142	0.846	0.870	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 32. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Bumelia celastrina* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad		-0.038	0.293	-0.123	0.369	0.138	0.325	-0.449	-0.097	0.026
GCab	0.888		-0.261	-0.537	-0.356	0.052	-0.070	-0.092	-0.076	0.071
GEad	0.271	0.328		0.422	0.442	0.300	0.499	-	-0.314	0.428
GEab	0.649	0.032	0.104		0.344	0.197	0.309	0.447	0.061	0.370
GPE	0.160	0.176	0.086	0.192		0.561	0.839	-0.128	0.091	-0.268
GPES	0.609	0.847	0.259	0.465	0.024		0.881	-0.063	-0.077	-0.073
GTF	0.220	0.798	0.049	0.245	<0.001	<0.001		-0.078	-0.015	-0.107
AE	0.081	0.733	-	0.082	0.636	0.817	0.773		0.137	0.414
LE	0.720	0.780	0.237	0.822	0.737	0.778	0.955	0.614		-0.226
DE	0.923	0.795	0.098	0.158	0.315	0.789	0.693	0.111	0.400	

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 33. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Condalia hookeri* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GCab	-	-	-0.145	-0.885	0.299	0.149	0.272	0.580	-0.266	0.298
GEad	-	0.592	-	0.197	0.015	0.221	0.410	-0.500	-0.135	0.324
GEab	-	<0.001	0.465	-	-0.272	-0.138	-0.145	-0.575	0.261	-0.435
GPE	-	0.261	0.957	0.307	-	-0.170	0.307	0.088	-0.363	0.449
GPES	-	0.581	0.410	0.610	0.530	-	0.811	-0.221	-0.134	0.373
GTF	-	0.308	0.115	0.593	0.248	<0.001	-	-0.300	-0.383	0.449
AE	-	0.018	0.049	0.020	0.747	0.410	0.258	-	-	0.014
LE	-	0.319	0.619	0.329	0.167	0.620	0.143	-	-	-0.106
DE	-	0.262	0.221	0.092	0.081	0.373	0.081	0.959	0.695	-

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Cuadro 34. Coeficientes de correlación (r_s (ρ_s)) por rangos de Spearman ($n=16$) entre rasgos anatómicos foliares de *Havardia pallens* en condiciones de humedad limitada (época de sequía). Valores por encima de la diagonal representan el coeficiente de correlación mientras que por debajo de la diagonal representan el valor p .

	Rasgo anatómico									
	GCad	GCab	GEad	GEab	GPE	GPES	GTF	AE	LE	DE
GCad		0.174	-0.333	0.067	-0.028	0.310	0.309	0.383	0.189	0.085
GCab	0.519		-0.522	-0.174	-0.367	0.059	-0.190	-0.127	-0.148	-0.386
GEad	0.207	0.038		-0.200	0.253	-0.070	0.126	0.244	-0.094	-
GEab	0.806	0.519	0.458		0.309	0.423	0.421	0.174	-0.189	0.057
GPE	0.918	0.162	0.345	0.244		0.018	0.676	0.191	-0.134	0.064
GPES	0.242	0.828	0.795	0.103	0.948		0.707	-0.088	-0.164	0.019
GTF	0.245	0.480	0.641	0.105	0.004	0.002		0.117	-0.141	0.044
AE	0.143	0.639	0.363	0.519	0.479	0.745	0.666		-	0.134
LE	0.484	0.585	0.728	0.484	0.621	0.543	0.602	-		-0.304
DE	0.754	0.140	-	0.834	0.815	0.945	0.871	0.622	0.253	

GCad (grosor de cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

Durante la época de sequía, las especies mostraron un incremento en algunos rasgos anatómicos; *D. texana*, *C. laevigata*, *B. celastrina* y *H. pallens*, en el GCad (Figura 23 a); *B. celastrina*, *C. hookeri* y *H. pallens*, en el GCab (Figura 23 b); *D. texana*, *C. laevigata* y *H. pallens*, en el GEad (Figura 23 c); *C. laevigata*, en el GEab (Figura 23 d); *C. laevigata* y *C. hookeri*, en el GPE (Figura 23 e); *C. laevigata*, en el GTF (Figura 24 a); y *D. texana*, en el LE (Figura 24 c). Por el contrario, se reflejó una reducción en el grosor de siete rasgos en las diferentes especies: *B. celastrina* y *C. hookeri*, en el GEad (Figura 23 c); *B. celastrina*, *C. hookeri* y *H. pallens*, en el GEab (Figura 23 d); *D. texana* y *H. pallens*, en el GPE (Figura 23 e); *D. texana*, *B. celastrina*, *C. hookeri* y *H. pallens*, en el GPES (Figura 23 f); *D. texana* y *B. celastrina*, en el GTF (Figura 24 a); *D. texana*, *C. laevigata* y *H. pallens* en el AE (Figura 24 b); *C. laevigata*, *B. celastrina*, *C. hookeri* y *H. pallens*, en el LE (Figura 24 c); y *D. texana*, *C. laevigata*, *C. hookeri* y *H. pallens* en la DE (Figura 24 d).

En relación con lo anterior y de acuerdo a la prueba de Mann-Whitney U, *D. texana* mostró diferencias en el GEad ($p=0.015$), GPES ($p<0.001$), GTF ($p=0.016$), AE ($p=0.001$) y la DE ($p<0.001$); por su parte, *C. laevigata* reflejó diferencias en los rasgos como el GCad ($p=0.017$), AE ($p<0.001$), LE ($p<0.001$) y la DE ($p=0.002$); por otro lado, las diferencias para *B. celastrina* se mostraron en GCad ($p<0.001$), GCab ($p<0.001$), GEab ($p<0.001$), GPES ($p=0.024$) y en el LE ($p=0.004$); para *C. hookeri* los rasgos que mostraron diferencias fueron el GCab ($p=0.001$), GEad ($p=0.044$), GPES ($p=0.018$) y la DE ($p<0.001$); por último, *H. pallens* mostró diferencias significativas en el GCad ($p<0.001$), GCab ($p<0.001$), GEad ($p=0.035$), GEab ($p=0.003$), AE ($p<0.001$), LE ($p<0.001$) y en la DE ($p<0.001$) (Cuadro 35).

