



# **El Colegio de la Frontera Sur**

Crecimiento basal de especies arbóreas de la Península de Yucatán de acuerdo a un gradiente en la disposición de agua

**TESIS**

presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural  
Con orientación en Ecología y Sistemática

**Por**

**Oscar Eduardo Verduzco Salazar**

2016

## **Dedicatoria**

A mis padres Martín Verduzco Aguilar y Alicia Salazar Estrada que los extraño y amo con todo mi corazón, a mis hermanos Jonathan Martín Verduzco Salazar y Martha Alicia Verduzco Salazar que aun con la distancia siempre están presentes, a mis hijos Paul Eduardo Verduzco Morales y Danna Lucia Verduzco Morales que son la alegría y felicidad en mi vida; y especialmente a Carlos David Sánchez Figueroa por su apoyo incondicional que sin él no podría haber terminado este nuevo proyecto de vida. A todos ustedes les dedico el presente.

## **Agradecimientos**

Le agradezco a Dios por todas las bendiciones que ha brindado hasta el día de hoy, por acompañarme en todo momento.

Al Colegio de la Frontera Sur, por brindarme la oportunidad de realizar un posgrado y a sus investigadores que me proporcionaron de su gran conocimiento, los cuales han sido importantes en mi formación académica y personal.

A mis compañeros Jorge Palomo Kumul, Carlos Alberto Gómez Rojas, Vanessa Préfontaine, Eduardo de Jesús Avilés Cetz, Yonathan Jasson Puc Soriano e Irving Josué Ramírez Celis por el apoyo en la obtención de los datos, y a Holger Weissenberger por la elaboración del mapa de los sitios de muestreo.

A las autoridades del Parque Nacional Dzibilchaltún, X-pichil y Ecosur, y a los propietarios de los solares de las casas en X-pichil y Dzibilchaltún por permitirnos el acceso para realizar el trabajo de campo. Al comité tutorial Dra. Mirna Valdez Hernández, Dra. Casandra Reyes García, Dra. Claudia González Salvatierra y Dr. Gerald A. Islebe, y al comité sinodal M. en C. Holger Weissenberger, Dr. Rogel Villanueva Gutiérrez y Dr. Pedro A. Macario Mendoza por el apoyo en las observaciones y correcciones para el mejoramiento y culminación de este trabajo.

A la Comisión Nacional del Agua por proporcionar los datos ambientales. Este estudio fue apoyado económicamente por la Secretaría de Educación Pública-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 177882. O. E. Verduzco-Salazar recibió la beca Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 307902.

## ÍNDICE

Resumen .....	6
<b>Capítulo I .....</b>	<b>7</b>
Introducción .....	7
<b>Capítulo II. Artículo sometido a la Revista Mexicana de Biodiversidad .....</b>	<b>10</b>
Crecimiento diamétrico de 16 especies arbóreas de acuerdo con la disponibilidad hídrica, en un bosque tropical estacionalmente seco .....	11
Resumen.....	11
Abstract.....	12
Introducción .....	13
Materiales y métodos .....	15
Resultados .....	19
Discusión .....	25
Agradecimientos .....	31
Referencias .....	32
<b>Capítulo III. ....</b>	<b>53</b>
Conclusiones generales .....	53
Literatura citada .....	54

## Lista de tablas y figuras

Tabla 1. Características principales de las especies de estudio.....	39
Tabla 2. Parámetros morfofisiológicos considerados para las especies de estudio obtenidos en cada sitio de muestreo. ....	40
Figura 1. Sitios de estudio (A) DZIBILCHALTÚN, (B) X-PICHIL y (C) ECOSUR. Los recuadros muestran los diagramas ombrotérmicos para cada sitio, correspondientes al periodo de estudio (2014 y 2015) además de los datos históricos registrados en un periodo de 15 años .....	45
Figura 2. (A) Crecimiento anual por especie, el recuadro muestra el crecimiento por habito foliar, caducifolias (C) y perennifolias (P). (B) Crecimiento anual por sitio, el recuadro muestra el crecimiento estacional en general .....	46
Figura 3. Crecimiento estacional (Lluvias, Nortes y Secas) por especie y sitio. Los recuadros muestran el crecimiento estacional por sitio. A: ECOSUR, B: X-PICHIL, C:DZIBILCHALTÚN.....	47
Figura 4. Relación del crecimiento con el potencial hídrico del xilema. $\Psi_{pa}$ : Potencial hídrico prealba, $\Psi_{md}$ : Potencial hídrico de mediodía.....	48
Figura 5. Relación positiva del crecimiento y el potencial hídrico prealba ( $\Psi_{pa}$ ) encontrada para <i>Bursera simaruba</i> , en el sitio con mayor disponibilidad hídrica. * $P < 0.05$ ( $y = 34.203+64.2945*x$ ). ....	49
Figura 6. Relación positiva encontrada entre el crecimiento basal y el potencial hídrico prealba ( $\Psi_{pa}$ ), en el sitio con disponibilidad hídrica intermedia. (A) relaciones altamente significativas (** $P < 0.001$ ), (B) relaciones ligeramente significativas (* $P < 0.05$ ) .....	50
Figura 7. Relación positiva encontrada entre el crecimiento basal y el potencial hídrico prealba ( $\Psi_{pa}$ ), en el sitio con menor disponibilidad hídrica. (A) especies con potenciales hídricos bajos (hasta -2.28 MPa), (B) especies con potenciales hídricos muy bajos (hasta -5.46 MPa).....	51

Figura 8. Relación positiva del crecimiento basal con la precipitación estacional correspondiente a cada sitio.....52

## Resumen

La variación estacional en la disponibilidad hídrica en el bosque seco estacional provoca cambios en el crecimiento de los árboles. En este estudio se analizó el crecimiento diamétrico anual y estacional de 16 especies arbóreas en tres bosques tropicales estacionalmente secos que abarcan un gradiente de precipitación (677.9, 1,132.0 y 1,439.6 mm) de la Península de Yucatán. Además, se consideraron dos categorías diamétricas: cuatro individuos juveniles (5-10 cm) y cuatro individuos maduros (> 20 cm). Para cada árbol, se instaló una banda dendrométrica alrededor del tronco y el crecimiento fue medido con un vernier digital mensualmente durante un año. Encontrando que el crecimiento anual de las especies varió considerablemente. El sitio con mayor precipitación presentó las tasas de crecimiento mayores; además para este sitio en particular los individuos maduros mostraron mayor crecimiento que los juveniles. Por el contrario, a menor disponibilidad hídrica (intermedio y seco), el sitio con menor precipitación mostró el mayor crecimiento. Dado este aumento en el crecimiento para el sitio seco, las especies recurrirían a estrategias fisiológicas para aminorar el déficit hídrico y aprovechar adecuadamente el agua en periodos favorables de disponibilidad hídrica. Con respecto al crecimiento estacional, el mayor crecimiento se registró en la estación de lluvias. Al analizar la interacción del crecimiento con los factores (sitio-temporada-especie), se observa mayor crecimiento para las especies caducifolias en la temporada de lluvias para los sitios con mayor e intermedia precipitación, y especies perennifolias para el sitio con menor precipitación. La variación del crecimiento entre los sitios y temporadas, está determinada por la disponibilidad hídrica, mostrando mayor crecimiento conforme aumenta esta disponibilidad. Por el contrario, el aumento en el crecimiento de las especies en el sitio con mayor estrés hídrico, señala que recurren a estrategias fisiológicas para asimilar mejor el agua disponible indicando uso eficiente del agua.

Palabras clave: Tasa de crecimiento anual; gradiente hídrico; incremento diamétrico; caducifolias; perennifolias.

## Capítulo I

### Introducción

Las selvas tropicales pueden contribuir a la mitigación del cambio climático debido a su capacidad de secuestrar y almacenar a largo plazo el carbono. En los trópicos, el bosque seco tropical es un tipo de vegetación muy abundante, representando el 42% de las selvas tropicales (Murphy 1986). Debido a lo anterior, su contribución a la mitigación puede ser importante, aun cuando su diversidad y biomasa sean menores que la de los bosques húmedos tropicales. Por lo anterior, es importante conocer las tasas de crecimiento de los árboles de los bosques secos tropicales y como este crecimiento se ve afectado por los cambios ambientales.

El bosque seco tropical presenta condiciones climáticas diversas como la temperatura promedio anual que supera los 17 °C y con precipitación promedio anual de 250-2,000 mm (Murphy 1986). Fisionómicamente presentan dos ciclos anuales bien definidos: una temporada seca prolongada caracterizada por la caída de hojas en la mayoría de los individuos, así como una rápida foliación en la estación de lluvias (Murphy 1986; Valdez-Hernández *et al.* 2010). Además, la variación estacional en la disponibilidad de agua determina el desarrollo estacional de los árboles, dado que el déficit hídrico disminuye la tasa fotosintética, debido al cierre de los estomas y en consecuencia una disminución en la conductancia estomática (Lawlor y Cornic 2002); por lo que disminuye el crecimiento y la productividad vegetal (Wullschleger *et al.* 2002). Por lo anterior, el agua es el elemento más limitante en las selvas secas y su disponibilidad determina la distribución y la abundancia de las especies vegetales, las cuales presentan diversas estrategias ecofisiológicas para lidiar con la sequía (White y Hood 2004). Así pues, tomando en cuenta la influencia que la disponibilidad hídrica tiene en la asimilación de carbono, una planta puede llegar a tener éxito dependiendo de su capacidad para mantener un balance hídrico adecuado durante el periodo seco, o bien de aminorar los efectos del déficit hídrico en el balance anual de carbono (Wullschleger *et al.* 2002).

El efecto de la disponibilidad de agua en el crecimiento, se demuestra con una relación positiva entre el crecimiento de los árboles y la precipitación, observada mayormente al inicio de la temporada de lluvias. Esta relación al inicio de la temporada húmeda, se debe al incremento de las reservas de agua del suelo al continuar la temporada de lluvias (Brienen y Zuidema 2005). Por lo tanto, solamente la precipitación en el comienzo de la temporada de lluvias tiene un impacto significativo en el crecimiento (Brienen y Zuidema 2005). Estudios en selvas húmedas han encontrado que esta relación del crecimiento con la precipitación aumenta conforme incrementa el tamaño diamétrico (Da Silva *et al.* 2002), se carece de comparaciones en selvas secas. Existe una alta variación inter e interespecífica en el crecimiento arbóreo, presentando crecimiento lento particularmente en las clases diamétricas bajas (Clark y Clark 1999). Consecuentemente, una temporada seca de al menos dos meses menores a 50 mm de lluvia, resulta en la reducción del crecimiento diamétrico de muchas especies (Worbes 1995).

Por tanto, se debe tomar en cuenta la variación del crecimiento diamétrico interespecífica e intraespecífica en respuesta a factores como la categoría diamétrica, temporalidad, condiciones microclimáticas, ciclos vegetativos y de reproducción (Reich y Borchet 1984; Cardoso *et al.* 2011; Rozendaal y Zuidema 2011). Dado que el crecimiento diamétrico está directamente controlado por el balance hídrico de la planta, la interacción del potencial hídrico, el contenido relativo de agua, densidad de la madera, área foliar, resultante en un balance de agua positivo, determinará óptimas condiciones para el crecimiento (Ferri 1979). Por el contrario, procesos fenológicos como la producción de hojas nuevas, la floración y fructificación pueden alterar el estado del agua entre individuos y especies causando disminución en el crecimiento intra e interespecíficamente (Lieberman 1982; Reich y Borchet 1982). Para determinar estos cambios en el crecimiento, se han utilizado bandas dendrométricas, las cuales, se ajustan a la forma del tronco del árbol (Clark *et al.* 2000) y detectan pequeños cambios en el diámetro entre intervalos de medición (Baker *et al.* 2002).



La Península de Yucatán presenta una alta estacionalidad, con una estación seca de cuatro a seis meses (Valdez-Hernández *et al.* 2015) y por un gradiente de precipitación que va en aumento de norte a sur (Sánchez-Sánchez e Islebe 2002). Además, los suelos de la Península son poco profundos y presentan una alta infiltración debido a la fragmentación de la capa de piedra caliza (Thien *et al.* 1982). Existe una diversidad de especies en la Península, que presenta un gradiente desde deciduas, brevideciduas y perennes que les permite lidiar de manera constante con la sequía estacional (Valdez-Hernández *et al.*, 1999; Reyes-García *et al.*, 2012). Por un lado las especies caducifolias que tiran las hojas primero tendrán un periodo de crecimiento más corto, pero se verán menos expuestas a la sequía; mientras que las especies que conservan las hojas por más tiempo, podrán tener un periodo de crecimiento más largo, pero tendrán que invertir en estrategias para lidiar con la sequía (Reyes-García *et al.*, 2012). Debido a lo anterior resulta interesante investigar las respuestas de las plantas ante dichas limitaciones hídricas.

En el presente trabajo se plantea determinar la tasa de crecimiento diamétrico de 16 especies arbóreas de la Península de Yucatán a lo largo de un gradiente de precipitación y su relación con algunos parámetros fisiológicos (potencial hídrico prealba, potencial hídrico mediodía, contenido relativo de agua en la madera, densidad de la madera y área foliar específica) y ambientales (precipitación, temperatura y déficit de presión de vapor). Por lo que se espera: 1) observar mayor crecimiento en el sitio y la temporada con mayor disponibilidad hídrica, así como en categorías diamétricas mayores y 2) las especies que mantengan los potenciales hídricos más altos, así como el mayor contenido relativo de agua en la madera presentarán una mayor tasa anual de crecimiento.

**Capitulo II. Artículo sometido a la Revista Mexicana de Biodiversidad.**

**Crecimiento diamétrico de 16 especies arbóreas de acuerdo con la disponibilidad hídrica, en un bosque tropical estacionalmente seco**

Verduzco-Salazar et al. Crecimiento en un bosque tropical estacionalmente seco

**Crecimiento diamétrico de 16 especies arbóreas de acuerdo con la disponibilidad hídrica, en un bosque tropical estacionalmente seco**

**Diameter growth of 16 tree species according to water availability, in a seasonal dry tropical forest**

Oscar Eduardo Verduzco-Salazar<sup>a</sup>, \*Mirna Valdez-Hernández<sup>a</sup>, Gerald Alexander Islebe<sup>a</sup>,  
Claudia González-Salvatierra<sup>b</sup>, Casandra Reyes-García<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Herbario, El Colegio de la Frontera Sur, Av. Centenario km 5.5, Chetumal, Quintana Roo, México; [overduzco@ecosur.edu.mx](mailto:overduzco@ecosur.edu.mx), \*[mavaldez@ecosur.mx](mailto:mavaldez@ecosur.mx), [gislebe@ecosur.mx](mailto:gislebe@ecosur.mx)

<sup>b</sup>Facultad de Agronomía y Veterinaria. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Km. 14.5 Carretera San Luis Potosí-Matehuala, San Luis Potosí; [gsalvatierra.claudia@gmail.com](mailto:gsalvatierra.claudia@gmail.com)

<sup>c</sup>Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C., Calle 43 No. 130, Mérida, Yucatán, México; [creyes@cicy.mx](mailto:creyes@cicy.mx)

**Resumen**

La variación estacional en la disponibilidad hídrica en el bosque seco estacional provoca cambios en el crecimiento de los árboles. En este estudio, analizamos el crecimiento anual y estacional de 16 especies arbóreas en tres bosques tropicales estacionalmente secos de la Península de Yucatán, que abarcan un gradiente de precipitación (677.9, 1 132.0 y 1 439.6 mm). Considerando dos categorías diamétricas: juveniles (DAP: 5-10 cm) y maduros (DAP: > 20 cm). El crecimiento anual fue variable entre sitios y entre especies. El sitio con mayor precipitación presentó el mayor crecimiento anual. El sitio con menor precipitación, registro el segundo lugar en el crecimiento anual. Finalmente el sitio con precipitación intermedia registro

el menor crecimiento anual. Con respecto al crecimiento estacional, el mayor crecimiento ocurre en la estación de lluvias. La interacción del crecimiento con los factores (sitio-temporada-especie), muestra mayor crecimiento en especies caducifolias para los sitios con mayor e intermedia precipitación, y en especies perennifolias para el sitio con menor precipitación. La variación del crecimiento entre los sitios de muestreo y las temporadas está determinada por la disponibilidad hídrica, mostrando mayor crecimiento conforme aumenta esta disponibilidad.