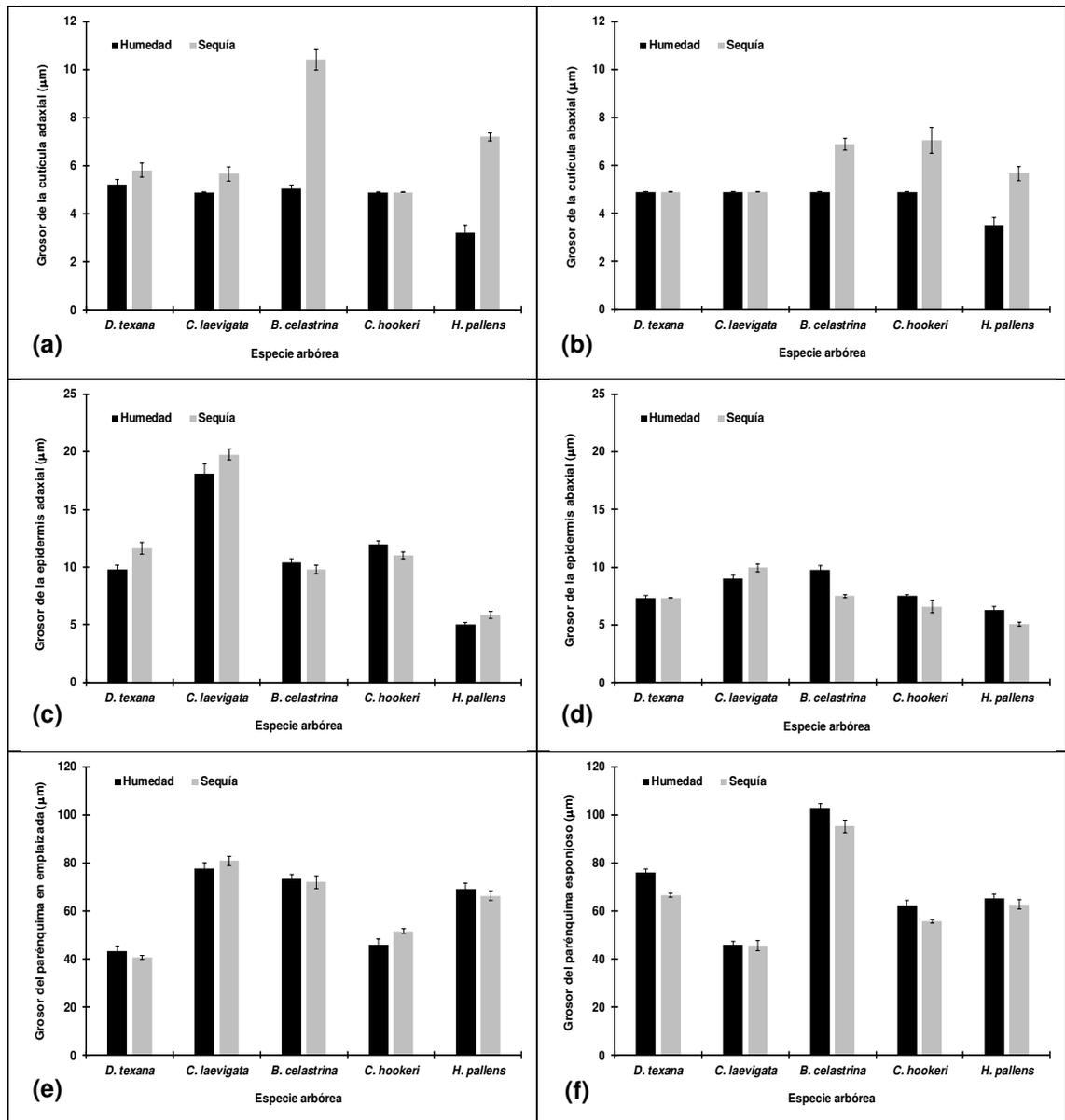


Figura 23. Grosor de la cutícula adaxial (a), grosor de la cutícula abaxial (b), grosor de la epidermis adaxial (c), grosor de la epidermis abaxial (d), grosor del parénquima en empalizada (e), grosor del parénquima esponjoso (f) en el tejido foliar de cinco especies arbóreas estudiadas en la época húmeda (barra negra) y época de sequía (barra gris). Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=16).

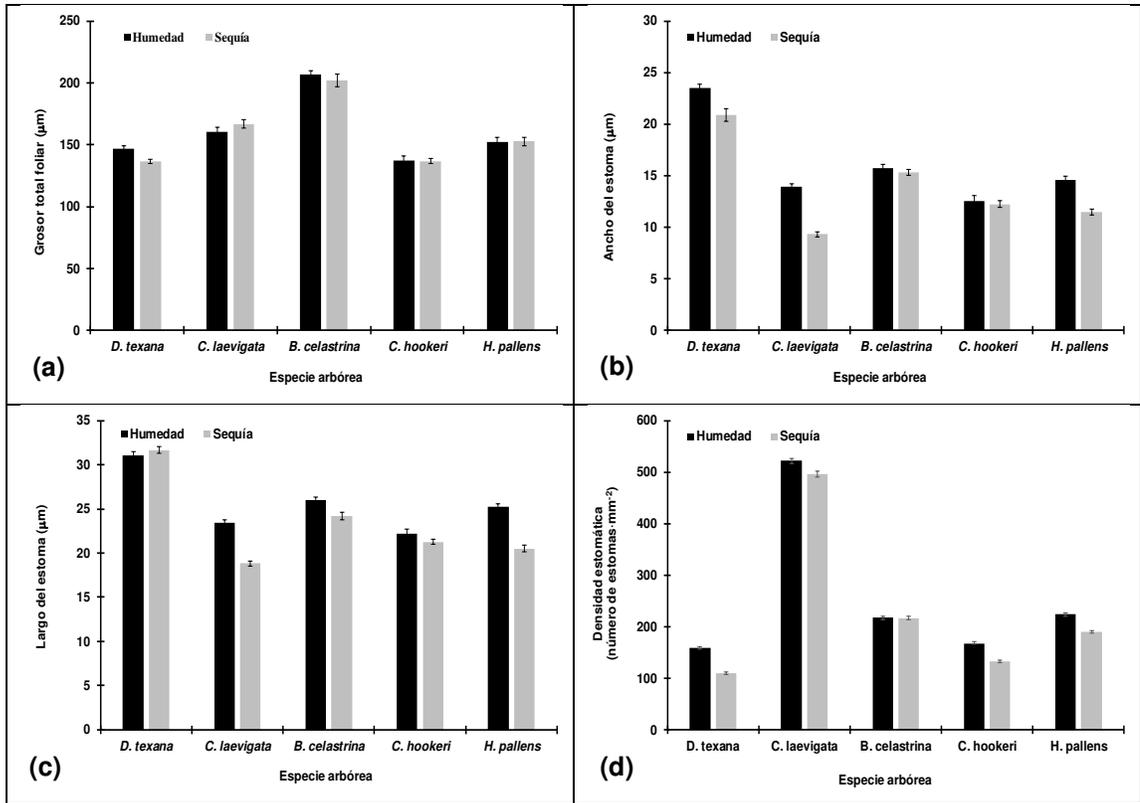


Figura 24. Grosor total foliar (a), ancho del estoma (b), largo del estoma (c) y densidad estomática (d) en el tejido foliar de cinco especies arbóreas estudiadas en la época húmeda (barra negra) y época de sequía (barra gris). Cada valor graficado representa la media \pm error estándar de la media (n=16).

Cuadro 35. Valores Z y *p* de la prueba de Mann-Whitney U para detectar diferencias significativas entre la época húmeda y época de sequía para diferentes rasgos anatómicos de cinco especies arbóreas.

Rasgo anatómico	Estadístico	Especie arbórea				
		<i>D. texana</i>	<i>C. laevigata</i>	<i>B. celastrina</i>	<i>C. hookeri</i>	<i>H. pallens</i>
GCad	Valor Z	-1.607	-2.396	-5.118	0.000	-5.128
	Valor <i>p</i>	0.108	0.017	<0.001	1.000	<0.001
GCab	Valor Z	0.000	0.000	-4.605	-3.436	-3.779
	Valor <i>p</i>	1.000	1.000	<0.001	0.001	<0.001
GEad	Valor Z	-2.429	-1.922	-1.202	-2.010	-2.104
	Valor <i>p</i>	0.015	0.055	0.229	0.044	0.035
GEab	Valor Z	0.000	-1.873	-4.471	-1.837	-3.003
	Valor <i>p</i>	1.000	0.061	<0.001	0.066	0.003
GPE	Valor Z	-0.758	-1.335	-0.248	-1.852	-0.891
	Valor <i>p</i>	0.448	0.182	0.804	0.064	0.373
GPES	Valor Z	-3.768	-0.268	-2.257	-2.358	-0.609
	Valor <i>p</i>	<0.001	0.789	0.024	0.018	0.543
GTF	Valor Z	-2.417	-1.208	-0.585	-0.264	-0.170
	Valor <i>p</i>	0.016	0.227	0.558	0.791	0.865
AE	Valor Z	-3.469	-5.112	-1.099	-0.590	-4.499
	Valor <i>p</i>	0.001	<0.001	0.272	0.555	<0.001
LE	Valor Z	-1.242	-5.019	-2.909	-1.358	-4.997
	Valor <i>p</i>	0.214	<0.001	0.004	0.174	<0.001
DE	Valor Z	-4.845	-3.170	-0.038	-4.855	-4.660
	Valor <i>p</i>	<0.001	0.002	0.962	<0.001	<0.001

GCad (grosor de la cutícula adaxial), GCab (grosor de la cutícula abaxial), GEad (grosor de la epidermis adaxial), GEab (grosor de la epidermis abaxial), GPE (grosor del parénquima en empalizada), GPES (grosor del parénquima esponjoso), GTF (grosor total foliar), AE (ancho del estoma), LE (largo del estoma) y DE (densidad estomática).

9. DISCUSIÓN

9.1. Relaciones hídricas

La heterogeneidad de las variables ambientales en el sitio de estudio (precipitación, temperatura, humedad relativa y el contenido de humedad en el suelo) reflejó una marcada estacionalidad temporal (época húmeda y época de sequía), la cual se debe principalmente a las características típicas de las regiones áridas y semiáridas (Breshears et al., 1998), siendo la sequía el fenómeno más típico en estos ecosistemas (González-Rodríguez y Cantú-Silva, 2001).

La distribución estacional de la precipitación contribuyó a altos contenidos gravimétricos de la humedad del suelo durante la época húmeda y bajos durante la época de sequía, siendo los perfiles de 0-10 cm y 10-20 cm los más sensibles a los diferentes eventos de precipitación, manteniendo altos contenidos de humedad debido a su condición arcilloso-limosa, el cual de acuerdo con Shaxson y Barber (2005), cuenta con una capacidad alta de almacenamiento de agua disponible para las plantas. Los contenidos gravimétricos de la humedad del suelo descritos en este estudio de manera estacional concuerdan con lo reportado por diferentes autores (López-Hernández et al., 2010; González-Rodríguez et al., 2011b; González-Rodríguez et al., 2016).

De manera estacional, los potenciales hídricos antes del amanecer y al mediodía estuvieron estrechamente ligados con el contenido gravimétrico de humedad del suelo. En este sentido, durante las fechas de muestreo donde hubo alta disponibilidad de humedad, las cinco especies mostraron altos potenciales hídricos (-1.6 MPa a -0.2 MPa), por el contrario, en condiciones de bajos contenidos de humedad mostraron reducción del potencial hídrico en *D. texana*, *C. laevigata* y *C. hookeri* (de -4.0 MPa a -2.3 MPa). Lo anterior confirma lo reportado por Godoy-Ávila et al. (2005), quienes indican que un mayor contenido gravimétrico de humedad en el suelo refleja una mayor hidratación del tejido foliar de la planta mostrando potenciales hídricos altos y viceversa. Durante el

mediodía, en diferentes fechas de muestreo (Sep-22, Mar-23 y Ago-24) específicamente cuando el suelo reflejó bajos contenidos de humedad (período de sequía), una respuesta inusual se vio reflejada en el potencial hídrico de *B. celastrina* y *H. pallens*, mostrando potenciales hídricos más altos que antes del amanecer, respuesta que se debe ocasionalmente a que las hojas de los árboles con el tiempo y a finales de los períodos de sequía pierden control en la resistencia estomática (Rojas-Jimenez y Gutiérrez, 2011), presentando transpiración nocturna de agua, consecuencia de la baja disponibilidad agua en el suelo o de nutrientes, o altos déficit de saturación del aire (Moore et al., 2008), impidiendo que los árboles puedan rehidratarse durante la noche (Rojas-Jimenez y Gutiérrez, 2011) propiciando que los potenciales hídricos antes del amanecer sean relativamente bajos. En general, de manera estacional durante las fechas de muestreo con bajos contenidos de humedad *B. celastrina* y *H. pallens* mostraron potenciales hídricos más altos que *D. texana*, *C. laevigata* y *C. hookeri*, los cuales probablemente pudieron estar relacionados a la diferente capacidad de transporte de agua del sistema vascular en cada especie (Bucci et al., 2011).

Las correlaciones existentes entre las variables ambientales con el potencial hídrico estacional antes del amanecer reflejó que la precipitación y el contenido gravimétrico de humedad en el suelo a las cinco diferentes profundidades influyeron significativa y positivamente en la variabilidad de los potenciales hídricos de las cinco especies, por otro lado, para el potencial hídrico al mediodía solo la precipitación fue la que mostró mayor correlación (positiva) con la fluctuación de los potenciales hídricos de las cinco especies. Los resultados obtenidos concuerdan a lo reportado por González-Rodríguez et al. (2016), González Rodríguez et al. (2018) y Pivovarovoff et al. (2018).

Durante la época húmeda, el curso diurno del potencial hídrico de las cinco especies arbóreas mostró un comportamiento típico en su fluctuación, mostrando potenciales hídricos altos antes del amanecer y durante la tarde noche, y bajos durante el mediodía. Esto se debe principalmente a que durante el mediodía existe el máximo desequilibrio entre la transpiración y la absorción (Azcon-Bieto

y Talon,1993). Lo anterior, se debió a que antes del amanecer las variables de la demanda evaporativa son relativamente bajas en comparación al mediodía que son altas, permitiendo que las especies regularan su transpiración (Azcón-Bieto y Talón, 2008) dando como resultado la fluctuación en el potencial hídrico de las especies. En este sentido, Rojas-Jimenez y Gutiérrez (2011), mencionan que un curso diurno típico del potencial hídrico de especies arbóreas incrementa la actividad fotosintética, provocando un mayor crecimiento. Por otra parte, durante la época de sequía las cinco especies mostraron un curso diurno estacional atípico con potenciales hídricos bajos antes del amanecer y durante la tarde noche, y altos al mediodía. Los potenciales hídricos bajos antes del amanecer se deben principalmente a que estas especies cuentan con vasos estrechos (Rodríguez et al., 2016), lo que provoca mayor riesgo a la cavitación y embolismo en condiciones de sequía (Azcón-Bieto y Talón, 1993; Rodríguez et al., 2016). Así mismo, esta respuesta se da en especies xerófitas de ecosistemas semiáridos a causa de que existe un desajuste antes del amanecer entre el potencial hídrico foliar y el potencial hídrico del suelo a causa de una acumulación apoplástica de solutos, provocando una reducción en el transporte del agua por el xilema (Donovan et al., 2003), reduciendo su actividad fotosintética y, por ende, disminución en su crecimiento (Rojas-Jimenez y Gutiérrez, 2011).