**Palabras clave:** Tasa de crecimiento anual, gradiente hídrico, Península de Yucatán, potencial hídrico, especies perennifolias, especies caducifolias.

### **Abstract**

The seasonal variation in water availability in tropical dry forest determines tree growth. In this study, we analyzed the annual and seasonal diameter growth of 16 tree species in three seasonal dry tropical forest along a precipitation gradient (677.9, 1 132.0 and 1 439.6 mm) in the Yucatan Peninsula: two diametric categories were considered: four mature individuals (5-10 cm) and four young individuals (> 20 cm). The annual growth of the species varied significantly. Higher growth rates were register at the site with more precipitation; in this particular site, mature individuals had higher growth rates, compared to the young. The site with the lowest growth rate was the site with intermediate precipitation. Concerning seasonal growth, the fastest growth is observed when the water availability increases. Growth-factors interaction (site-season-species) shows higher growth for deciduous species for the higher and intermediate precipitation sites, and for evergreen species in the lowest precipitation site. The

variation in growth between sampling sites and seasons are determined by water availability, showing higher growth by water availability increment.

**Key words:** annual growth rate, gradient water, Yucatan Peninsula, water potential, evergreen species, deciduous species.

## **Introducción**

Las selvas tropicales pueden contribuir a la mitigación del cambio climático debido a su capacidad de secuestrar y almacenar a largo plazo el carbono. En los trópicos, el bosque seco tropical es un tipo de vegetación muy abundante, representando el 42% de los bosques tropicales (Murphy, 1986). Debido a lo anterior, su contribución a la mitigación puede ser importante, aun cuando su diversidad y biomasa es menor que la de los bosques húmedos tropicales. Por lo anterior, es importante conocer la tasa de crecimiento de las especies arbóreas de los bosques secos tropicales, y como este crecimiento se ve afectado por los cambios ambientales.

El bosque tropical estacionalmente seco (BTES) se define como un bosque que presenta una temperatura promedio anual que supera los 17 °C y una precipitación promedio anual de 250-2000 mm año<sup>-1</sup> (Murphy, 1986). Fisionómicamente presentan dos ciclos anuales bien definidos una temporada seca prolongada caracterizada por la caída de hojas en la mayoría de los individuos, así como una rápida foliación en la estación de lluvias (Murphy, 1986). Además, la variación estacional en la disponibilidad de agua determina el desarrollo estacional de los árboles, dado que el déficit hídrico disminuye la tasa fotosintética, debido al cierre de los estomas; por lo que disminuye el crecimiento y la productividad vegetal (Wullschleger et al.,

2002). Por lo anterior, el agua es el principal elemento limitante en los BTES y su disponibilidad determina la distribución y la abundancia de las especies vegetales, las cuales presentan diversas estrategias ecofisiológicas para lidiar con la sequía (White y Hood, 2004).

El efecto de la disponibilidad hídrica en el crecimiento de especies en bosques tropicales estacionalmente secos ha sido poco estudiado, dicha relación se ha documentado principalmente en bosques tropicales húmedos (Devall' et al. 1995). Los estudios de bosques húmedos indican una relación positiva entre el crecimiento de los árboles y la estación de lluvias (Brienen y Zuidema, 2005), esta relación aumenta conforme incrementa el tamaño diamétrico (da Silva et al., 2002). Además, existe una alta variación inter e intraespecífica en el crecimiento arbóreo, presentándose por lo general un crecimiento más lento en las clases diamétricas bajas (Clark y Clark, 1999). Consecuentemente, se debe tomar en cuenta la variación del crecimiento diamétrico intraespecífica e interespecífica en respuesta a factores como la categoría diamétrica, temporalidad, condiciones microclimáticas, ciclos vegetativos y de reproducción (Reich y Borchet, 1984; Rozendaal y Zuidema, 2011). Dado que el crecimiento diamétrico está directamente relacionado con el balance hídrico de la planta, la interacción del potencial hídrico, el contenido relativo de agua, la densidad de la madera, el área foliar, resultante en un balance de agua positivo determinará óptimas condiciones para el crecimiento (Ferri, 1979). Por el contrario, procesos fenológicos como la producción de hojas nuevas, la floración y fructificación utilizan las reservas de agua del tallo alterando el estado hídrico de la planta, causando disminución en el crecimiento (Lieberman, 1982; Reich y Borchet, 1982). Para determinar estos cambios en el crecimiento, se han utilizado bandas dendrométricas, las cuales, se ajustan a la forma del tronco del árbol (Clark et al., 2000) y detectan pequeños cambios en el diámetro entre intervalos de medición (Baker et al., 2002).

En este trabajo se plantea determinar la tasa de crecimiento diamétrico de 16 especies arbóreas en tres BTES de la Península de Yucatán, a lo largo de un gradiente de precipitación que aumenta de norte a sur (Sánchez-Sánchez e Islebe, 2002). Además se analizó su relación con parámetros fisiológicos (potencial hídrico prealba, potencial hídrico mediodía, contenido relativo de agua en la madera, densidad de la madera y área foliar específica) y ambientales (precipitación, temperatura y déficit de presión de vapor). Por lo que se espera: 1) observar mayor crecimiento en el sitio y la temporada con mayor disponibilidad hídrica, así como en categorías diamétricas mayores y 2) encontrar que las especies con altos valores de potencial hídrico y contenido relativo de agua en la madera obtendrán una mayor tasa anual de crecimiento.

## **Materiales y métodos**

*Área de estudio.* Para analizar el gradiente de precipitación se seleccionaron tres sitios con precipitaciones promedios anuales de 600, 1 100 y 1 400 mm año<sup>-1</sup> (Fig. 1), considerando el gradiente que ocurre de norte a sur en la Península de Yucatán (Sánchez-Sánchez e Islebe, 2002). Para examinar el efecto estacional, se realizaron mediciones mensuales durante un año para considerar las tres estaciones: temporada de lluvias con un periodo de Junio a Octubre, la temporada de nortes que va de Noviembre a Febrero y la temporada seca que abarca Marzo a Mayo.

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Se encuentra en Chetumal, Quintana Roo, en las coordenadas 18° 32' 38'' N y 88° 15' 48'' W. Los datos históricos para los últimos 15 años (1999-2013) muestran una precipitación promedio anual de 1 353.8 mm, mientras que la

temperatura promedio para el mismo periodo es de 27.3 °C (CONAGUA, 2016; Fig. 1A). La vegetación dominante es bosque tropical estacionalmente seco con una altura del dosel de 15 a 20 m, las familias dominantes son Fabaceae, Sapotaceae y Moraceae (Obs. Pers.).

X-pichil se encuentra a 41 km al noroeste de Felipe Carrillo Puerto, Quintana Roo, entre las coordenadas 19° 41' 48'' N y -88° 22' 38'' W. Los datos ambientales históricos muestran una precipitación y temperatura promedio anual de 1 275.9 mm y 25.8 °C (CONAGUA, 2016; Fig. 1B). El tipo de vegetación dominante en esta zona es bosque tropical estacionalmente seco con una altura media de dosel de 20 a 25 m; las familias dominantes son Fabaceae, Sapotaceae y Boraginaceae (Snook y Negreros-Castillo, 2004; Valdez-Hernández et al., 2014).

Dzibilchaltún es un Parque Nacional que se encuentra a 14 km al noreste de la ciudad de Mérida, Yucatán, con las coordenadas 21° 05' 28'' N y -89° 35' 50'' W. De acuerdo a los datos históricos la precipitación y temperatura promedio anual son de 564.8 mm y 26.5 °C (CONAGUA, 2016; Fig. 1C). El tipo de vegetación dominante de la zona es bosque tropical estacionalmente seco con una altura media del dosel de 6 a 8 m, la familia Fabaceae es dominante en esta zona (González-Iturbe et al., 2001).

*Especies de estudio.* Se presenta una breve descripción de las 16 especies arbóreas en la Tabla 1. De cada especie se consideraron ocho individuos saludables y con fuste limpio considerando dos categorías diamétricas: cuatro individuos juveniles (J, DAP: 5-10 cm) y cuatro individuos maduros (M, DAP: >20 cm). En algunas especies no se encontraron suficientes individuos para cumplir con los números de muestreo como es el caso de *Diospyros cuneata*, *Gymnopodium floribundum*, *Guazuma ulmifolia* y *Metopium brownei* para las que no se registraron los cuatro individuos por sitio; así como en *Spondias* sp, *Cordia dodecandra*, *Thevetia peruviana*, *Ehretia*



*tinifolia*, *Byrsonima crassifolia*, *Chrysophyllum* sp y *Manilkara zapota* no se registraron todos los individuos por categoría diamétrica, en total se consideraron 321 individuos. De ahora en adelante, las especies serán referidas solamente por su nombre genérico.

*Crecimiento diamétrico.* Se utilizaron bandas dendrométricas de manufactura propia. La elaboración, colocación y medición de las bandas se realizó de acuerdo con la metodología propuesta por Cattelino et al. (1986). Las bandas se colocaron a 1.3 m de altura y se midieron mensualmente con un vernier digital para obtener el incremento diamétrico mensual y anual durante el periodo de Noviembre 2014 a Octubre 2015.

*Parámetros fisiológicos.* Para determinar la variación estacional se realizó una medición para cada temporada. La temporada de nortes se midió del 09 de Enero al 28 de Febrero del 2015. La temporada seca se midió del 31 Marzo al 08 de Abril del 2015. Y la temporada de lluvias se midió del 02 al 09 de Septiembre del 2015.

*Potencial hídrico del xilema ( $\Psi$ ).* Se determinó el potencial hídrico prealba (04:00 – 06:00 h,  $\Psi_{pa}$ ) y el potencial hídrico al mediodía (12:00 – 14:00 h,  $\Psi_{md}$ ); en tres ramas terminales por individuo por cada especie. Al momento de colectar las ramas se colocaron en bolsas herméticas las cuales fueron colocadas en una hielera para evitar su deshidratación. Posteriormente, se midió el potencial hídrico con una bomba de presión de Scholander (1505D, PMS Instrument, Oregón USA).

*Densidad de la madera (DM).* En cada individuo se colectó una muestra de madera a 1.30 m de altura, con un taladro pressler (co250-53, Haglof, Langesele Suecia). Las muestras se colocaron en viales herméticos bajo refrigeración para evitar la deshidratación, en laboratorio se pesaron en una balanza analítica (PA214C, Ohaus, Parsippany USA) para obtener el peso fresco;

posteriormente, las muestras se midieron longitudinalmente con un vernier, y se colocaron en un horno de secado (FE-291, Felisa, Jalisco México) a 80 °C por 48 h, para obtener su peso seco. Se utilizó la fórmula:  $Volumen V_v = 3.1416 D^2 L/4$  donde,  $V_v$  = volumen estimado del cilindro de madera,  $D$  = diámetro interior del cilindro de madera (0.5 cm),  $L$  = largo de la muestra. La densidad de la madera se calculó como:  $DM = P_o/V_v$  (g cm<sup>3</sup>) donde,  $P_o$  = Peso seco (Valencia y Vargas, 1997).

*Contenido relativo de agua (CRA).* Se utilizaron las muestras colectadas para DM. Las muestras se hidrataron en agua destilada por 48 h para obtener su peso a saturación, seguidamente fueron colocadas en una secadora eléctrica a 80 °C por 48 h para la obtención del peso seco. El CRA fue estimado con la formula  $CRA = (\text{peso saturado}/\text{peso seco})/\text{peso seco}^* 100$ , según la metodología propuesta por Percy et al. (1989).

*Área foliar específica (AFE).* Se colectaron 20 hojas saludables y maduras de ramas terminales, de las cuales diez se encontraban expuestas al sol y diez bajo el dosel. Todas las hojas se fotografiaron para determinar el área foliar con la ayuda del programa imagej versión 1.48 (Rincón et al., 2012). Posteriormente, las hojas se sometieron a secado en un horno (FE-291, Felisa, Jalisco México) a 80 °C por 48 h, para obtener su peso seco.  $AFE = \text{área foliar}/\text{peso seco}$ .

*Parámetros ambientales.* Los datos de temperatura, precipitación y humedad relativa durante el periodo de medición en Dzibilchaltún se obtuvieron de la estación sinóptica meteorológica (ESIME) “Progreso-YC07” perteneciente a la Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) ubicada en Progreso, Yucatán aproximadamente a 20 km de distancia del sitio. Para X-pichil se obtuvieron de la ESIME “X-PICHIL-23031”, que se encuentra dentro de la misma comunidad

y a una distancia aproximada de 2 km al sitio de estudio. Finalmente en ECOSUR se utilizaron los datos de la ESIME “CHETUMALob-QR12” con una distancia aproximada al sitio de 10 km.

*Análisis estadísticos.* Se empleó el modelo lineal general (MLG) para establecer las diferencias en el crecimiento diamétrico anual considerando los factores (especie, sitio y temporada), así como una prueba de Tuckey para determinar las diferencias significativas. Se realizó una correlación de Spearman para determinar la relación del crecimiento entre variables biológicas y ambientales. Para observar si existen anomalías en la sequía en la zona de estudio, se obtuvo un promedio anual de la precipitación y temperatura para un periodo de 15 años (1999-2013), de acuerdo a los datos históricos de la ESIME-CONAGUA correspondiente a cada sitio; posteriormente los valores históricos se compararon con los valores anuales del 2014 y 2015 de cada sitio por medio de un análisis de varianza. Todos los análisis se realizaron con el programa Statistica versión 12.0 (Statsoft, Oklahoma USA).

## **Resultados**

*Anomalías climáticas.* En el sitio con mayor precipitación (ECOSUR) se observó para el año 2014 una precipitación anual de 1 446.0 mm y una temperatura promedio de 27.8 °C. Y para el 2015 (Ene-Oct), la precipitación fue de 1 272.6 mm y la temperatura promedio de 28.4 °C. Se observaron ocho meses secos para el 2014 y seis para 2015, obteniendo un total de 13 meses secos para este sitio (Fig. 1A).

Para el sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL), la precipitación anual y temperatura promedio para 2014 fue de 1 170.6 mm y 26.8 °C. En el 2015 (Ene-Oct) la precipitación anual fue de 1 034.0 mm y se observó una temperatura promedio alta (28.6 °C) la cual fue

significativamente diferente al promedio histórico ( $F_{1, 22} = 8.080$ ,  $P = 0.009$ ) en comparación al 2014 y datos históricos. Los meses secos para este sitio fueron ocho para el 2015 y seis para 2014, por lo que se obtuvieron 13 meses secos en total (Fig. 1B).