Las correlaciones existentes entre la temperatura del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor con los potenciales hídricos durante la época húmeda para las cinco especies arbóreas de manera diurna concuerdan con lo reportado por González-Rodríguez et al. (2010), donde dichos autores reportaron correlación significativa y negativa entre el potencial hídrico con la temperatura y el déficit de presión de vapor para *F. angustifolia*, *C. pallida*, *Z. fagara* y *E. texana*. Por otra parte, la correlación diurna en la temporada de sequía de las variables de la demanda evaporativa con los potenciales hídricos (negativa con la humedad relativa y positiva con el déficit de presión de vapor) para *D. texana*, *C. laevigata*, *B. celastrina* y *C. hookeri*, difiere a lo reportado por dichos autores.

Lo anterior confirma que los potenciales hídricos de las cinco especies estudiadas estuvieron influenciados con las diferentes variables ambientales determinadas en este estudio. Por otro lado, es importante resaltar que al igual los potenciales hídricos de las especies vegetales están relacionados con el acceso al recurso hídrico a través de la profundidad de sus raíces, las regulación del uso del agua en relación con la conductividad hidráulica, la resistencia del xilema a la cavitación, conductancia estomática y a la conductancia de la cutícula, así como el almacenamiento de agua en el tallo (albura) y en el tejido foliar, su arquitectura hidráulica y la fenología de la planta (Pivovarov et al., 2018), que deben ser estudiados para tener una mejor comprensión del transporte del agua en estas especies arbóreas y entender con mayor precisión las respuestas fisiológicas y morfológicas que les permiten adaptarse a condiciones extremas como la sequía.

9.2. Anatomía foliar

Las diferencias condiciones ambientales prevaletientes durante la época húmeda (condiciones ambientales favorables) y de sequía (condiciones ambientales adversas) propició que existieran modificaciones en el grosor de los rasgos anatómicos foliares de las cinco especies, tales modificaciones concuerdan con lo observado por Medina et al. (2008), quienes interpretan estas modificaciones como adaptaciones a las condiciones ambientales del ecosistema donde se desarrollan, principalmente cuando existe baja disponibilidad de agua en el suelo causada por sequías (Smith et al., 1997), cuyas características son denominadas xeromórficas (Delbón et al., 2010). En este sentido, la presencia de una cutícula gruesa en la parte adaxial para *B. celastrina* y *H. pallens* y abaxial en *C. hookeri* durante la época de sequía, propició a que las especies tuvieran la capacidad de evitar la desecación (Ramírez y Goyes, 2005). Dicho engrosamiento se debe a que las células epidérmicas están recubiertas por ceras impermeables (Ramírez y Goyes, 2005) que evitan la pérdida de humedad de los tejidos internos de la hoja (Rueda, 2003), previniendo la desecación causada por la incidencia excesiva de la radiación (Marín et al., 2005), lo que provocó en gran medida que dichas especies presentaran potenciales hídricos más altos que las especies restantes. Resultados similares han sido reportados por Colombo et al. (2007) en el género *Calatropis*. Por su parte, el grosor de la epidermis adaxial y abaxial de *C. laevigata*, difiere a lo encontrado por Nughes et al. (2013), quienes describen un grosor en la epidermis adaxial y abaxial entre 32.7 μm y 22.3 μm en *Celtis ehrenbergiana*. Estos resultados, concuerdan a lo reportado por Araque et al. (2009) para *Cedrela odorata*, *Cordia thaisiana*, *Tabebuia rosea* y *Swietenia macrophylla* cuyos valores de la epidermis adaxial y abaxial fueron 24 μm y 18 μm ; 14 μm y 9 μm ; 18 μm y 12 μm ; y 24 μm y 11 μm , respectivamente. Dicha característica se debe a que *C. laevigata* se comporta como una especie decidua, reduciendo la cantidad de follaje en condiciones de sequía, por lo que presenta hojas que son típicas de ambientes semiáridos según lo reportado por Castro y Granada (2012) para el género *Bursera* en un clima tropical seco.

En general, durante la época húmeda y de sequía, *C. laevigata*, mostró mayor grosor en el parénquima en empalizada que el parénquima esponjoso, mientras que *D. texana*, *B. celastrina* y *C. hookeri* presentaron un mayor grosor del parénquima esponjoso que el parénquima en empalizada, reduciendo el intercambio de gases. Lo anterior se debe a que un alto grosor del parénquima en empalizada aumenta el número de células fotosintetizantes (mayor eficiencia en la fotosíntesis), en cambio, un bajo grosor del parénquima esponjoso permite que el tejido foliar realice un rápido intercambio de gases (Delbón et al., 2010). Resultados similares se han encontrado en *Colletia spinosissima*, *Heterothalamus alienus*, *Kageneckia lanceolata* y *Schinus fasciculatus* en una región semiárida de Sierras Chicas de Córdoba, Argentina (Delbón et al., 2010).

La disminución de las dimensiones de los estomas (largo y ancho) de las especies como se observó en *D. texana*, *C. laevigata* y *H. pallens* durante la época de sequía está estrechamente relacionada con la resistencia estomática a la transpiración (Toral et al., 2010). La disminución del tamaño de los estomas juega un papel importante en el proceso de aclimatación de las especies vegetales a condiciones de déficit hídrico. En este sentido, Aasamaa et al. (2001) menciona que existe una relación inversa entre el tamaño de la estoma y la resistencia a la sequía, lo que hace suponer que plantas con estomas pequeños son capaces de resistir períodos de sequía. Por tanto, la morfología de los estomas de diferentes especies vegetales son rasgos importantes que le ayuda a controlar la pérdida de agua, lo que les ha permitido adaptarse a los cambios de las condiciones ambientales extremas del sitio donde se desarrollan como la sequía. La disminución de las dimensiones de los estomas de las especies estudiadas, coincide con lo reportado por Toral et al. (2010). Dichos autores encontraron que en *Sequoia sempervirens* existió una disminución de las dimensiones estomáticas en diferentes plantaciones bajo condiciones de sequía.

Por otro lado, una alta densidad estomática en *C. laevigata*, *B. celastrina* y *H. pallens* durante la época húmeda respecto a *D. texana* y *C. hookeri* podrían indicar que estas especies tendrían una mayor conductancia al CO₂ y por ende

mayor eficiencia fotosintética (Nughes et al., 2013). Por el contrario, la reducción de la densidad estomática durante la época de sequía incrementaría la resistencia estomática y reduciría la transpiración (Takur, 1990). El área foliar (cm^2) de las cinco especies estudiadas, *D. texana* (7 cm^2), *C. laevigata* (27 cm^2), *B. celastrina* (5 cm^2), *C. hookeri* (4 cm^2) y *H. pallens* (15 cm^2) (Rodríguez et al., 2015) y la reducción de la densidad estomática y la dimensión de los estomas durante la época de sequía puede estar relacionada con potenciales hídricos altos para *B. celastrina* y *H. pallens* al mediodía, cuando las condiciones ambientales fueron adversas. Siendo que a mayor área foliar se presenta menor control estomático (Sperry et al., 2002), por lo que un área foliar pequeña podría ayudar a reducir eficazmente el área de la transpiración (Lebrija-Trejos et al., 2010).

Los resultados obtenidos para el grosor total foliar mostraron que *B. celastrina* mantiene un grosor foliar mayor durante la época húmeda y de sequía, lo que pueden estar relacionado con el mayor grosor de los tejidos que conforman el mesófilo (Colombo et al., 2007). Resultados similares fueron obtenidos por Araque et al. (2009), para *Cedrela odorata*, *Cordia thaisiana*, *Tabebuia rosea* y *Swietenia macrophylla*, donde encontraron valores del grosor total foliar de $279 \mu\text{m}$, $214 \mu\text{m}$, $189 \mu\text{m}$ y $221 \mu\text{m}$, respectivamente. La reducción del grosor total foliar durante la época de sequía en comparación a la época húmeda en *D. texana* puede indicar que un grosor alto está relacionado con la disponibilidad hídrica en el suelo durante la época húmeda (Araque et al., 2011). Lo anterior está asociado con las correlaciones existentes entre los rasgos anatómicos durante la época húmeda y de sequía para las cinco diferentes especies, donde la mayor correlación existió entre el GTF con el GPE y el GPES. Así mismo, la correlación positiva existente entre la DE con el LE y AE solo en *C. hookeri* difiere con lo reportado por Edwards y Díaz (2006), donde mencionan que la densidad estomática y el tamaño de los estomas en las plantas muestra una relación negativa y significativa.

En general las cinco especies presentan modificaciones en el potencial hídrico y los rasgos anatómicos foliares que les permite hacer frente a períodos de sequía que se presentan en los ecosistemas semiáridos como la región sureste de Nuevo León, lo que les permite sobrevivir y desarrollarse. Siendo *B. celastrina* y *H. pallens* las especies más responsivas en cuanto a las modificaciones de las variables antes mencionadas. Los resultados en relación con estas dos especies pueden explicar lo reportado por González-Rodríguez et al. (2010), en un estudio realizado sobre la estructura y composición en el Matorral Espinoso Tamaulipeco donde encontraron una mayor cobertura y dominancia por *B. celastrina*, mayor abundancia y mayor valor de importancia de *H. pallens*.

Lo anterior hace suponer que estas especies han desarrollado características adaptativas ecofisiológicas con un alto potencial hídrico en condiciones de sequía, debido a las diferentes modificaciones morfoanatómicas como la reducción o aumento de diferentes rasgos que les ha permitido regular la pérdida de agua de sus tejidos, concediéndoles sobrevivir en este tipo de ecosistemas con condiciones adversas como la sequía.

10. CONCLUSIONES

Durante el período de estudio los altos y bajos potenciales hídricos antes del amanecer y al mediodía de las cinco especies estudiadas, estuvieron estrechamente ligados con la variabilidad de la precipitación y el contenido gravimétrico de la humedad del suelo durante el período experimental, afectando la disponibilidad de agua para su absorción por las raíces de las especies, concluyendo que las variables antes mencionadas fueron responsables de la variación estacional de los potenciales hídricos de las cinco especies estudiadas.

Durante la época húmeda y de sequía, los potenciales hídricos de manera diurna de las cinco especies estudiadas estuvieron estrechamente ligados con las variables de la demanda evaporativa (temperatura del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor), siendo las variables responsables de dicha variación.

Las modificaciones anatómicas de las cinco especies presentaron una reducción en la época de sequía, las cuales pudieron ser influenciadas por las variables ambientales presentes en el área de estudio, específicamente a la baja disponibilidad de agua en el suelo, permitiéndole a las especies regular la pérdida de agua por transpiración.

Las variaciones anatómicas presentes en *B. celastrina* y *H. pallens* durante la época de sequía como una cutícula adaxial gruesa, mayor grosor en el parénquima en empalizada y esponjoso, así como estomas con dimensiones pequeñas y baja densidad estomática, permitió que las especies presentaran altos potenciales hídricos durante el mediodía durante la época de sequía.

Lo anterior, permite afirmar que *B. celastrina* y *H. pallens* son especies más tolerantes a épocas de sequía, lo que sugiere que puedan ser utilizadas en prácticas de restauración de áreas degradadas, plantaciones forestales, reforestaciones y en la dasonomía urbana, en ecosistemas semiáridos de la región sureste de Nuevo León.

De este modo, este tipo de estudios permite comprender cuales son las características morfoanatómicas y fisiológicas que les confiere a las especies adaptarse y sobrevivir en ecosistemas áridos y semiáridos.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Aasamaa, K., Söber, A., & Rahi, M. (2001). Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Functional Plant Biology*, 28(8), 765-774. Doi: <https://doi.org/10.1071/PP00157>
- Alanís, E., Jiménez, P., Canizales, P., González, H., y Mora, A. (2015). Estado actual del conocimiento de la estructura arbórea y arbustiva del matorral espinoso tamaulipeco del noreste de México. *Revista Iberoamericana de Ciencias*, 2(7), 69-80. Disponible en: <http://www.reibci.org/publicados/2015/dic/1300101.pdf>
- Alanís, G., Cano, G., y Rovalo, M. (1996). *Vegetación y Flora de Nuevo León*. Una guía botánico-ecológica. Nuevo León, México: Impresora Monterrey, S.A de C.V. Disponible en: <https://es.scribd.com/doc/51539597/VEGETACION-Y-FLORA-DE-NUEVO-LEON-una-guia-botanico-ecologica>
- Alfaro, C., y Kohashi, J. (1976). Distribución de estomas en la primera hoja de plántulas de cuatro razas de maíz [*Zea mays*]. *Agrociencia*, 24, 3-22.
- Allen, R. G. (2006). *Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos*. (Vol. 56). Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO). Disponible en: <http://www.fao.org/3/a-x0490s.pdf>
- Araque, O., Jaimez, R. E., Azócar, C., Espinoza, W., y Tezara, W. (2009). Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento en juveniles de cuatro especies forestales. *Interciencia*, 34(10), 725-729. Disponible en: http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S037818442009001000010
- Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (2008). *Fundamentos de fisiología vegetal*. (2^{da} ed.). Madrid, España: McGraw-Hill Interamericana.