Finalmente el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN), mostró para el 2014 una precipitación de 676.3 mm y una temperatura promedio de 26.2 °C. Para el 2015 la precipitación anual fue de 317.0 mm y la temperatura promedio de 26.6 °C. En 2014, solamente el mes de Octubre registro un superávit, y en 2015 todos los meses fueron secos (Fig. 1C), obteniendo un total de 21 meses secos.

La tendencia de las precipitaciones históricas, muestra que los sitios con precipitación alta e intermedia presentan mayor estrés hídrico, al mostrar mayor variación en la precipitación mensual para los años 2014 y 2015. Contrario al sitio con menor precipitación, en donde la tendencia muestra que para este sitio la sequía es habitual (Fig. 1 A B C).

*Crecimiento anual por especie.* La tasa de crecimiento anual entre las especies presentó diferencias significativas ( $F_{15, 302} = 3.379$ ,  $P = 0.000$ ). Las especies que mostraron el mayor crecimiento fueron *Byrsonima*, *Cordia*, *Ehretia*, *Brosimum*, *Metopium*, *Lysiloma*, *Leucaena* y *Piscidia* ( $> 15$  mm año<sup>-1</sup>), seguido por, *Guazuma*, *Manilkara*, *Bursera* y (10-15 mm año<sup>-1</sup>) y las especies que presentaron menor crecimiento fueron *Diospyros*, *Chrysophyllum*, *Spondias*, *Thevetia*, y *Gymnopodium* ( $< 10$  mm año<sup>-1</sup>) (Fig. 2A).

*Crecimiento anual por categoría.* Al separar el crecimiento anual de las especies por categoría diamétrica, no se observan diferencias significativas en el crecimiento.

*Crecimiento anual por sitio.* Integrando a todos los individuos sin considerar categorías diamétricas se observaron diferencias significativas en el crecimiento anual entre sitios ( $F_{2, 312}$

= 6.083,  $P = 0.002$ ). Mostrando un comportamiento de acuerdo al aumento en la disponibilidad hídrica, con mayor crecimiento para el sitio con mayor precipitación (ECOSUR), seguido por el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) y por último el sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL) (Fig. 2B).

Al analizar el crecimiento entre categorías diamétricas para cada uno de los sitios, se observó una diferencia significativa únicamente para el sitio con mayor precipitación, con mayor crecimiento en los individuos maduros ( $F_{1, 106} = 5.507$ ,  $P = 0.020$ ).

*Crecimiento diamétrico por temporada.* Sin considerar categorías diamétricas, se observaron diferencias significativas en el crecimiento entre temporadas ( $F_{2, 936} = 149.56$ ,  $P = 0.000$ ), donde el crecimiento estacional muestra un comportamiento de acuerdo al aumento en la disponibilidad hídrica. Con mayor crecimiento para la temporada de lluvias (Fig. 2B).

*Efecto de la disponibilidad hídrica en el crecimiento.* Al analizar la interacción de los factores especie, sitio y temporada se observaron diferencias significativas ( $F_{52, 822} = 2.549$ ,  $P = 0.000$ ). Esta diferencia en crecimiento muestra una ligera, pero significativa tendencia de mayor crecimiento en las especies caducifolias ( $F_{1, 936} = 7.424$ ,  $P = 0.006$ ).

El sitio con mayor precipitación (ECOSUR) mostró mayor número de especies con valores altos en crecimiento promedio anual ( $> 15 \text{ mm año}^{-1}$ ) representados por *Cordia* ( $40.47 \pm 2.28 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Lysiloma* ( $36.65 \pm 1.61 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Leucaena* ( $24.49 \pm 1.13 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Bursera* ( $23.28 \pm 1.21 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Metopium* ( $22.96 \pm 0.83 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Byrsonima* ( $21.74 \pm 1.06 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Brosimum* ( $18.46 \pm 0.95 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Ehretia* ( $16.19 \pm 2.44 \text{ mm año}^{-1}$ ) y *Guazuma* ( $15.26 \pm 1.67 \text{ mm año}^{-1}$ ) (Fig. 2A). Al comparar el crecimiento entre temporadas, se observa mayor crecimiento en lluvias (Tuckey,  $P = 0.000$ ), donde *Cordia* y *Lysiloma* mostraron el mayor

crecimiento (Tuckey,  $P = 0.000$ , ambas) (Fig. 3A). Se observó que las especies caducifolias mostraron mayor crecimiento anual y estacional.

Con respecto al sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL), las especies que mostraron valores altos en crecimiento fueron: *Byrsonima* ( $26.36 \pm 1.01 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Ehretia* ( $14.42 \pm 1.77 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Cordia* ( $16.58 \pm 1.79 \text{ mm año}^{-1}$ ) y *Brosimum* ( $16.58 \pm 1.07 \text{ mm año}^{-1}$ ) (Fig. 2A).

Cabe mencionar que para este sitio *Gymnopodium* y *Spondias* muestran los valores más bajos en crecimiento. Por otro lado, la diferencia en el crecimiento entre temporadas es mayor para la estación de lluvias (Tuckey,  $P = 0.000$ ), determinado por las especies *Byrsonima* (Tuckey,  $P = 0.000$ ) y *Cordia* (Tuckey,  $P = 0.013$ ) las cuales mostraron el mayor crecimiento estacional (Fig. 3B). Nuevamente se aprecia que las especies caducifolias muestran valores altos en crecimiento anual y estacional.

Para el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) se observaron valores altos en crecimiento promedio anual para *Ehretia* ( $34.12 \pm 3.45 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Brosimum* ( $25.37 \pm 1.20 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Manilkara* ( $24.75 \pm 1.26 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Byrsonima* ( $21.91 \pm 1.10 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Piscidia* ( $21.56 \pm 2.08 \text{ mm año}^{-1}$ ), *Spondias* ( $19.12 \pm 2.05 \text{ mm año}^{-1}$ ) y *Thevetia* ( $15.73 \pm 0.98 \text{ mm año}^{-1}$ ) (Fig. 2A). Respecto al crecimiento estacional, los valores más altos se obtuvieron en la temporada de lluvias (Tuckey,  $P = 0.000$ ) por *Brosimum* (Tuckey, 0.001), *Ehretia* (Tuckey, 0.002), *Manilkara* (Tuckey, 0.002), *Piscidia* (Tuckey, 0.003) y *Spondias* (Tuckey, 0.004) y para las temporadas de nortes y seca se aprecian valores bajos y negativos (Tuckey,  $P = 0.026$ ), (Fig. 3C). En este sitio se observó que mayor número de especies perennifolias obtuvieron valores altos en crecimiento.

*Relación del crecimiento anual con parámetros biológicos y ambientales.* Los resultados indican que existe una correlación del crecimiento con la disponibilidad hídrica, dado que la mayor relación es con el  $\Psi_{pa}$  ( $R^2 = 0.073$ ,  $P = 0.000$ ) y el  $\Psi_{md}$  ( $R^2 = 0.037$ ,  $P = 0.001$ ) (Fig. 4). Por el contrario, para los demás parámetros fisiológicos no se encontró relación significativa con el crecimiento. En la tabla 2, se muestran los rangos de los valores obtenidos de los parámetros morfofisiológicos de las especies para cada sitio, esta información está descrita con más detalle por Palomo-Kumul (2015).

Dado que el  $\Psi_{pa}$  mostró la mayor relación con el crecimiento de las especies, se muestran las relaciones significativas para las especies en los tres sitios. Observando que en el sitio con mayor precipitación (ECOSUR) se obtuvo una relación directa únicamente para *Bursera* ( $R^2 = 0.174$ ,  $P = 0.042$ ; Fig. 5), con un rango de -0.52 a -0.32 MPa. Para el sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL) se observan relaciones directas altamente significativas para *Manilkara* ( $R^2 = 0.446$ ,  $P = 0.000$ ) y *Metopium* ( $R^2 = 0.449$ ,  $P = 0.000$ ) en un rango de -1.09 a -0.39 MPa (Fig. 6A), así como relaciones directas ligeramente significativas para *Brosimum* ( $R^2 = 0.214$ ,  $P = 0.022$ ), *Chrysophyllum* ( $R^2 = 0.167$ ,  $P = 0.046$ ), *Leucaena* ( $R^2 = 0.214$ ,  $P = 0.022$ ) y *Piscidia* ( $R^2 = 0.220$ ,  $P = 0.020$ ) con un rango de -1.28 a -0.09 MPa (Fig. 6B). Por último, en el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) las especies mostraron dos rangos en los valores de  $\Psi_{pa}$  que difieren en amplitud, un rango menor de -2.28 a -0.24 MPa para las especies *Brosimum* ( $R^2 = 0.411$ ,  $P = 0.000$ ), *Bursera* ( $R^2 = 0.472$ ,  $P = 0.000$ ), *Byrsonima* ( $R^2 = 0.370$ ,  $P = 0.035$ ), *Piscidia* ( $R^2 = 0.501$ ,  $P = 0.000$ ) y *Thevetia* ( $R^2 = 0.507$ ,  $P = 0.031$ ) (Fig. 7A), y un rango mayor de -5.46 a -0.16 MPa para *Diospyros* ( $R^2 = 0.499$ ,  $P = 0.000$ ), *Guazuma* ( $R^2 = 0.310$ ,  $P = 0.004$ ), *Leucaena* ( $R^2 = 0.320$ ,  $P = 0.003$ ) y *Lysiloma* ( $R^2 = 0.250$ ,  $P = 0.012$ ) (Fig. 7B).

Respecto a los parámetros ambientales, se observó una relación significativa únicamente entre el crecimiento y la precipitación ( $R^2 = 0.140$ ,  $P = 0.000$ ). Al considerar los tres sitios de muestreo, el sitio con mayor precipitación (ECOSUR) mostró una relación significativa pero con una  $R^2$  baja ( $R^2 = 0.080$ ,  $P = 0.006$ ; Fig. 6), donde las especies que presentan mayor relación con la precipitación del sitio son: *Lysiloma* ( $R^2 = 0.372$ ,  $P = 0.002$ ), *Leucaena* ( $R^2 = 0.253$ ,  $P = 0.012$ ), *Bursera* ( $R^2 = 0.347$ ,  $P = 0.002$ ), *Byrsonima* ( $R^2 = 0.241$ ,  $P = 0.015$ ) y *Metopium* ( $R^2 = 0.317$ ,  $P = 0.004$ ). Posteriormente, el sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL) muestra una relación altamente significativa y con una mayor  $R^2$  ( $R^2 = 0.214$ ,  $P = 0.000$ ; Fig. 6), en donde se observa mayor número de especies que muestran esta relación, las cuales son: *Brosimum* ( $R^2 = 0.721$ ,  $P = 0.000$ ), *Manilkara* ( $R^2 = 0.657$ ,  $P = 0.000$ ), *Bursera* ( $R^2 = 0.583$ ,  $P = 0.000$ ), *Metopium* ( $R^2 = 0.517$ ,  $P = 0.000$ ), *Lysiloma* ( $R^2 = 0.388$ ,  $P = 0.001$ ), *Byrsonima* ( $R^2 = 0.379$ ,  $P = 0.001$ ), *Leucaena* ( $R^2 = 0.374$ ,  $P = 0.001$ ), *Cordia* ( $R^2 = 0.333$ ,  $P = 0.006$ ), *Spondias* ( $R^2 = 0.281$ ,  $P = 0.007$ ), *Piscidia* ( $R^2 = 0.254$ ,  $P = 0.011$ ) y *Thevetia* ( $R^2 = 0.226$ ,  $P = 0.018$ ). Finalmente, el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) muestra también una relación altamente significativa y con la mayor  $R^2$  ( $R^2 = 0.435$ ,  $P = 0.000$ ; Fig. 6); para este sitio únicamente el crecimiento de *Chrysophyllum* no mostró relación significativa con la precipitación, por lo que este sitio muestra el mayor número de especies relacionadas con la precipitación, las cuales son: *Piscidia* ( $R^2 = 0.803$ ,  $P = 0.000$ ), *Diospyros* ( $R^2 = 0.793$ ,  $P = 0.000$ ), *Bursera* ( $R^2 = 0.752$ ,  $P = 0.000$ ), *Brosimum* ( $R^2 = 0.737$ ,  $P = 0.000$ ), *Leucaena* ( $R^2 = 0.669$ ,  $P = 0.000$ ), *Guazuma* ( $R^2 = 0.615$ ,  $P = 0.000$ ), *Thevetia* ( $R^2 = 0.550$ ,  $P = 0.022$ ), *Byrsonima* ( $R^2 = 0.470$ ,  $P = 0.013$ ), *Ehretia* ( $R^2 = 0.449$ ,  $P = 0.017$ ), *Lysiloma* ( $R^2 = 0.443$ ,  $P = 0.000$ ), *Spondias* ( $R^2 = 0.435$ ,  $P = 0.019$ ), *Manilkara* ( $R^2 = 0.433$ ,  $P = 0.007$ ), *Cordia* ( $R^2 = 0.384$ ,  $P = 0.006$ ), *Gymnopodium* ( $R^2 = 0.172$ ,  $P = 0.043$ ).



## Discusión

Determinamos una relación directa de la disponibilidad hídrica con el crecimiento diamétrico, encontrando un mayor crecimiento en el sitio con mayor disponibilidad hídrica y durante la estación húmeda, esta relación se intensifica en el sitio seco. Además, contrario a lo esperado, no encontramos diferencias en la tasa del crecimiento entre juveniles o adultos.

De acuerdo al crecimiento anual de las especies, el mayor y menor valor se presentó en *Byrsonima* y *Gymnopodium*, respectivamente. De los pocos estudios de crecimiento para árboles de bosques tropicales estacionalmente secos con una precipitación comparable (en un rango de 1052 a 1400 mm) encontramos que el crecimiento registrado en este estudio para *Bursera simaruba* ( $10.78 \text{ mm año}^{-1}$ ) en el sitio con precipitación intermedia es 60-130 % menor a lo reportado por López et al. (2006) ( $25 \text{ mm año}^{-1}$ ) y Vester y Navarro (2007) ( $18.0 \text{ mm año}^{-1}$ ), pero 23 % mayor a lo reportado por Carreón-Santos (2013) ( $2.5 \text{ mm año}^{-1}$ ). Para la especie *Lysiloma latisiliquum* con un crecimiento de  $35.65 \text{ mm año}^{-1}$  en el sitio con mayor precipitación, López-Torres y Tamarit-Urias (2005) reportan un crecimiento 40 % mayor ( $51.1 \text{ mm año}^{-1}$ ); mientras que si comparamos los valores de crecimiento en el sitio con precipitación intermedia, donde *L. latisiliquum* tiene una tasa de crecimiento de  $7.03 \text{ mm año}^{-1}$ , encontramos que lo reportado por Vester y Navarro (2007) es 550 % mayor ( $46.00 \text{ mm año}^{-1}$ ), así como Carreón-Santos (2013) para la misma especie con un 15 % mayor ( $41.0 \text{ mm año}^{-1}$ ). Otras especies con tasas de crecimiento reportadas son *Manilkara zapota* y *Metopium brownei* (crecimiento para el sitio con precipitación intermedia es de  $11.92$  y  $14.41 \text{ mm año}^{-1}$ , respectivamente), Vester y Navarro (2007) reportan tasas de crecimiento 40-60 % mayor ( $17.00$  y  $23.00 \text{ mm año}^{-1}$ ). Al analizar las precipitaciones de los estudios anteriores (López et al. pp =  $1,052 \text{ mm año}^{-1}$ ; Vester y Navarro pp =  $1,105.0 \text{ mm año}^{-1}$ ; Carreón-Santos pp =  $1,150 \text{ mm año}^{-1}$

1; López- Torres y Tamarit-Urias pp = 1,390 mm año<sup>-1</sup>), encontramos que son similares a los sitios considerados con precipitación alta e intermedia, por tanto las diferencias en crecimiento podrían responder a otros factores ambientales, tales como la cantidad de nutrientes en el suelo. La relación entre el crecimiento y la disponibilidad de nutrientes en el suelo, se ha observado para un bosque húmedo tropical, comparando el crecimiento de dos especies arbóreas para dos sitios con diferente disponibilidad de nutrientes en el suelo, observando mayor crecimiento en el sitio al aumentar esta disponibilidad (Baker et al. 2003).