- Azcón-Bieto, J., y Talón., M. (1993). *Fisiología y bioquímica vegetal*. (1ª ed.) Madrid, España: McGraw-Hill Interamericana.
- Bazzaz, M. M., Khaliq, Q. A., Karim, M. A., Mahmud, A. A., & Khan, M. S. A. (2015). Canopy temperature and yield based selection of wheat genotypes for water deficit environment. *Open Access Library Journal*, 2(10), 1-11. Doi: [10.4236/oalib.1101917](https://doi.org/10.4236/oalib.1101917)
- Breshears, D. D., Nyhan, J. W., Heil, C. E., & Wilcox, B. P. (1998). Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Sciences*, 159(6), 1010-1017. Doi: [10.1086/314083](https://doi.org/10.1086/314083)
- Brown, MB and Forsythe, AB. (1974). Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association*, 69(343), 364-367. Doi: [10.2307/2285659](https://doi.org/10.2307/2285659)
- Bucci, S., Scholz, F., Iogna, P. y Goldstein, G. (2011). Economía del agua de especies arbustivas de las Estepas Patagónicas. *Ecología Austral*, 21(1), 43-60. Disponible en: <http://hdl.handle.net/11336/68763>
- Castro, M., y Granada, W. (2012). Anatomía foliar de especies de *Bursera* Jacq. (Burseraceae) presentes en Venezuela, sus implicaciones taxonómicas y ecológicas. *Ernstia*, 20(2), 89-106. Disponible en: <http://saber.ucv.ve/bitstream/123456789/4774/1/anatomia%20foliar%20Bursera.pdf>
- Colombo, R., Marín, O., Irazábal, S., y Tezara, W. (2007). Relaciones hídricas, fotosíntesis, y anatomía foliar de dos especies del género *Calotropis*. *Interciencia*, 32(11), 791-796. Disponible en: http://www.scielo.org.ve/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S037818442007001100014&lng=es&nrm=iso
- Delbón, N., Cortez, M., Castello, L., Ríos, A., Risso, M., Dottori, N., y Cosa, M. T. (2010). Anatomía foliar y estrategias adaptativas en especies arbustivas de las Sierras Chicas de Córdoba, Argentina. *Arnaldoa*, 17(1), 41-49. Disponible en: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/125891#page/46/mode/1up>

- Delbón, N., Cosa, M. T., Dottori, N., y Stiefkens, L. (2007). Análisis comparativo de los caracteres epidérmicos en *Flourensia campestris* y *Flourensia oolepis* (Asteraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 42(34), 245-250. Disponible en: http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-23722007000200011&lng=es&nrm=iso
- Dickson, W. (2000). *Integrative Plant Anatomy*. San Diego, California, USA: Academic Press. Doi: [10.1016/B978-0-12-215170-5.X5000-6](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-215170-5.X5000-6)
- Donovan, L. A., Richards, J. H. & Linton M. J. (2003). Magnitude and mechanism of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology*, 84(02), 463-470. Doi: [10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0463:MAMODB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0463:MAMODB]2.0.CO;2)
- Edwards, E. J., & Diaz, M. (2006). Ecological physiology of *Pereskia guamacho*, a cactus with leaves. *Plant, Cell and Environment*, 29(2), 247-256. Doi: [10.1111/j.1365-3040.2005.01417.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01417.x)
- Fernández-Nava, R., Arreguín-Sánchez, M., y Quiroz-García, D. L. (2013). Revisión del género *Condalia* (Rhamnaceae) en México. *Polibotánica*, (36), 15-40. Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S140527682013000200002&lng=es&nrm=iso
- Filio-Hernández, E. (2017). *Relaciones hídricas estacionales en árboles y arbustos del Matorral Espinoso Tamaulipeco, en el noreste de México* (tesis de grado). Instituto Tecnológico de El Salto. El Salto, Pueblo Nuevo, Durango, México.
- García, E. (1988). Modificaciones al sistema Köppen-García (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. Disponible en: http://www.igeograf.unam.mx/sigg/utilidades/docs/pdfs/publicaciones/geo_siglo21/serie_lib/modific_al_sis.pdf
- García-Hernández, J., y Jurado, E. (2008). Caracterización del matorral con condiciones prístinas en Linares N.L, México. *Ra Ximhai: revista científica*

- de sociedad, cultura y desarrollo sostenible*, 4(1), 1-22. Disponible en: <https://www.redalyc.org/html/461/46140101>
- Godoy-Ávila, C., Xopiyaxtle-Jarquín, Z., Reyes-Juárez, I., y Torres-Estrada, C. A. (2005). Comportamiento hídrico de hojas y frutos de nogal pecanero y su relación con la calidad y germinación de frutos. *Terra Latinoamericana*, 23(4), 505-513. Disponible en: <http://www.redalyc.org/pdf/573/57311146009.pdf>
- González Rodríguez, H., Dueñas Tijerina, H., Cantú Silva, I., Cotería Correa, M., Ramírez Lozano, R., y López Hernández, J. (2018). Relaciones hídricas en arbustos nativos del noreste de México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 9(50), 122-139. Doi: [10.29298/rmcf.v9i50.229](https://doi.org/10.29298/rmcf.v9i50.229)
- Gonzalez, H. R., Cantu Silva, I., Gomez Meza, M. V., Ramirez Lozano, R. G., Pando Moreno, M., Molina Camarillo, I. A., & Maiti, R. K. (2009). Water relations in native trees, northeastern Mexico. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, 2(2), 133-141.
- González-Medrano, F. (2004). *Las comunidades vegetales de México. Propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México*. Instituto Nacional de Ecología. México D.F. Disponible en: <http://bibliotecasibe.ecosur.mx/sibe/book/000050308>
- González-Medrano, F. (2012). *Las zonas áridas y semiáridas de México y su vegetación*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Instituto Nacional de Ecología. Disponible en: <http://cambioclimatico.gob.mx:8080/xmlui/handle/publicaciones/218>
- Gonzalez-Rodriguez, H., Cantu-Silva, I., Ramirez-Lozano, R. G., Gomez-Meza, M. V., Sarquis-Ramírez, J., Coria-Gil, N., & Maiti, R. K. (2011b). Xylem water potentials of native shrubs from northeastern Mexico. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*, 61(3), 214-219. Doi: [10.1080/09064711003693211](https://doi.org/10.1080/09064711003693211)
- González-Rodríguez, H., Cantú-Silva, I., Ramírez-Lozano, R. G., Gómez-Meza, M. V., Pando-Moreno, M., y López-Hernández, J. M. (2011a). Potencial hídrico xilemático de cuatro especies arbustivas nativas del noreste de

- México. *Revista Chapingo Serie de Ciencias Forestales y del Ambiente*, 17(Esp), 97-109. Doi: [10.5154/r.rchscfa.2010.09.080](https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2010.09.080)
- Gonzalez-Rodríguez, H., Himmelsbach, W., Sarquis-Ramírez, J. I., Cantu-Silva, I., Ramírez-Lozano, R. G., & López-Hernández, J. M. (2016). Seasonal water relations in four co-existing native shrub species from Northeastern Mexico. *Arid Land Research and Management*, 30(4), 375-388. Doi: [10.1080/15324982.2015.1133726](https://doi.org/10.1080/15324982.2015.1133726)
- González-Rodríguez, H., Ramírez-Lozano, R. G., Cantú-Silva, I., Gómez-Meza, M. V., y Uvalle-Sauceda, J. I. (2010). Composición y estructura de la vegetación en tres sitios del estado de Nuevo León, México. *Polibotánica*, (29), 91-106. Disponible en: <http://eprints.uanl.mx/id/eprint/7587>
- González-Rodríguez, H., y Cantú-Silva, I. (2001). Adaptación a la sequía de plantas arbustivas del matorral espinoso tamaulipeco. *CIENCIA UANL*, 5(4), 454-461. Disponible en: <http://eprints.uanl.mx/891/>
- Guevara-Pérez, C.I. (2015). *Respuesta al estrés hídrico en algunas especies consideradas maderables del matorral espinoso tamaulipeco* (tesis de maestría). Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales. Linares, Nuevo León, México.
- Houck, M. & Anderson, M. (2009). Plant fact sheet for sugarberry (*Celtis laevigata* Willd). USDA-Natural Resources Conservation Service, Louisiana State Office, Alexandria, LA 70102. Disponible en: https://plants.usda.gov/factsheet/pdf/fs_cela.pdf
- Howell, T. A., & Dusek, D. A. (1995). Comparison of vapor-pressure-deficit calculation methods-southern high plains. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, 121(2), 191-198. Doi: [10.1061/\(ASCE\)0733-9437\(1995\)121:2\(191\)](https://doi.org/10.1061/(ASCE)0733-9437(1995)121:2(191))
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática) (2005). Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1:250 000. Serie III (continuo nacional). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Aguascalientes, México.

- Jensen, W.A. (1962). *Botanical histochemistry: principles and practice*. Freeman. San Francisco, CA, USA. 408 pp. Doi: [10.1126/science.140.3567.634-a](https://doi.org/10.1126/science.140.3567.634-a)
- Johansen, D. (1940). *Plant microtechnique*. New York, NY USA: McGraw-Hill Book. Doi: doi.org/10.1038/147222b0
- Krug, J. H. (2017). Adaptation of *Colophospermum mopane* to extra-seasonal drought conditions: site-vegetation relations in dry-deciduous forests of Zambezi region (Namibia). *Forest Ecosystems*, 4(1), 25. Doi: [10.1186/s40663-017-0112-0](https://doi.org/10.1186/s40663-017-0112-0)
- Lascurain, M., Avendaño, S., Del Amo, S., Niembro, A., López, B. C., y Trinidad, R. E. (2010). Guía de frutos silvestres comestibles en Veracruz. Fondo Sectorial para la Investigación, el Desarrollo y la Innovación Tecnológica Forestal. Conafor-Conacyt. México. Disponible en: http://www1.inecol.edu.mx/inecol/documentos/frutos_silvestres_comestibles.pdf
- Lebrija-Trejos, E., Perez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F., & Poorter, L. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 91(2), 386-398. Doi: doi.org/10.1890/08-1449.1
- López, A. J. (2005). *Manual de Edafología*. Departamento de Cristalografía, Mineralogía y Química. Agrícola de la Universidad de Sevilla. Disponible en: <http://files.infoagroconstanza.webnode.es/200000017c2dccc3d62/edafologia%20del%20suelo.pdf>
- Lopez-Hernández, J. M., Gonzalez-Rodriguez, H., Cantu-Silva, I., Ramirez-Lozano, R. G., Gómez-Meza, M. V., Pando-Moreno, M., & Sarkar, N. C. (2010). Adaptation of native shrubs to drought stress in north-eastern Mexico. *International Journal of Bio-resource and stress Management*, 1(1), 30-37. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/329374625_Adaptation_of_native_shrubs_to_droughts_stress_in_North_eastern_Mexico
- López-López, B. (2013). *Respuesta al déficit hídrico en cuatro especies nativas del matorral espinoso tamaulipeco* (tesis de maestría). Universidad

Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales. Linares, Nuevo León, México.

- Makhado, R. A., Mapaure, I., Potgieter, M. J., Luus-Powell, W. J., & Saidi, A. T. (2014). Factors influencing the adaptation and distribution of *Colophospermum mopane* in southern Africa's mopane savannas-A review. *Bothalia-African Biodiversity & Conservation*, 44(1), 1-9. Doi: [10.4102/ABC.V44I1.152](https://doi.org/10.4102/ABC.V44I1.152)
- Marín, O., Rengifo, E., Herrera, A., & Tezara, W. (2005). Seasonal changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy of two species growing along a natural CO₂ gradient. *Interciencia*, 30(1), 33-38.
- Márquez-Guzmán, J., Collazo, M., Martínez, M., Orozco, A., & Vázquez, S. (2013). *Biología de angiospermas*. México D.F: Las prensas de Ciencias.
- Medina, C. I., Sánchez, D., Camayo, G., Arias, M. L., y Martínez, E. (2008). Anatomía foliar comparativa de materiales de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) con y sin espinas. *Revista Corpoica: Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, 9(1), 5-13. Disponible en: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=5624790>
- Moore, G. W., Cleverly, J. R., & Owens, M. K. (2008). Nocturnal transpiration in riparian *Tamarix thickets* authenticated by sap flux, eddy covariance and leaf gas exchange measurements. *Tree Physiology*, 28(4), 521-528. Doi: [10.1093/treephys/28.4.521](https://doi.org/10.1093/treephys/28.4.521)
- Moyer, M. (2010). How much is left? A graphical accounting of the limits to what one planet can provide. *Scientific American-Environment*, 303(3), 74-81. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/26002171>
- Muraoka, T., y Tzi, E.A. (2000). *Mejoramiento del uso del agua en la agricultura, el papel de las técnicas nucleares*. Piracicaba, CENA, Brasil: Universidad de Sao Pablo.
- Nakata, M., & Okada, K. (2013). The leaf adaxial-abaxial boundary and lamina growth. *Plants*, 2(2), 174-202. Doi: [10.3390/plants2020174](https://doi.org/10.3390/plants2020174)
- Nughes, L., Colares, M., Hernández, M., y Arambarri, A. (2013). Morfo-anatomía de las hojas de *Celtis ehrenbergiana* (Celtidaceae) desarrolladas bajo

- condiciones naturales de sol y sombra. *Bonplandia*, 22(2), 159-170. Doi: [10.30972/bon.2221245](https://doi.org/10.30972/bon.2221245)
- Oguchi, R., Onoda, Y., Terashima, I., & Tholen, D. (2018). Leaf Anatomy and Function. In *The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis* (pp. 97-139). Springer, Cham. Doi: [10.1007/978-3-319-93594-2_5](https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2_5)
- Onoda, Y., Richards, L., & Westoby, M. (2012). The importance of leaf cuticle for carbon economy and mechanical strength. *New Phytologist*, 196(2), 441-447. Doi: [10.1111/j.1469-8137.2012.04263.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04263.x)
- Ott, R.L. (2001). *An introduction to statistical methods and data analysis* (5th ed.): Duxbury Press, Belmont, California, 1183 p. Disponible en: <https://eclass.uoa.gr/modules/document/file.php/ECD363/%CE%92%CE%B9%CE%B2%CE%BB%CE%B9%CE%BF%CE%B3%CF%81%CE%B1%CF%86%CE%AF%CE%B1/Statistical%20Methods%20and%20Data%20Analysis%205Ed.pdf>
- Palchetti, M. V., Barboza, G. E., y Cosa, M. T. (2014). Anatomía foliar en especies de *Capsicum* (Solanaceae) de diferentes ambientes biogeográficos Sudamericanos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49(3), 417-436. Doi: [10.31055/1851.2372.v49.n3.9473](https://doi.org/10.31055/1851.2372.v49.n3.9473)
- Passioura, J.B. (2010). Plant–water relations. In: *Encyclopedia of life sciences*. Doi: [10.1002/9780470015902.a0001288.pub2](https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001288.pub2)
- Peña-Rojas, K., Donoso, S., Gangas, R., Durán, S., y Ilabaca, D. (2018). Efectos de la sequía en las relaciones hídricas, crecimiento y distribución de biomasa en plantas de *Peumus boldus* Molina (monimiaceae) cultivadas en vivero. *Interciencia*, 43(1), 36-42. Disponible en: <http://repositorio.uchile.cl/handle/2250/150443>
- Pérez-Gutiérrez, A., Pineda-Doporto, A., Latournerie-Moreno, L., Pam-Pech, W., y Godoy-Ávila, C. (2008). Niveles de evapotranspiración potencial en la producción de chile habanero. *Terra Latinoamericana*, 26(1), 53-59. Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-57792008000100007&lng=es&nrm=iso