Al observar el crecimiento por sitio, se aprecia mayor crecimiento de las especies en el sitio con mayor precipitación (ECOSUR). Inesperadamente el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) presenta mayor crecimiento que el sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL), en ambos sitios se presentaron varios meses secos que aumentaron el estrés hídrico en las plantas. Sin embargo las plantas del sitio con menor precipitación, de acuerdo con los datos históricos (Fig. 1), están permanentemente bajo condiciones de sequía, lo que permite una mejor adaptación ante el estrés hídrico. Por lo que las diferencias del crecimiento entre los sitios, muestra una mayor influencia del agua al disminuir la disponibilidad hídrica. Esto se observa al aumentar la relación entre el crecimiento y el  $\Psi_{pa}$  cuando la disponibilidad hídrica disminuye (Fig. 5, 6 y 7), lo mismo ocurre en la relación entre el crecimiento y precipitación. Esta mayor influencia del agua en el sitio con menor precipitación, también ha sido reportada por otros autores. Devall' et al. (1995) en un análisis dendroecológico compararon la influencia de un gradiente de precipitación con el crecimiento en tres sitios en Panamá, observando mayor influencia en los sitios más secos. Por otro lado, el menor crecimiento observado en el sitio con precipitación intermedia (X-PICHIL) podría responder al aumento en la temperatura para este sitio (Fig. 1B), provocando mayor pérdida de agua en el suelo y en las plantas por medio de la

evapotranspiración; además se ha observado una influencia de la temperatura sobre las enzimas, aumentando las tasas de fotorespiración, causando el cierre de los estomas y a su vez comprometiendo a la tasa fotosintética (Crafts-Brandner y Salvucci 2000; Denmead y Shaw 1962; Verslues et al. 2006). Esto causaría un desequilibrio en el balance hídrico de las plantas, expresado en un bajo crecimiento.

El efecto del tamaño diamétrico en la tasa de crecimiento, solo fue observado en el sitio con mayor precipitación, donde el crecimiento fue mayor conforme aumentaba el tamaño diamétrico. Estas diferencias en el crecimiento entre categorías diamétricas, se han reportado en estudios que presentan un rango de precipitación anual de 1,100 a > 3,000 mm, tanto en bosques secos tropicales (Carreón-Santos, 2013; da Silva et al., 2002; López-torres y Tamarit-Urias, 2005; Uslar et al., 2004) como en bosques húmedos tropicales (Carvalho et al., 2004; Lieberman et al., 1985). Las diferencias en el crecimiento entre los árboles con diferente diámetro, no se apreciaron en los sitios más secos para este estudio. Lo mismo se observa en un estudio que presenta una precipitación anual entre los 500-750 mm, donde no se reportan diferencias en el crecimiento entre categorías diamétricas para un bosque semiárido en regeneración (Araujo et al., 2007). Por lo que, los individuos con diámetros mayores podrían disponer de mayor agua en condiciones favorables de disponibilidad hídrica, favoreciendo el crecimiento; y en condiciones de mayor estrés hídrico, la disponibilidad de agua estaría limitada para todos los árboles, provocando un crecimiento similar entre individuos de distintos diámetros (Araujo et al., 2007).

El análisis estacional demostró una relación directa del crecimiento con la precipitación, mostrando el mayor crecimiento para la temporada de Lluvias. Esto coincide con lo observado por López-Ayala et al. (2006) quienes encontraron mayor crecimiento de especies arbóreas en

la temporada más húmeda en un bosque seco tropical. Esta relación se observa también para estudios en bosques húmedos tropicales. da Silva et al. (2002) reportaron patrones de crecimiento individual, encontrando mayor crecimiento en la temporada con mayor disponibilidad hídrica. Devall' et al. (1995) y Dünish et al. (2003) a través de análisis dendroecológicos observaron que los meses correspondientes a la temporada húmeda mostraron mayor crecimiento. Por lo que la disponibilidad hídrica juega un papel importante en el crecimiento diamétrico, y al aumentar la precipitación el crecimiento será mayor.

También se encontraron condiciones de decremento diamétrico en algunas especies en condiciones de mayor estrés hídrico (temporada seca y sitio seco), lo cual podría ser causado por un déficit hídrico provocando pérdida de turgencia celular y a su vez disminuyendo el potencial hídrico del tallo, lo anterior causado por una baja disponibilidad de agua en el suelo (Baker et al., 2002). Por lo cual se puede inferir que el decremento está intrínsecamente relacionado con la disponibilidad de agua, dado que en el sitio con mayor disponibilidad hídrica (ECOSUR, 1 353.8 mm) no se apreció una disminución en el crecimiento de las especies. Un ejemplo es *Bursera simaruba*, la cual mostró mayor decremento en comparación a las demás especies. Este comportamiento fue observado en estudios para bosques secos tropicales, como Reich y Borchet (1984) quienes compararon el crecimiento en dos sitios con diferentes precipitaciones anuales (1 700 y > 3 000 mm), encontrando que el decrecimiento aumentó conforme la disponibilidad hídrica disminuía. Así como, López-Ayala et al. (2006) con una precipitación promedio anual de 1 052 mm, encontraron una disminución en diámetro para los individuos de *Cordia elaeagnoides* y *Tabebuia donnell-smithii* durante los meses secos; a diferencia de los individuos de *B. simaruba*, atribuyendo que el crecimiento constante fue causado por la presencia de una especie perennifolia asociada al dosel proporcionando

sombra durante el periodo de sequía, permitiendo a las plantas disminuir el estrés hídrico al reducir la evapotranspiración por acción del sombreado.

El efecto de la disponibilidad hídrica en el crecimiento muestra que las especies caducifolias tienen un mayor crecimiento anual y estacional para los sitios con mayor e intermedia precipitación. Este mismo patrón fue observado por Daubenmire (1972) para un bosque seco tropical, reportando mayor crecimiento para las especies caducifolias. Esto se ha reportado también en condiciones controladas donde las especies deciduas muestran mayor tasa de crecimiento relativo en comparación a especies perennifolias (Antúnez et al., 2001). Por lo que, es posible que estas especies presenten mayores tasas de crecimiento debido a características distintivas como la de tirar sus hojas cuando las condiciones hídricas son desfavorables, esto les permite evitar la pérdida de agua por transpiración y tener una rápida recuperación en su estado hídrico (Borchet, 1994; Reich y Borchet, 1984). Además, generalmente las especies deciduas presentan mayor área foliar específica y almacenan el contenido de nitrógeno (por unidad de peso seco) por más tiempo y consecuentemente mantienen mayores tasas de asimilación lumínica (De Lucia y Schlesinger, 1995; Medina y Francisco, 1994; Reich et al., 1992; Sobrado, 1991).

Sin embargo, para el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) el mayor crecimiento se observó en las especies perennifolias; esto puede estar relacionado con su capacidad de producir raíces profundas y tener acceso a reservas de agua subterráneas (Nepstad et al., 1994; Sobrano y Cuenca, 1979), principalmente en esta zona donde la presencia de cenotes juega un papel importante en la rehidratación de algunas especies arbóreas (Valdez-Hernández et al., 2010). Además las especies perennifolias presentar hojas esclerófilas con menor área foliar específica en comparación a las caducifolias, considerada como una adaptación para evitar la

pérdida de agua al reducir la transpiración ante el estrés hídrico y realizar continuamente la fotosíntesis durante temporadas desfavorables (Gerdol et al., 2000; Westoby et al., 2002). Esto permitiría a las especies un periodo más largo de disponibilidad hídrica y mantener un adecuado estado hídrico expresado en aumento en el potencial hídrico del xilema favoreciendo al crecimiento (Borchet, 1994; Wright et al., 2004; Harrison et al., 2010).

Las adaptaciones fisiológicas utilizadas por las especies para utilizar eficientemente un suministro de agua corto, se expresa como un uso eficiente del agua (UEA) (Richards y Condon, 1993). De acuerdo a lo anterior, la relación altamente significativa del crecimiento con la precipitación para el sitio con menor precipitación (DZIBILCHALTÚN) (Fig. 8) y el rápido crecimiento de las especies en la temporada de lluvias (Fig. 3c), indica un mayor UEA de las especies para este sitio. Además de las estrategias fisiológicas que presentan las especies ante el estrés hídrico, la relación altamente significativa entre el crecimiento con los parámetros biológicos hídricos ( $\Psi_{pd}$ ,  $\Psi_{md}$ ) juega un papel muy importante. Ya que es conocido que en periodos de mayor disponibilidad hídrica como en la temporada de lluvias, las especies recargan y almacenan agua en el tallo permitiendo un adecuado funcionamiento de estos parámetros, lo cual conlleva a mejores tasas de crecimiento (Borchet, 1994; Reich y Borchet, 1982, 1984).

Por otro lado, un aumento en el estrés hídrico provoca una disminución en el crecimiento (Borchet, 1994). Dado que se observaron meses secos previos al periodo de muestreo, las plantas ya se encontraban bajo un estrés hídrico alto. Este estrés se observó con mayor intensidad en los sitios con mayor e intermedia precipitación. Los meses secos para el sitio con menor precipitación, muestran poca diferencia con el promedio histórico, indicando que este sitio está sometido a un estrés constante. Por lo que este aumento en el estrés hídrico para los

tres sitios, estuviera afectando el estado hídrico de las plantas condicionando la relación entre los parámetros fisiológicos (CRA, DM y AFE) y el crecimiento (Borchet, 1994). Esta variación en el estado hídrico de la planta causado por un estrés hídrico, se ha observado en los parámetros fisiológicos de especies tropicales como el contenido relativo de agua del tallo y la densidad de la madera (Howe, 1974; Wiemann y Williamson, 1982; Muller-Landau, 2004).

La disponibilidad hídrica influye fuertemente en el crecimiento diamétrico de las especies arbóreas, dadas las diferentes estrategias fisiológicas para afrontar el estrés hídrico. Por lo que el crecimiento aumenta de manera directa con la disponibilidad hídrica. El aumento en la disponibilidad hídrica muestra diferencias en el crecimiento entre individuos de diferentes categorías diamétricas, favoreciendo a los individuos maduros, por lo que a menor disponibilidad hídrica las diferencias en el crecimiento entre individuos de diferentes diámetros no es apreciable. En cambio, al disminuir la disponibilidad hídrica, se aprecia una creciente dependencia del agua con mayor número de especies con una relación significativa entre el crecimiento y los parámetros de potencial hídrico del xilema y precipitación para los sitios más secos. Además, el mayor crecimiento de las especies observado en el sitio más seco, podría indicar que recurren a estrategias fisiológicas para asimilar mejor el agua disponible en un periodo corto de precipitación indicando un mejor uso eficiente del agua.

### **Agradecimientos**

A mis compañeros Jorge Palomo Kumul, Carlos Alberto Gómez Rojas, Vanessa Préfontaine, Eduardo de Jesús Avilés Cetz, Yonathan Jasson Puc Soriano e Irving Josué Ramírez Celis por el apoyo en la obtención de los datos. A Holger Weissenberger por la elaboración del mapa de

los sitios de estudio. A las autoridades del Parque Nacional Dzibilchaltún, el ejido X-pichil y Ecosur, por todas las facilidades prestadas para la realización del estudio. A los propietarios de los solares en X-pichil y Dzibilchaltún por permitirnos el acceso para realizar el trabajo de campo. A la Comisión Nacional del Agua por proporcionar los datos ambientales. Este estudio fue apoyado económicamente por la Secretaria de Educación Pública-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 177882. O. E. Verduzco-Salazar recibió la beca Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología 307902.

## **Referencias**

Antúnez, I., Retamosa, E. C. y Villar, R. (2001). Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecología*, 128 (2), 172-180.

Araujo, P., Juárez de Galindez, M. e Iturre, M. (2007). Crecimiento de las especies principales de un bosque de regeneración del Chaco Santiagueño. *Quebracho*, 14, 36-46.

Baker, T. R., Affum-Baffoea, K., Burslema, D. F. R. P. y Swaine, M. D. (2002). Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management*, 171, 261–274.

Baker, T. R., Burslem, D. F. R. P. y Swaine, M. D. (2003). Association between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional in Ghanaian tropical rain forest. *Tropical ecology*, 19, 109-125.

Borchet, R. (1994). Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75, 1437-1449.



Brienen, R. J. y Zuidema, P. A. (2005). Relating tree growth to rainfall in Bolivian rain forest: a test for six species using tree ring analysis. *Oecología*, 146, 1-12.

Carvalho, J. O., Silva, J. N. y Lopes, J. (2004). Growth rate of a terra firme rain forest in Brazilian Amazonia over an eighth-year period in respond to logging. *Acta Amazonia*, 34 (2), 209-217.

Carreón-Santos R. J. (2013). Estructura y crecimiento de tres especies arbóreas en una selva mediana Subperennifolia en Quintana Roo. Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México.

Cattelino, P. J., Becher, C. A. y Fuller, L. G. (1986). Construction and instalation of homemade dendrometer bands. *Forestry*, 3, 73-75.

Clark, D.A. y Clark, D.B. (1999). Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and development. *Ecological Applications*, 9, 981-997.

Clark, N. A., Wynne, R. H. y Schmoltd, D. L. (2000). A review of past research on dendrometers. *Forest Science*, 46, 570-576.

Daubenmire, R. (1972). Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northeastern Costa Rica. *Ecology*, 60,147–170.

Da Silva, R. P., Dos Santos, J., Tribuzy, E. S., Chambers , J. Q., Nakamura, S. y Higuchi, N. (2002). Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in central Amazon, Brazil. *Forest ecology and management*, 166, 295-301.

De Lucia, E.H. y Schlesinger, W.H. (1995). Photosynthetic rates and nutrient-use-efficiency among evergreen and deciduous shrubs in Okefenokee swamp. *Plant Science*, 156, 19-28.

Denmead, O.T. y Shaw, R.H. (1962). Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agronomy*, 8, 385-390.

Devall', M. S., Parresol, B. R. y Wrigth S. J. (1995). Dendroecological analysis of *Cordia alliodora*, *Pseudobombax septenatum* and *Annona spraguei* in central Panama. *IAWA*, 16, 411-424.

Dünish, O., Ribeiro, V. y Bauch, J. (2003). Dendroecological investigations on *Swietenia macrophylla* King and *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in the central Amazon. *Trees*, 17, 244-250.

Ferri, M.G. (1979). *Fisiologia Vegetal*. Editora Pedagógica, Vol. 2. Segunda Edición, Sao Paulo.

Gerdol, R., Iacumin, P., Marchesini, R. & Bragazza, L. (2000). Water- and nutrient-use efficiency of a deciduous species, *Vaccinium myrtillus*, and an evergreen species, *V. vitis-idaea*, in a subalpine dwarf shrub heath in the southern Alps, Italy. *Oikos*, 88, 19–32.

González-Iturbe, J.A., Olmsted, I. y Tun-Dzul, F. (2002). Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroydes* Lem.) plantation in northern Yucatan, México. *Forest Ecology and Management*, 167, 67–82.

Harrison, S.P., Prentice, I.C., Barboni, D., Kohfeld, K.E., Ni, J. & Sutra, J.P. (2010). Ecophysiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification. *Vegetation Science*, 21, 300–317

Howe, J. P. (1974). Relationship of climate to the specific gravity of four Costa Rican hardwoods. *Wood Fiber*, 5, 347-352.

Lieberman, D. (1982). Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Ecology*, 70, 791-806.

Lieberman, D., Lieberman, M., Peralta R. y Hartshorn, G. S. (1985). Mortality patterns and stand turnover rates in a wet tropical forest in Costa Rica. *Ecology*, 73, 915-924.

López-Ayala, J.L., Valdez-Hernández, J. I., Terrazas, T. y Valdez Lazalde, J. R. (2006). Crecimiento en diámetro de especies arbóreas en una selva mediana subcaducifolia en Colima, México. *Agrociencia*, 40, 139-147.

López-Torres, J. L. y Tamarit-Urias, J. C. (2005). Crecimiento e incremento en diámetro de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. En bosques secundarios en Escárcega, Campeche, México. *Ciencias Forestales y del Ambiente*, 11, 117-123.

Medina, E. y Francisco, M. (1994). Photosynthesis and water relations of savanna tree species differing in leaf phenology. *Tree Physiology*, 14, 1367-1382.

Muller-Landau, H. C. (2004). Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica*, 36, 20–32.

Murphy, P. G. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Ecology System*, 17, 67-88.

Negreros-Castillo, P. y Martínez-Salazar, I. (2011). Crecimiento y regeneración avanzada de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. En una selva de Quintana Roo. *Ciencias Forestales*, 2, 1-28.

Nepstad, D.C., Carvalho, C.R., Davidson, E.A., Jipp, P.G., Lefebvre, P.A., Negreiros, G.H., da Silva, E.D., Stone, T.A., Trumbore, S.E. y Vieira, S. (1994). The role of the deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forest and pastures. *Nature*, 372, 666–669.

Palomo-Kumul, J. (2015). Patrones hídricos de especies arbóreas de acuerdo a un gradiente de precipitación, en la Península de Yucatán. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo.

Pennington, T.D. y Sarukhán, J. (2005). Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Ediciones Científicas Universitarias. UNAM. Fondo de la Cultura Económica, México.

Percy, R. W., Ehleringer, J., Mooney, H. A. y Rundell, P. W. (1989). Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation. Chapman & Hall, 457.

Reich, P. B. y Borchert, R. (1982). Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*, 63, 294–299.

Reich, P. B. y Borchert, R. (1984). Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands in Costa Rica. *Ecology*, 72, 61-74.

Reich, P.B., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S. (1992). Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62, 365-392.

Rincón N., Olarte M. A. y Pérez J. C. (2012). Determinación del área foliar en fotografías tomadas con una cámara web, un teléfono celular o una cámara semiprofesional. *Facultad Nacioanl de Agraria Medellín*, 65 (1), 6399-6405.

Richards, R. A. y Condon, A. G. (1993). Challenges ahead in using carbon isotope discrimination in plant-breeding programs. In: Ehleringer, J. R., Hall, A. E., & Farquar, G. D. (Eds), *Satble Isotopes and plant Carbon-water Relations*. Academic Press, San Diego., 451-462.

Rozendaal, D. M. A., y Zuidema, P. A. (2011). Dendroecology in the tropics: a review. *Trees*, 25:3–16.

Sánchez-Sánchez O. e Islebe, G. (2002). Tropical forest communities in southeastern Mexico. *Plant Ecology*, 158, 183-200.

Sobrano, M. A. y Cuenca, G. (1979). Aspectos del uso de agua de especies deciduas y siempreverdes en un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Científica Venezolana*, 30, 302-308.

Sobrado, M.A. (1991). Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species, *Functional Ecology*, 5, 608-616.

Snook, L.K. y Negreros-Castillo, P. (2004). Regenerating mahogany (*Swietenia macrophylla* King) on clearings in Mexico's Maya Forest: the effects of clearing treatment and cleaning on seedling survival and growth. *Forest Ecology and Management.*, 189, 143–169.

Uslar, Y. V., Mostacedo, B. y Saldias, M. (2004). Composición, estructura y dinámica de un bosque seco semideciduo en Santa Cruz, Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39, 25-43.

Valdez-Hernández, M., Andrade, J. L., Jackson, P. C. y Rebolledo-Vieyra, M. (2010). Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*, 329, 155–171.

Valdez-Hernández, M., Sánchez-Sánchez, O., Islebe, G. A., Snook, L. K. y Negreros-Castillo, P. (2014). Recovery and early succession after experimental disturbance in a seasonally dry tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 334, 331-343.

Valencia, M. S. y Vargas, J. H. (1997). Método empírico para estimar la densidad básica en muestras pequeñas de madera. *Madera y Bosques*, 3, 81–87.

Verslues, P. E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J. y Zhu J. K. (2006). Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant*, 45, 523-539.

Vester, H., y Navarro, N. M. (2007). Árboles maderables de Quintana Roo. Consejo Quintanarroense de Ciencia y Tecnología, 138.

Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.

White, D. A. y Hood, C. S. (2004). Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatán Peninsula. *Vegetation Science*, 15, 151–60.

Wiemann, M. C. y Williamson, G. B. (1988). Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. *Wood Fiber Sci.*, 20, 344-349.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

Wullschleger, S. D., Tschaplinski, T. J. y Norby, R. J. (2002). Plant water relations at elevated CO<sub>2</sub> – implications for water-limited environments. *Plant, cell and environment*, 25, 319-331.

**Cuadro 1.** Características principales de las especies de estudio, mostrando el número de individuos por especie, sitio y categoría diamétrica.

Familia	Especie	Habito foliar*	Número de individuos					
			ECO		XPI		DZI	
			J	M	J	M	J	M
Anacardiaceae	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) <sup>2</sup>	C	4	4	4	4	0	0
Anacardiaceae	<i>Spondias</i> sp L. <sup>1</sup>	C	0	4	4	4	0	4s
Apocynaceae	<i>Thevetia peruviana</i> K. Schum. <sup>1</sup>	P	4	4	4	4	3s	0
Boraginaceae	<i>Cordia dodecandra</i> DC. <sup>1</sup>	C	4	4	4s	3s	3s	3s
Boraginaceae	<i>Ehretia tinifolia</i> L. <sup>1</sup>	P	4	4	4s	4s	0	4
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. <sup>2</sup>	C	4	4	4	4	4	4
Ebenaceae	<i>Diospyros cuneata</i> Standl. <sup>1</sup>	P	0	0	4	4	4	4
Fabaceae	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit <sup>1</sup>	C	4	4	4	4	4	4
Fabaceae	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth <sup>2</sup>	C	4	4	4	4	4	4
Leguminosae	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg. <sup>2</sup>	C	4	4	4	4	4	4
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth <sup>1</sup>	C	4	4	4	4	3s	3s
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw. <sup>1</sup>	P	4	4	4s	4s	4s	4s
Polygonaceae	<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolf. <sup>1</sup>	P	0	0	4	4	4	4
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum</i> sp L. <sup>1</sup>	P	4	4	4	4s	2s	4s
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen <sup>2</sup>	P	4	4	4	4	3s	2s
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. <sup>1</sup>	C	4	4	0	0	4	4

C: Caducifolio, P: Perennifolio \*(Obs. Pers.). ECO: ECOSUR, XPI: XPICHIL, DZI:

DZIBILCHALTÚN. J: Juveniles, M: Maduros. s: se encuentra en solares de casas, <sup>1</sup>Pennington and Sarukhán 2005, <sup>2</sup>Vester and Navarro 2007.

**Cuadro 2.** Parámetros morfofisiológicos considerados para las especies de estudio obtenidos en cada sitio de estudio.

	Sitios	Cat. Diam.	$\Psi_{pa}$ (MPa)		$\Psi_{md}$ (MPa)		CRA (%)		DM (g cm <sup>3</sup> )		AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	
			Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<i>Brosimum</i>	ECO	J	-0,91	-0,20	-2,04	-0,29	0,51	0,59	0,72	0,83	89,19	131,35
		M	-0,66	-0,19	-1,67	-0,31	0,47	0,58	0,77	0,89	100,22	132,20
	XPI	J	-1,12	-0,39	-2,51	-0,46	0,26	0,66	0,76	0,87	90,40	166,93
		M	-1,28	-0,37	-2,31	-0,43	0,32	0,68	0,65	0,88	98,74	181,83
	DZI	J	-1,66	-0,32	-3,18	-0,70	0,38	0,57	0,77	0,88	95,44	139,50
		M	-1,66	-0,28	-3,41	-0,91	0,38	0,59	0,75	0,87	95,44	146,30
<i>Bursera</i>	ECO	J	-0,52	-0,32	-1,04	-0,44	0,32	0,64	0,29	0,40	116,20	167,74
		M	-0,50	-0,32	-0,70	-0,48	0,55	0,71	0,39	0,48	92,63	188,55
	XPI	J	-1,04	-0,31	-1,24	-0,41	0,33	0,53	0,27	0,40	83,06	145,86
		M	-1,00	-0,33	-1,14	-0,38	0,40	0,75	0,36	0,48	96,12	135,88
	DZI	J	-1,34	-0,30	-1,41	-0,72	0,50	0,65	0,37	0,45	113,62	163,58
		M	-1,10	-0,25	-1,41	-0,61	0,51	0,73	0,32	0,53	111,87	180,04
<i>Byrsonima</i>	ECO	J	-0,43	-0,17	-1,47	-1,01	0,70	0,97	0,44	0,59	81,60	109,01
		M	-0,82	-0,16	-1,48	-0,69	0,69	0,82	0,55	0,69	94,99	187,85
	XPI	J	-0,45	-0,13	-1,56	-0,27	0,56	0,73	0,44	0,65	99,31	167,29
		M	-0,50	-0,13	-1,57	-0,28	0,47	0,76	0,52	0,73	88,14	150,03
	DZI	J	-0,81	-0,30	-1,64	-1,15	0,59	0,71	0,59	0,62	115,87	142,37
		M	-0,85	-0,24	-1,63	-1,11	0,54	0,96	0,44	0,66	101,74	136,98
<i>Chrysophyllum</i>	ECO	J	-1,00	-0,38	-1,83	-1,20	0,57	0,72	0,72	0,81	90,19	269,99
		M	-0,94	-0,50	-1,86	-0,85	0,55	0,73	0,74	0,83	81,42	123,73
	XPI	J	-0,90	-0,28	-1,65	-0,76	0,57	0,73	0,69	0,78	61,97	91,85
		M	-0,80	-0,25	-1,93	-0,40	0,43	0,73	0,66	0,86	71,29	132,75
	DZI	J	-0,98	-0,40	-2,18	-1,02	0,36	0,69	0,72	0,81	79,21	103,28
		M	-1,12	-0,52	-2,25	-1,40	0,51	0,74	0,74	0,89	58,10	109,47
<i>Cordia</i>	ECO	J	-1,08	-0,56	-1,70	-0,63	0,61	0,77	0,62	0,72	78,02	221,32
		M	-1,01	-0,48	-1,77	-0,57	0,60	0,75	0,59	0,76	80,62	259,88
	XPI	J	-1,49	-0,35	-3,16	-0,45	0,45	0,75	0,51	0,65	72,47	229,96
		M	-0,84	-0,23	-2,23	-0,40	0,51	0,77	0,66	0,77	91,12	254,37
	DZI	J	-1,79	-0,66	-2,68	-1,30	0,53	0,76	0,58	0,69	96,10	204,37
		M	-2,29	-0,66	-2,83	-1,42	0,47	0,75	0,66	0,79	77,24	144,26
<i>Diospyros</i>	XPI	J	-1,74	-0,49	-3,99	-1,84	0,35	0,65	0,64	0,77	60,77	100,68
		M	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	DZI	J	-5,47	-0,51	-6,32	-1,74	0,50	0,65	0,62	0,72	63,05	143,63
		M	-4,63	-0,53	-5,66	-1,79	0,50	0,65	0,64	0,73	57,73	106,46



	Sitios	Cat. Diam.	$\Psi_{pa}$ (MPa)		$\Psi_{md}$ (MPa)		CRA (%)		DM (g cm <sup>3</sup> )		AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	
			Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<i>Ehretia</i>	ECO	J	-0,86	-0,29	-2,22	-0,82	0,58	0,71	0,60	0,69	134,12	190,68
		M	-1,35	-0,40	-2,00	-0,72	0,58	0,69	0,61	0,68	119,44	164,58
	XPI	J	-0,77	-0,14	-2,19	-0,22	0,42	0,73	0,50	0,64	129,48	203,59
		M	-0,71	-0,12	-2,40	-0,22	0,35	0,77	0,54	0,67	142,08	205,56
	DZI	J	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		M	-1,35	-0,31	-1,92	-0,90	0,51	0,76	0,55	0,71	118,72	181,68
<i>Guazuma</i>	ECO	J	-1,07	-0,65	-2,43	-0,78	0,48	0,61	0,48	0,68	110,46	243,18
		M	-1,39	-0,72	-2,49	-0,82	0,54	0,66	0,60	0,69	144,92	265,04
	DZI	J	-4,31	-0,26	-4,57	-1,14	0,35	0,62	0,59	0,69	89,01	211,75
		M	-2,56	-0,25	-3,57	-1,21	0,20	0,68	0,59	0,68	73,79	204,59
<i>Gymnopodium</i>	XPI	J	-2,47	-1,21	-4,55	-3,04	0,50	0,68	0,66	0,72	105,51	194,92
		M	-2,16	-0,71	-3,77	-2,02	0,48	0,71	0,63	0,74	109,09	170,65
	DZI	J	-4,79	-0,54	-6,06	-2,17	0,46	0,63	0,66	0,79	99,72	191,61
		M	-4,07	-0,51	-5,17	-2,14	0,46	0,70	0,70	0,79	82,90	197,30
<i>Leucaena</i>	ECO	J	-0,99	-0,57	-1,97	-0,87	0,38	0,59	0,49	0,78	151,80	286,42
		M	-1,15	-0,64	-1,95	-1,12	0,54	0,78	0,59	0,80	143,31	324,70
	XPI	J	-1,19	-0,14	-2,57	-0,88	0,30	0,56	0,54	0,66	151,34	401,64
		M	-0,97	-0,10	-2,31	-0,40	0,32	0,58	0,54	0,69	113,73	386,95
	DZI	J	-3,85	-0,23	-4,39	-0,69	0,32	0,51	0,55	0,70	126,17	319,98
		M	-3,11	-0,39	-4,57	-0,90	0,45	0,69	0,62	0,73	116,66	298,85
<i>Lysiloma</i>	ECO	J	-0,73	-0,25	-2,72	-1,71	0,44	0,84	0,32	0,50	60,60	178,78
		M	-0,96	-0,28	-3,31	-1,57	0,61	0,81	0,52	0,77	62,30	178,69
	XPI	J	-1,47	-0,12	-3,01	-1,24	0,26	0,55	0,31	0,54	95,73	331,47
		M	-1,19	-0,17	-2,77	-0,53	0,42	0,71	0,56	0,73	84,04	238,32
	DZI	J	-3,46	-0,21	-4,06	-1,78	0,26	0,72	0,35	0,57	109,64	228,47
		M	-2,19	-0,16	-3,24	-1,91	0,49	0,78	0,70	0,79	76,88	135,18
<i>Manilkara</i>	ECO	J	-1,34	-0,31	-2,44	-0,49	0,52	0,68	0,77	0,85	86,02	124,84
		M	-1,11	-0,38	-1,76	-0,41	0,56	0,75	0,70	0,86	94,17	127,50
	XPI	J	-1,00	-0,55	-2,07	-1,04	0,49	0,72	0,79	0,88	80,21	112,85
		M	-1,10	-0,46	-2,36	-0,91	0,49	0,72	0,79	0,89	84,09	99,46
	DZI	J	-2,50	-0,65	-3,68	-1,49	0,49	0,68	0,79	0,89	73,20	105,74
		M	-1,78	-0,63	-3,27	-1,50	0,42	0,79	0,78	0,84	76,52	98,55
<i>Metopium</i>	ECO	J	-0,68	-0,38	-1,49	-0,48	0,42	0,67	0,53	0,71	82,10	113,48
		M	-0,73	-0,46	-1,52	-0,49	0,57	0,74	0,59	0,74	87,48	121,77
	XPI	J	-1,07	-0,40	-3,72	-0,53	0,43	0,59	0,50	0,71	104,70	212,39
		M	-1,01	-0,47	-1,50	-0,53	0,53	0,72	0,57	0,71	89,42	255,89