- Pivovarov, A. L., Cook, V. M., & Santiago, L. S. (2018). Stomatal behaviour and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions. *Plant, Cell and Environment*, 41(11), 2617-2626. Doi: [10.1111/pce.13367](https://doi.org/10.1111/pce.13367)
- Qin, J., Shangguan, Z., & Xi, W. (2018). Seasonal variations of leaf traits and drought adaptation strategies of four common woody species in South Texas, USA. *Journal of Forestry Research*, 1-11. Doi: [10.1007/s1167](https://doi.org/10.1007/s1167)
- Ramírez, B., y Goyes, A. (2005). *Botánica*. Generalidades, morfología y anatomía de las plantas superiores. Popayán, Colombia: Universidad del Cauca.
- Ritchie, G. A., & Hinckley, T. M. (1975). The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research*, 9, 165-254. Doi: [10.1016/S0065-2504\(08\)60290-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60290-1)
- Rodriguez, H. G., Maiti, R., & Kumari, A. (2016). Research Advances on Leaf and Wood Anatomy of Woody Species of a Tamaulipan Thorn Scrub Forest and its Significance in Taxonomy and Drought Resistance. *Forest Research*, 5(3), 183. Doi: [10.4172/2168-9776.1000183](https://doi.org/10.4172/2168-9776.1000183)
- Rodriguez, H. G., Maiti, R., & Kumari, A. (2017). Comparative anatomy of leaf lamina of twenty six woody species of Tamaulipan thorn scrub from north eastern Mexico and its significance in taxonomic delimitation and adaptation of the species to xeric environments. *Pakistan Journal of Botany* 49(2), 589-596. Disponible en: [https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/49\(2\)/27.pdf](https://www.pakbs.org/pjbot/PDFs/49(2)/27.pdf)
- Rodriguez, H. G., Maiti, R., Duenas Tijerina, H. A., Gonzalez, L., Isabel, M., Gonzalez Diaz, J. C., & Kumari, A. (2015). Variation in Leaf Traits of 34 Trees and Shrubs in Summer Season in Linares, North-Eastern Mexico. *International Journal of Bio-Resource and Stress Management*, 6(6), 707-718. Doi: [10.5958/0976-4038.2015.00109.8](https://doi.org/10.5958/0976-4038.2015.00109.8)
- Rojas-Jiménez, K., y Gutiérrez, M. V. (2011). Relaciones hídricas en árboles del bosque tropical seco: el caso de *Enterolobium cyclocarpum*. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 8(20), 1-8. Disponible en: <http://hdl.handle.net/10669/75366>

- Rotondi, A., Rossi, F., Asunis, C., & Cesaraccio, C. (2003). Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean Macchia Ecosystem. *Journal of Mediterranean Ecology*, 4, 25-36. Disponible en: <http://www.jmecology.com/wp-content/uploads/2014/03/04rotondi.pdf>
- Rueda, D. (2003). Botánica sistemática. (4ª ed.). Quito, Ecuador. Disponible en: <https://docplayer.es/35547046-Botanica-sistemica-darwin-rueda.html>
- Sánchez-Díaz, M., y Aguirreolea, J. (1993). Relaciones hídricas. (2ª ed.) Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (eds). *Fisiología y bioquímica vegetal*. Madrid, España: McGraw-Hill Interamericana.
- Sánchez-Díaz, M., y Aguirreolea, J. (2013). Absorción de agua por la raíz y transporte por el xilema. Balance Hídrico de la planta. (2ª ed.). En: Azcón - Bieto J, Talón M. (eds). *Fundamentos de Fisiología vegetal*. Madrid, España: McGraw-Hill Interamericana.
- Scholander, P. F., Hammelt, H. T., Bradstreet, E. D., & Hemmingsen, E. A. (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148(3668), 339-346. Doi: [10.1126/science.148.3668.339](https://doi.org/10.1126/science.148.3668.339)
- Shaxson, F., y Barber, R. (2005). Optimización de la humedad del suelo para la producción vegetal: el significado de la porosidad del suelo (Vol. 79). Food and Agriculture Organization. Disponible en: <http://www.fao.org/tempref/docrep/fao/008/y4690s/y4690s00.pdf>
- Smith, W. K., Vogelmann, T. C., DeLucia, E. H., Bell, D. T., & Shepherd, K. A. (1997). Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*, 47(11), 785-793. doi: [10.2307/1313100](https://doi.org/10.2307/1313100)
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., Oren, R., & Comstock, J. P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 251-263. doi: [10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x](https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00799.x)
- Squeo, F. A., y León, F. M. (2007). *Transpiración*. En: Squeo, F. A., y Cardemil, L. (Eds), *Fisiología vegetal* (pp. 67-84). La Serna, Chile. Disponible en: <http://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/Transpiracion.pdf>

- Striker, G. G. (2012). Time is on our side: the importance of considering a recovery period when assessing flooding tolerance in plants. *Ecological Research*, 27(5), 983-987. Doi: [10.1007/s11284-012-0978-9](https://doi.org/10.1007/s11284-012-0978-9)
- Taiz, L., & E. Zeiger. (2006). *Plant Physiology*. (4th ed.). Sinauer Associates, Sunderland, M. A.
- Takur, P. (1990). Different physiological response of tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) cultivar to drought. *Acta Physiologiae Plantarum*, 12(2), 175-182.
- Taylor, S.A., & Ashcroft G.L. (1972). *Physical Edaphology. The physics of irrigated and non irrigated soil*. W.H. Freeman, San Francisco, USA.
- Toral, M., Manríquez, A., Navarro, Rafael., Tersí, D. y Naulín, P. (2010). Características de los estomas, densidad e índice estomático en secuoya (*Sequoia sempervirens*) y su variación en diferentes plantaciones de Chile. *Bosque (Valdivia)*, 31(2), 157-164. Doi: [10.4067/S0717-92002010000200009](https://doi.org/10.4067/S0717-92002010000200009)
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., y Gil-Pelegrín, E. (2004). Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 2, 165-192. Disponible en: [https://www.researchgate.net/publication/267260569 Estres hidrico ecofisiologia y escalas de la sequia](https://www.researchgate.net/publication/267260569_Estres_hidrico_ecofisiologia_y_escalas_de_la_sequia)
- Villagra, P. E., Giordano, C., Alvarez, J. A., Bruno Cavagnaro, J., Guevara, A., Sartor, C., y Greco, S. (2011). Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral*, 21(1), 29-42. Disponible en: http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1667782X2011000100004&lng=es&nrm=iso
- Yáñez-Díaz, M. I., Cantú-Silva, I., González-Rodríguez, H., Marmolejo-Monsiváis, J. G., Jurado, E., y Gómez-Meza, M. V. (2017). Respiración del suelo en cuatro sistemas de uso de la tierra. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 8(42), 123-149. Doi: [10.29298/rmcf.v8i42.22](https://doi.org/10.29298/rmcf.v8i42.22)