	Sitios	Cat. Diam.	$\Psi_{pa}$ (MPa)		$\Psi_{md}$ (MPa)		CRA (%)		DM (g cm <sup>3</sup> )		AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	
			Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max	Min	Max
<i>Piscidia</i>	ECO	J	-1,10	-0,47	-2,18	-0,56	0,59	0,75	0,57	0,71	74,66	153,24
		M	-1,34	-0,46	-1,96	-0,53	0,58	0,76	0,60	0,77	76,55	158,51
	XPI	J	-0,80	-0,20	-2,46	-0,76	0,60	0,69	0,59	0,71	74,59	164,89
		M	-0,76	-0,21	-1,09	-0,62	0,64	0,77	0,61	0,79	68,63	131,33
	DZI	J	-1,37	-0,31	-2,00	-0,94	0,56	0,70	0,60	0,75	65,82	154,38
		M	-1,22	-0,37	-1,98	-0,81	0,52	0,76	0,66	0,76	82,72	134,42
<i>Spondias</i>	ECO	J	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		M	-0,66	-0,12	-1,15	-0,23	0,51	0,73	0,34	0,50	140,59	277,53
	XPI	J	-1,11	-0,13	-1,72	-0,44	0,28	0,56	0,24	0,38	153,51	252,90
		M	-1,01	-0,17	-1,79	-0,33	0,40	0,62	0,37	0,50	135,76	259,60
	DZI	J	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
		M	-4,47	-0,28	-8,98	-0,86	0,67	0,97	0,26	0,50	155,16	248,52
<i>Thevetia</i>	ECO	J	-1,99	-0,44	-2,23	-1,71	0,26	0,43	0,41	0,53	131,39	220,31
		M	-1,92	-0,41	-2,18	-1,36	0,29	0,52	0,48	0,64	134,23	236,17
	XPI	J	-2,77	-0,78	-3,39	-1,05	0,26	0,46	0,47	0,63	120,60	179,94
		M	-2,08	-0,91	-2,51	-1,47	0,28	0,50	0,49	0,67	99,73	178,71
	DZI	J	-2,29	-0,73	-2,80	-1,43	0,25	0,59	0,40	0,62	103,27	267,91
		M	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA

ECO: ECOSUR, XPI: X-PICHIL, DZI: DZIBILCHALTÚN. J: Juveniles, M: Maduros.  $\Psi_{pa}$ :

potencial hídrico prealba,  $\Psi_{md}$ : potencial hídrico al mediodía, CRA: contenido relativo de agua

en la madera, DM: densidad de la madera, AFE: área foliar específica.

**Figura 1.** Sitios de estudio (A) DZIBILCHALTÚN, (B) X-PICHIL y (C) ECOSUR. Los recuadros muestran los diagramas ombrotérmicos para cada sitio, correspondientes al periodo de estudio (2014 y 2015) además de los datos históricos registrados en un periodo de 15 años.

**Figura 2.** (A) Crecimiento anual por especie. El recuadro muestra el crecimiento por hábito foliar, caducifolias (C) y perennifolias (P). (B) Crecimiento anual por sitio, el recuadro muestra el crecimiento estacional en general.

**Figura 3.** Crecimiento estacional (Lluvias, Nortes y Secas) por especie y sitio. Los recuadros muestran el crecimiento estacional por sitio. A: ECOSUR, B: X-PICHIL, C: DZIBILCHALTÚN.

**Figura 4.** Relación del crecimiento con el potencial hídrico del xilema.  $\Psi_{pa}$  = Potencial hídrico prealba,  $\Psi_{md}$  = Potencial hídrico de mediodía.

**Figura 5.** Relación positiva del crecimiento y el potencial hídrico prealba ( $\Psi_{pa}$ ) encontrada para *Bursera simaruba*, en el sitio con mayor disponibilidad hídrica. \*  $P < 0.05$  ( $y = 34.203 + 64.2945 * x$ ).

**Figura 6.** Relación positiva encontrada entre el crecimiento y el potencial hídrico prealba ( $\Psi_{pa}$ ), en el sitio con disponibilidad hídrica intermedia. (A) relaciones altamente significativas (\*\*\*)  $P < 0.001$ ), (B) relaciones ligeramente significativas (\* $P < 0.05$ ). (*Manilkara*,  $y = 23.9484 + 24.1944 * x$ ; *Metopium*,  $y = 18.4502 + 20.2613 * x$ ; *Brosimum*,  $y = 11.1011 + 9.0194 * x$ ; *Chrysophyllum*,  $y = 7.6652 + 6.8713 * x$ ; *Leucaena*,  $y = 9.2031 + 9.7462 * x$ ; *Piscidia*,  $y = 13.2437 + 17.2314 * x$ ).

**Figura 7.** Relación positiva encontrada entre el crecimiento basal y el potencial hídrico prealba ( $\Psi_{pa}$ ), en el sitio con menor disponibilidad hídrica. (A) especies con potenciales hídricos bajos (hasta -2.28 MPa), (B) especies con potenciales hídricos muy bajos (hasta -5.46 MPa). \*P < 0.05, \*\*P < 0.01, \*\*\*P < 0.001 (Brosimum,  $y = 22.7449+17.3483*x$ ; Bursera,  $y = 16.1829+20.7693*x$ ; Byrsonima,  $y = 20.5724+23.2281*x$ ; Piscidia,  $y = 24.6094+23.7954*x$ ; Thevetia,  $y = 20.1793+9.8585*x$ ; Diospyros,  $y = 9.2544+2.7685*x$ ; Guazuma,  $y = 11.4347+4.6178*x$ ; Leucaena,  $y = 6.662+2.5675*x$ ; Lysiloma,  $y = 6.988+3.2416*x$ ).

**Figura 8.** Relación positiva del crecimiento basal con la precipitación estacional correspondiente a cada sitio. \*P < 0.05, \*\*P < 0.01, \*\*\*P < 0.001 (Ecosur,  $y = 2.1218+0.0116*x$ ; X-pichil,  $y = 1.4434+0.0095*x$ ; Dzibilchaltún,  $y = 1.6186+0.0587*x$ ).

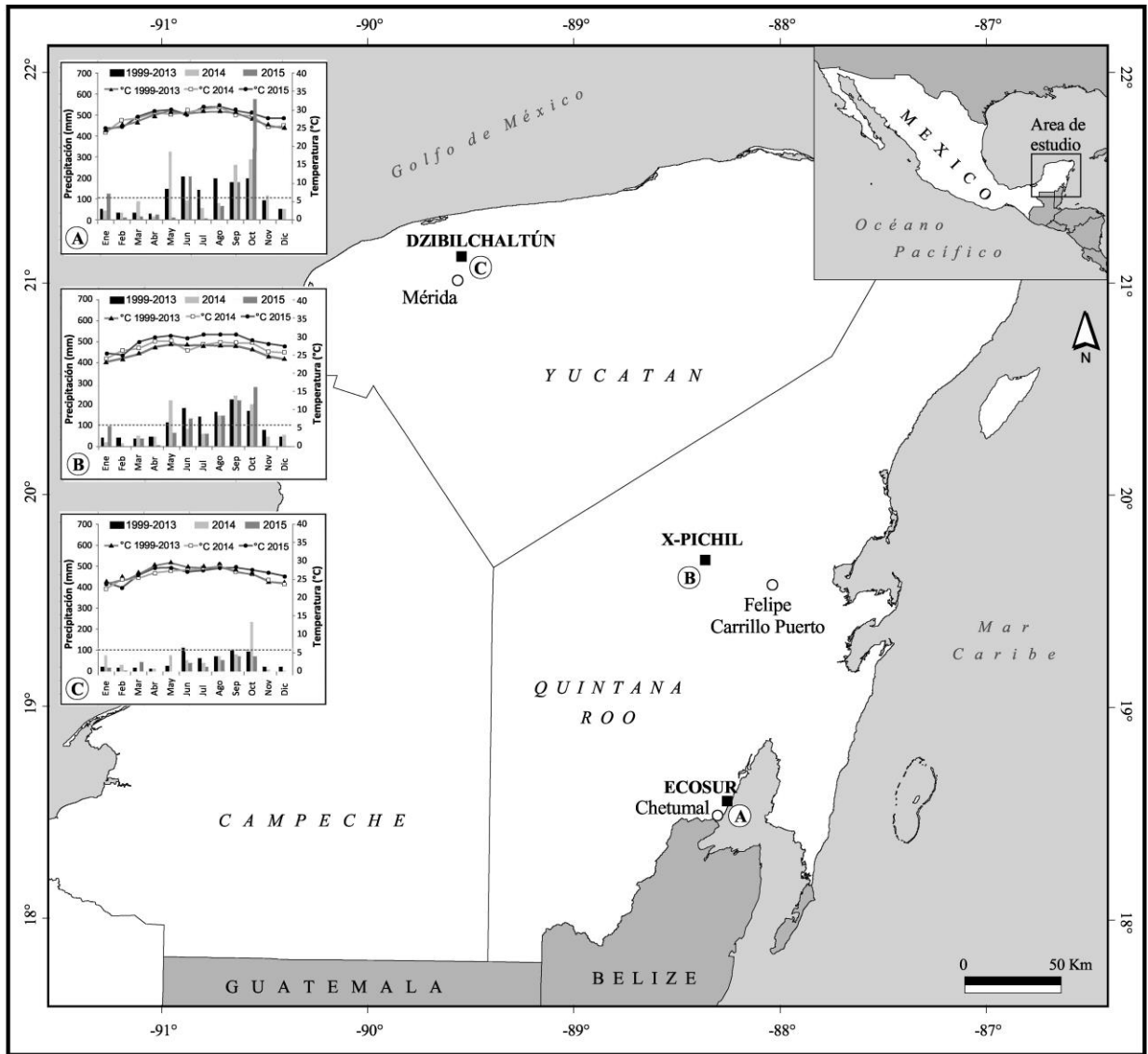


Figura 1.

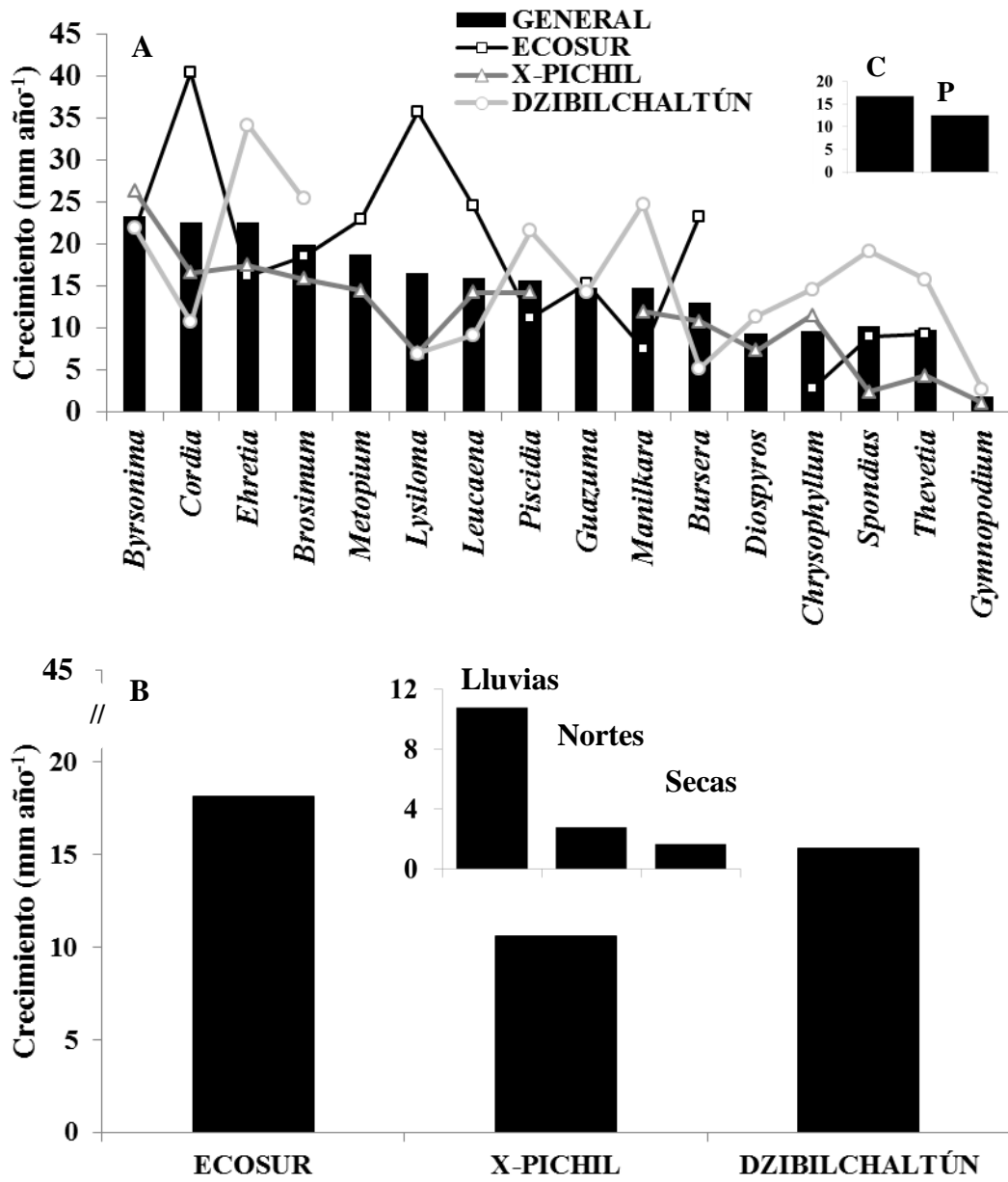


Figura 2.

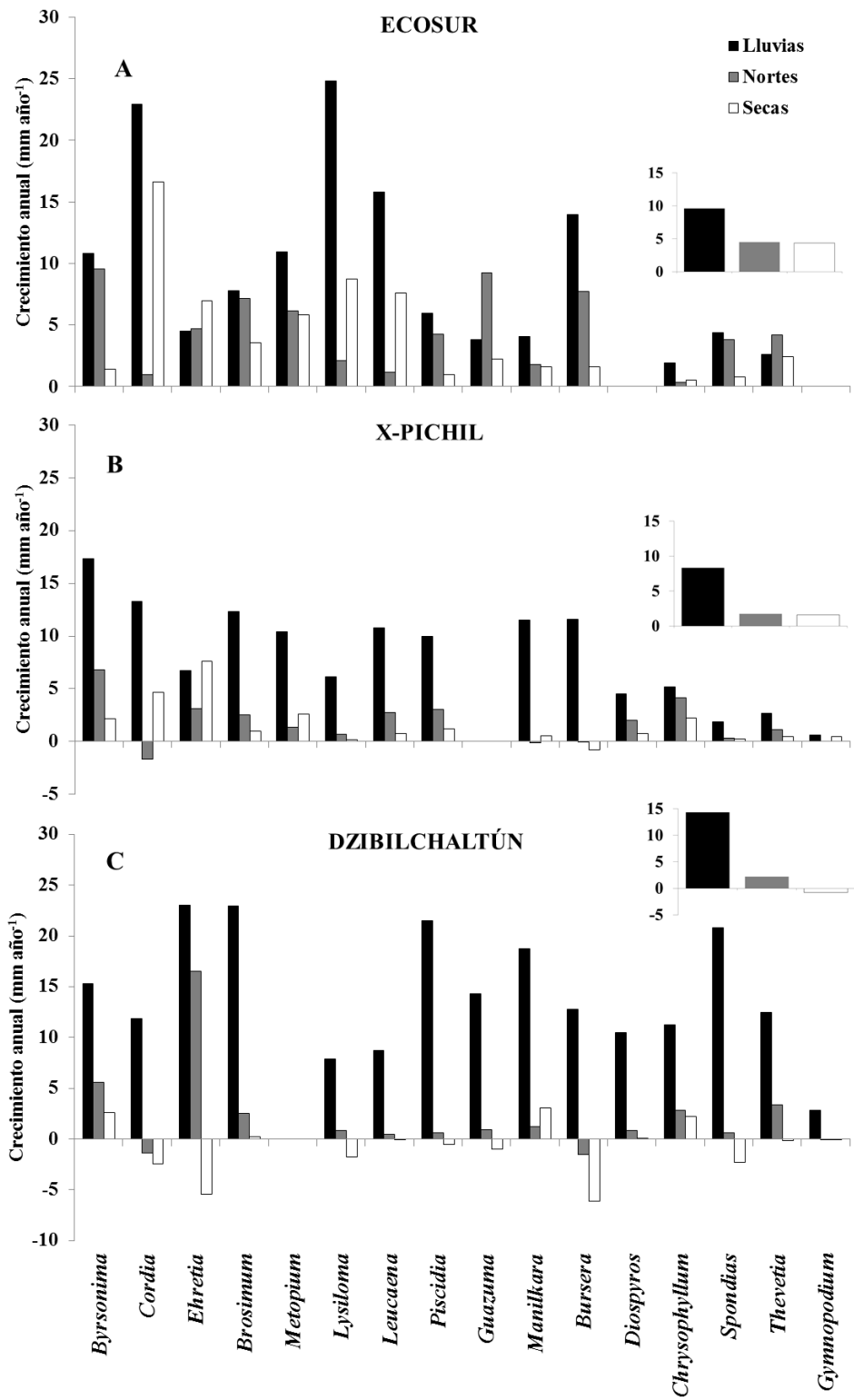


Figura 3.

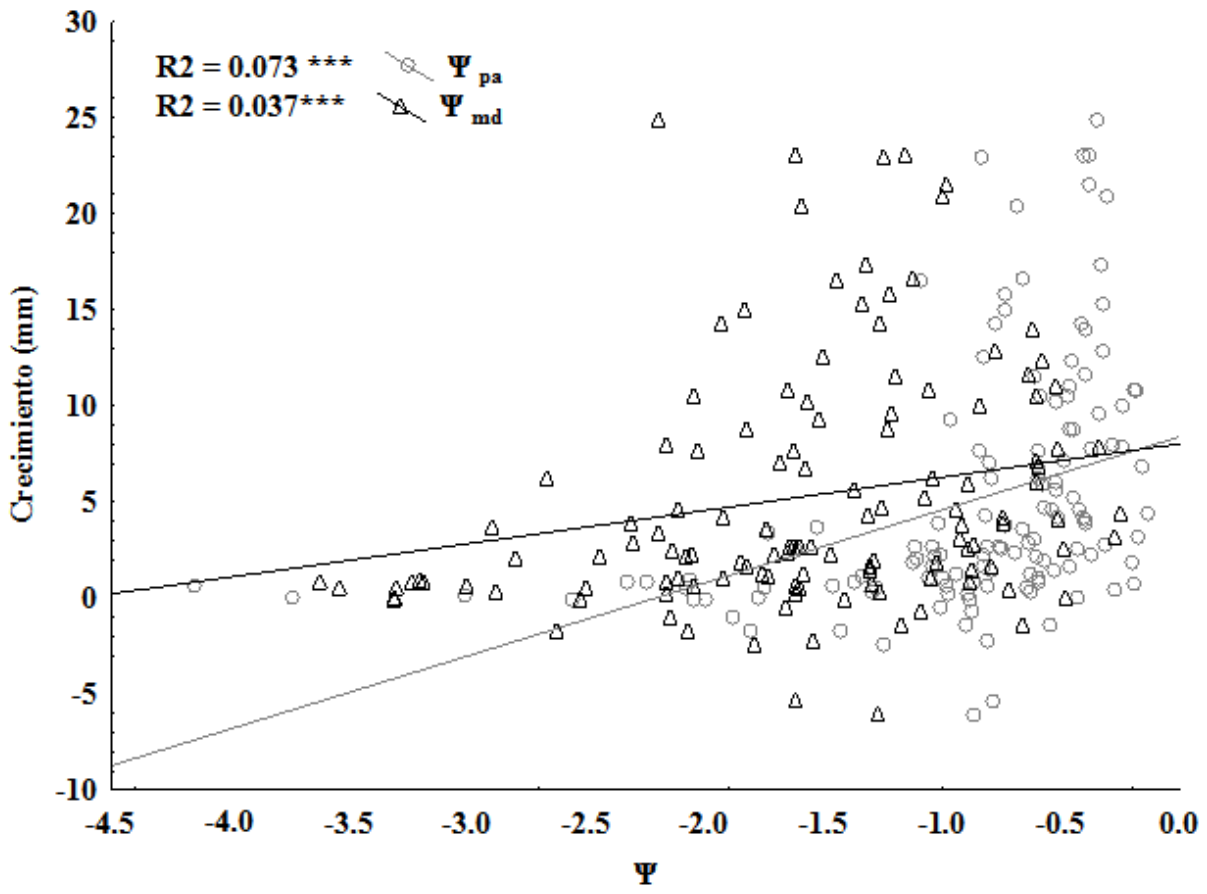


Figura 4.



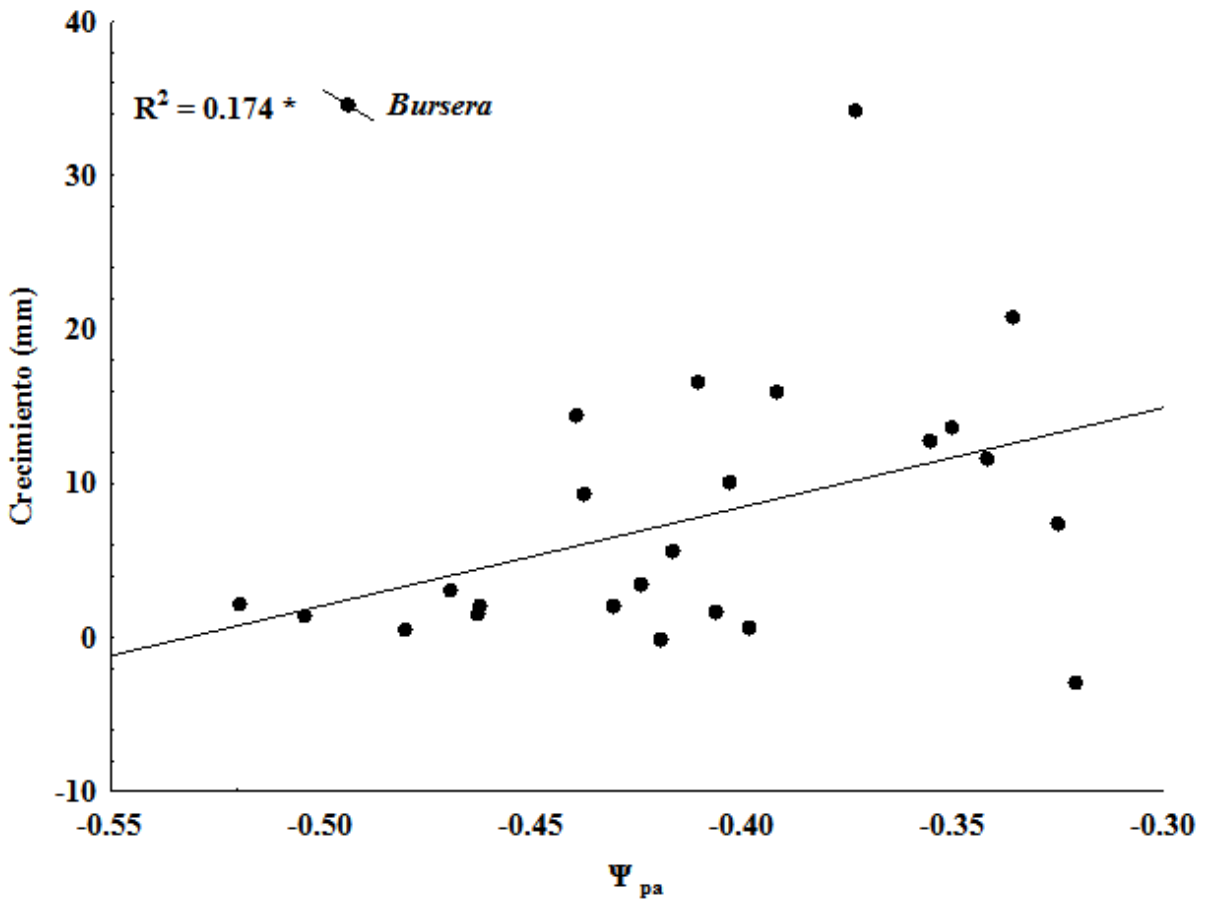


Figura 5.

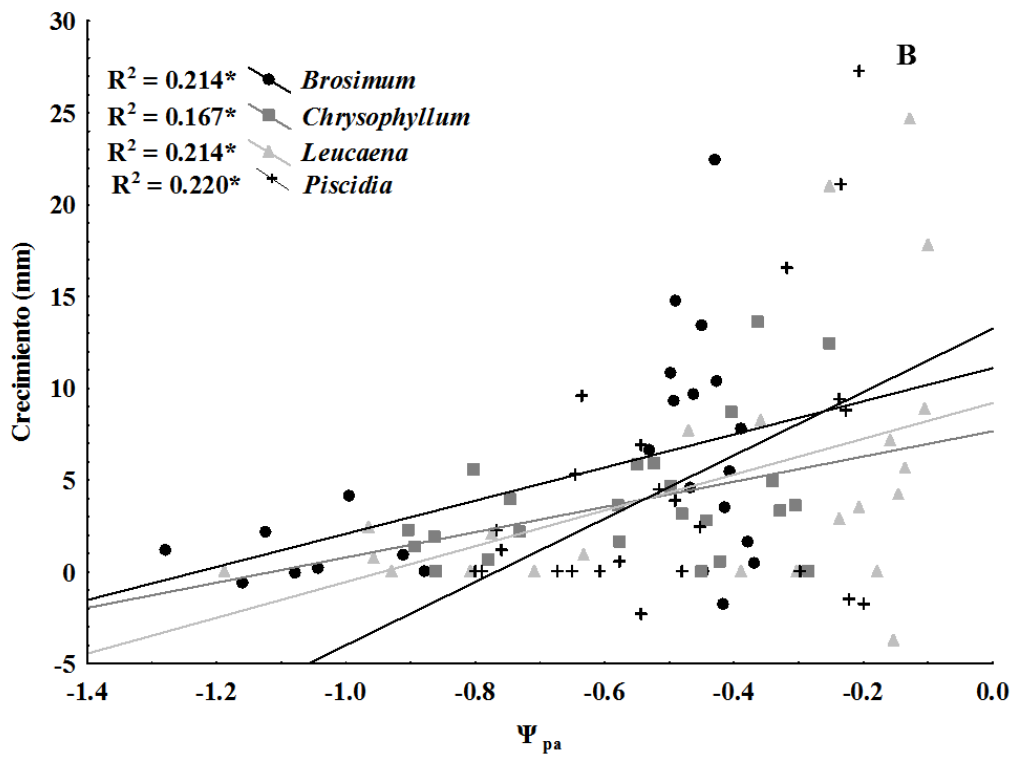
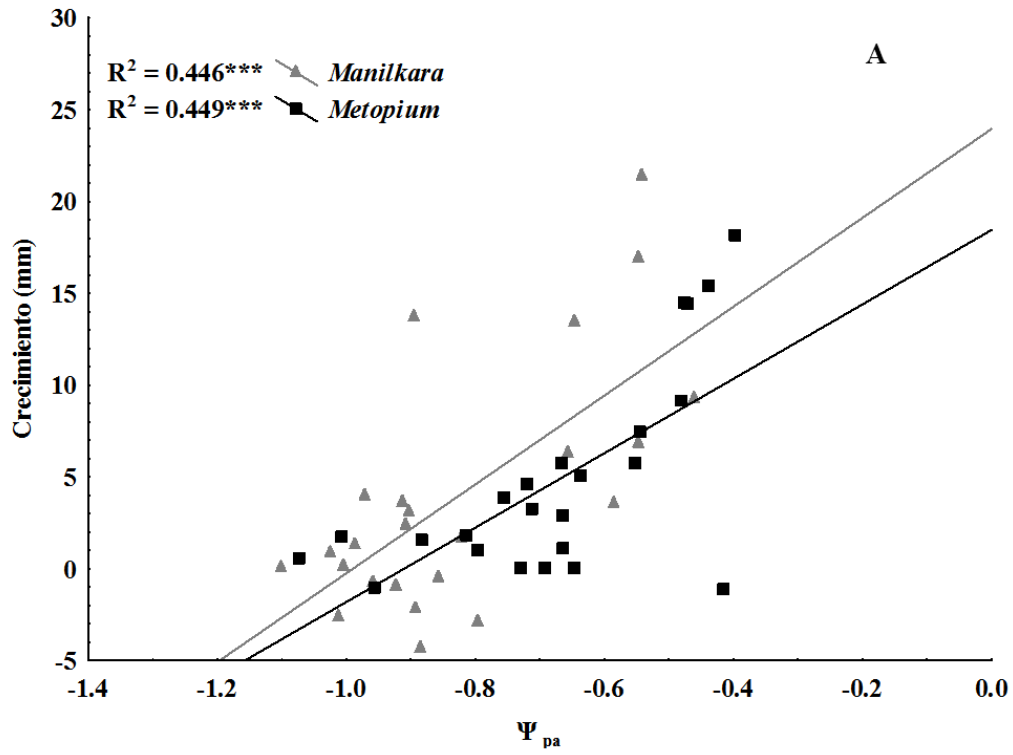


Figura 6.

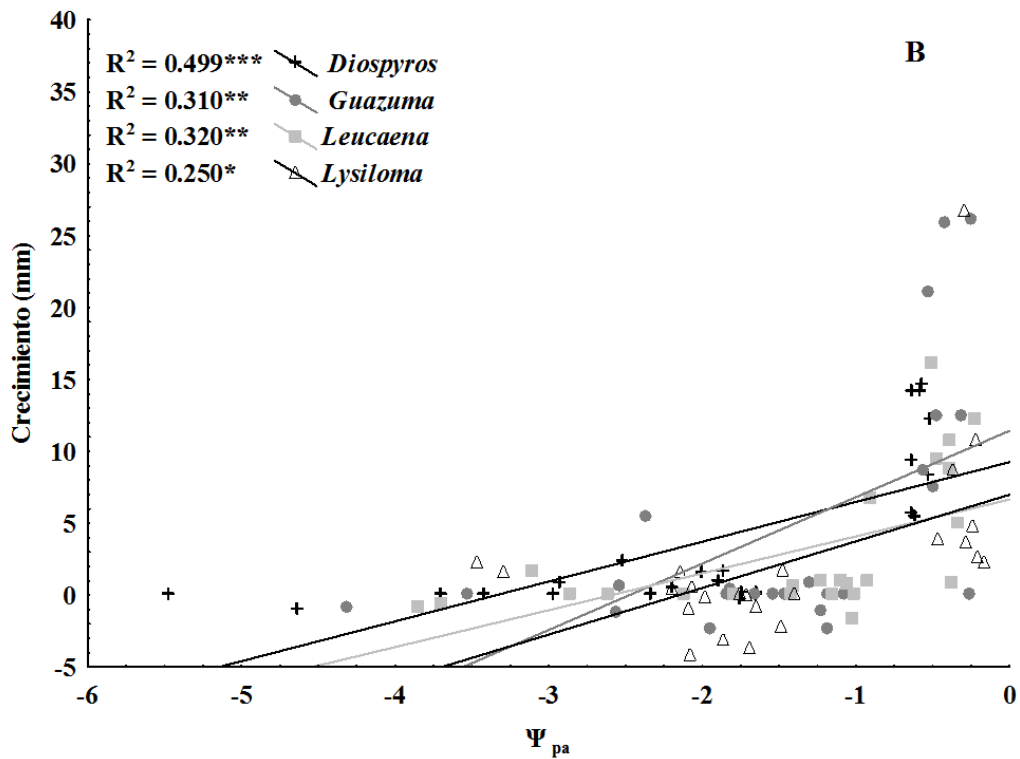
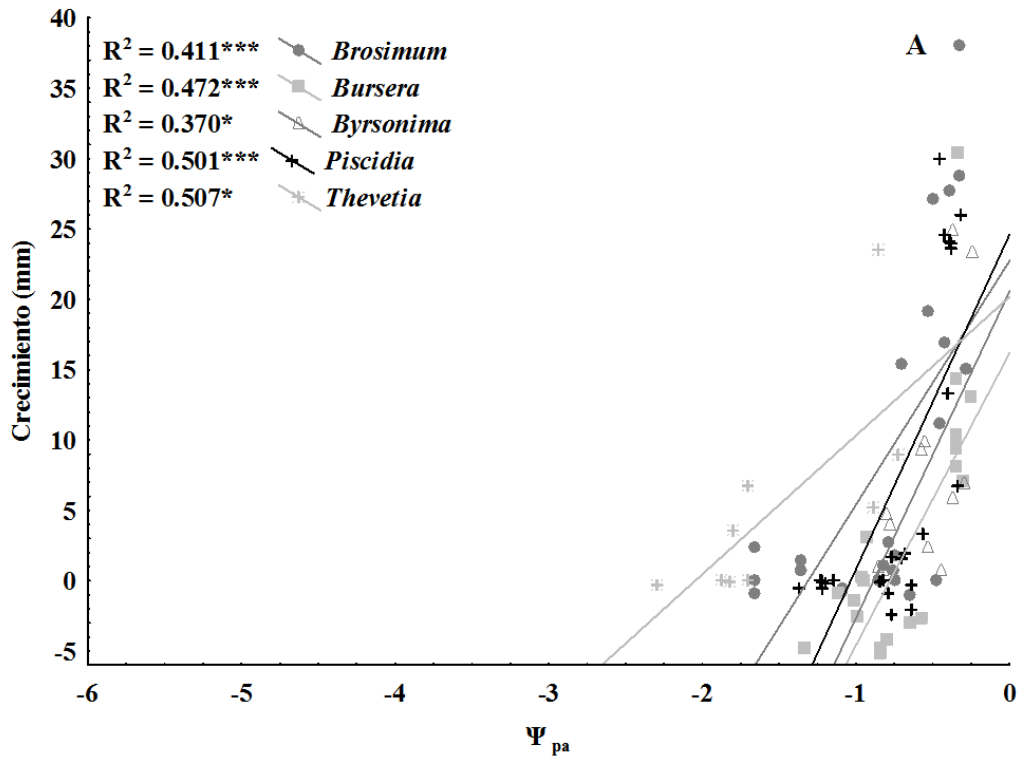


Figura 7.

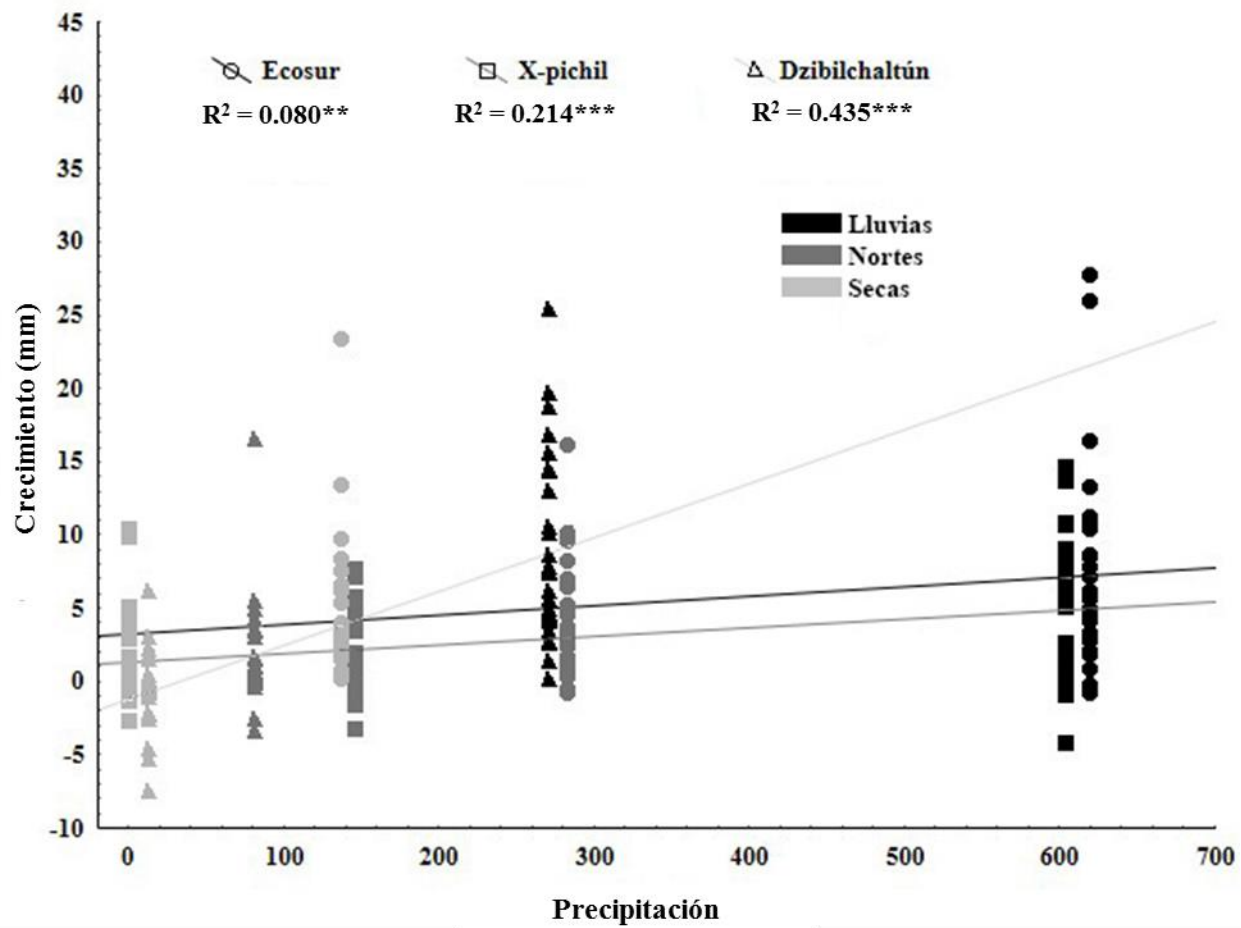


Figura 8.

## Capítulo III

### Conclusiones generales

La marcada estacionalidad en la Península de Yucatán provoca alta variabilidad en la disponibilidad hídrica que afecta el estado hídrico de las plantas, causando variación en el crecimiento de las mismas.

El crecimiento anual de las especies arbóreas estudiadas fue muy heterogéneo, el mayor crecimiento se registró para *Cordia dodecandra* y el menor crecimiento en *Gymnopodium floribundum*. Esta diferencia en crecimiento entre las especies, también se observó de acuerdo al hábito foliar, el mayor crecimiento se registró en las especies caducifolias (*Metopium brownei*, *Spondias* sp, *Cordia dodecandra*, *Bursera simaruba*, *Leucaena leucocephala*, *Lysiloma latisiliquum*, *Piscidia piscipula*, *Byrsonima crassifolia* y *Guazuma ulmifolia*) y menor crecimiento en las especies perennifolias (*Thevetia peruviana*, *Ehretia tinifolia*, *Diospyros cuneata*, *Brosimum alicastrum*, *Gymnopodium floribundum*, *Chrysophyllum* sp y *Manilkara zapota*).

En el crecimiento de las especies de acuerdo a la disponibilidad hídrica, el sitio con mayor disponibilidad hídrica fue el más favorecido, así como la temporada con mayor precipitación. Por lo tanto, se puede inferir que el crecimiento está directamente relacionado con la disponibilidad hídrica.

Las diferencias en el crecimiento entre individuos de diferentes categorías diamétricas, está determinado por el aumento en la disponibilidad hídrica. Lo anterior, dado que se encontraron diferencias significativas en el crecimiento entre categorías solamente para el sitio con mayor disponibilidad hídrica, en donde los individuos de mayor tamaño diamétrico crecían más. Mientras que en los sitios con menor disponibilidad hídrica la diferencia en el crecimiento entre individuos de diferentes diámetros no es apreciable.

El potencial hídrico del xilema y en especial el potencial hídrico prealba está directamente relacionado con el crecimiento diamétrico, lo cual corrobora la influencia del agua en el crecimiento a nivel microambiental como a nivel individuo.

Contrario a la hipótesis esperada, que las especies presentes en el sitio con menor precipitación tuvieran menor crecimiento, se encontró que presentan un mayor crecimiento que las especies presentes en el sitio con disponibilidad hídrica intermedia; incluso en algunas especies mostraron un crecimiento comparable con el sitio más húmedo, lo anterior permite deducir que es posible que dichas especies presenten un uso más eficiente del agua.

### **Literatura citada**

- Baker TR, Affum-Baffoea K, Burslema DFRP, Swaine MD. 2002. Phenological differences in tree water use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. *Forest Ecology and Management*. 171: 261–274.
- Boose ER, Foster D, Barker Plotkin A, Hall B. 2003. Geographical and historical variation in hurricanes across the Yucatán Peninsula. En: Gómez-Pompa A, Allen M, Fedick SL, Jimenez-Osornio JJ, eds. *The Lowland Maya: three millennia at the human–wildland interface*. New York: Haworth Press, p. 495–516.
- Cardoso FCG, Marques R, Botosso PC, Marques MCM. 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plan and Soil*. 354: 269-281.
- Clark DA, Clark DB. 1999. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and development. *Ecological Applications*. 9: 981-997.
- Clark NA, Wynne RH, Schmoldt DL. 2000. A review of past research on dendrometers. *Forest Science*. 46: 570-576.
- Da silva RP, Dos santos J. 2001. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*. 166: 295-301.
- Daubenmire R. 197). Phenology and other characteristics of tropical semi-deciduous forest in northeastern Costa Rica. *Ecology*. 60:147–170.

- Ferri MG. 1979. Fisiologia Vegetal. 2 (2). Sao Paulo. Editora Pedagógica. p. 401.
- Lawlor DW, Cornic G. 2002. Photosintetyc carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficit in higher plants. *Plant, Cell and environment*. 25: 275-294.
- Lieberman D. 1982. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *Ecology*. 70: 791-806.
- Murphy PG. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ecology System*. 17: 67-88.
- Reich PB, Borchert R. 1982. Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology*. 63 (2): 294–299.
- Reich PB, Borchert R. 1984. Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands in Costa Rica. *Ecology*. 72: 61-74.
- Rozendaal DMA, Zuidema PA. 2011. Dendroecology in the tropics: a review. *Trees*. 25:3–16.
- Sánchez-Sánchez O, Islebe G. 2002. Tropical forest communities in southeastern Mexico. *Plant Ecology*. 158: 183-200.
- Thien L, Bradburn AS, Welden AL. 1982. The woody vegetation of Dzibilchaltún. A maya archeological site in Northwest Yucatán, México. Middle American Research Institute. Tulane University, New Orleans. 5: 1–24.
- Valdez-Hernández M, Andrade JL, Jackson PC, Rebolledo-Vieyra M. 2010. Phenology of five tree species of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico: effects of environmental and physiological factors. *Plant and Soil*. 329:155–171.
- Valdez-Hernández M, Sánchez-Sánchez O, Islebe GA, Snook LK, Negreros-Castillo P. 2014. Recovery and early succession after experimental disturbance in a seasonally dry tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management*. 334: 331-343.
- Valdez-Hernández M. 2015. Vegetative and reproductive plant phenology. En: Gerald AI, Calmé S, León-Cortés JL, Schmook B. eds. Biodiversity and conservation of Yucatan Peninsula. Mexico: ECOSUR y SHERBROOK, p. 57-96.

- Valdez-Hernández, M., González-Salvatierra, C., Reyes-García, C., Jackson, P. C., and Andrade J. L., (2015). Physiological ecology of vascular plants. En: Gerald AI, Calmé S, León-Cortés JL, Schmook B. eds. Biodiversity and conservation of Yucatan Peninsula. México, 97-129.
- White DA, Hood CS. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatán Peninsula. *Vegetation Science*. 15: 151–60.
- William-Linera G. 1996. Crecimiento diamétrico de árboles caducifolios y perennifolios del bosque mesófilo de montaña en los alrededores de Xalapa. *Madera y Bosques*. 2 (2): 53-65.
- Worbes M, Klinge H, Revilla JD, Martius C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of varzea forests in Central Amazonia. *Vegetation Science*. 3: 553-564.
- Wullschleger SD, Tschaplinski TJ, Norby RJ. 2002. Plant water relations at elevated CO<sub>2</sub> – implications for water-limited environments. *Plant, cell and environment*. 25: 319-331.