



"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"

UNIVERSIDAD DE SONORA

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y
TECNOLÓGICAS

POSGRADO EN BIOCENCIAS

ESTRATEGIAS DE USO DE AGUA EN ESPECIES DE ÁRBOLES DOMINANTES EN EL DESIERTO SONORENSE.

TESIS

que para obtener el grado de:

MAESTRO EN BIOCENCIAS

presenta:

ENRIQUE MARTÍNEZ NÚÑEZ

Hermosillo, Sonora, México

Marzo de 2023

Universidad de Sonora

Repositorio Institucional UNISON



**"El saber de mis hijos
hará mi grandeza"**



Excepto si se señala otra cosa, la licencia del ítem se describe como openAccess

Hermosillo, Sonora a 28 de marzo del 2023.

Asunto: Cesión de derechos

**UNIVERSIDAD DE SONORA
P R E S E N T E.**

Por este conducto hago constar que soy autor y titular de la obra denominada **Estrategias de uso de agua en especies de árboles dominantes en el desierto sonorense**, en los sucesivos LA OBRA, realizada como trabajo terminal con el propósito de obtener el Grado de **Maestro en Biociencias**, en virtud de lo cual autorizo a la Universidad de Sonora (UNISON) para que efectúe la divulgación, publicación, comunicación pública, distribución, distribución pública, distribución electrónica y reproducción, así como la digitalización de la misma, con fines académicos o propios de la institución y se integren a los repositorios de la universidad, estatales, regionales, nacionales e internacionales.

La UNISON se compromete a respetar en todo momento mi autoría y a otorgarme el crédito correspondiente en todas las actividades mencionadas anteriormente.

De la misma manera, manifiesto que el contenido académico, literario, la edición y en general cualquier parte de LA OBRA son de mi entera responsabilidad, por lo que deslindo a la UNISON por cualquier violación a los derechos de autor y/o propiedad intelectual y/o cualquier responsabilidad relacionada con la OBRA que cometa el suscrito frente a terceros.

ATENTAMENTE



Enrique Martínez Núñez



LIC. GILBERTO LEÓN LEÓN
Abogado General
UNIVERSIDAD DE SONORA

Hermosillo, Sonora, México

marzo, 2023.



UNIVERSIDAD DE SONORA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS Y TECNOLÓGICAS
POSGRADO EN BIOCENCIAS



APROBACIÓN

Los miembros del Comité designado para revisar la tesis intitulada Estrategias de uso de agua en especies de árboles dominantes del Desierto Sonorense presentada por Enrique Martínez Núñez, la han encontrado satisfactoria y recomiendan que sea aceptada como requisito parcial para obtener el grado de Maestría en Biociencias con Opción en Ecología y Sustentabilidad en Zonas Áridas.

Dr. Alejandro E. Castellanos Villegas
Director y Presidente

Dr. José Raúl Romo León
Sinodal interno y Secretario

Dra. Reyna Amanda Castillo Gámez
Sinodal interno

Dr. Julio César Rodríguez
Sinodal interno

Dr. Enrico Arturo Yépez González
Sinodal externo

DEDICATORIA

A mi familia,

siempre he sentido inspiración por la gente con la que crecí; por eso dedico todo logro a las personas que me han querido, cuidado y educado a lo largo de mi vida. A mi abuela, que es la persona más fuerte que conozco. A mi madre, que tiene una gran curiosidad e inteligencia y es muy trabajadora. A mi padre, que tiene siempre buenos consejos y experiencias con que opinar. A mi hermano, que inspira orgullo y grandeza. A mi hermana, que es muy valiente y nunca tiene miedo a hablar. A mi sobrino, Sergio, que me ha enseñado tantas cosas en tan solo un año.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Alejandro E. Castellanos por la dirección del trabajo de investigación y su constante atención en todos los procesos del desarrollo de la tesis. También se agradece a las y los sinodales, Dr. J. Raúl Romo León, Dra. Reyna A. Castillo, Dr. Julio C. Rodríguez y Dr. Enrico A. Yépez, que aconsejaron y revisaron el proceso del escrito y aportaron para el desarrollo de ideas del proyecto.

Se agradece al Ing. Christian Ortega y al Dr. Shishir Basant por la capacitación de técnicas para construcción de sensores y por el trabajo de campo para la instalación de sensores.

Por el trabajo de campo y trabajo en el laboratorio, se agradece a las y los integrantes del Laboratorio de Ecofisiología de la Universidad de Sonora, que está integrado por la M.C. Marina Acuña-Acosta, la Dra. Masuly Vega-Puga, la M.C. Sara Dennis, el Ing. Abraham Gámez, la M.C. Teresa Ibarra y el Dr. José Llano. Se agradece el apoyo técnico de Abelardo del DICTUS.

A CONACYT por el apoyo económico a través de la beca durante los estudios de maestría, y al Posgrado en Biociencias de la Universidad de Sonora.

Al Ing. Luis Sierra Maldonado por permitirnos el uso de las instalaciones del Rancho el Churi para realizar este trabajo de investigación.

RESUMEN

El estudio de estrategias adaptativas en plantas de ecosistemas áridos cobra importancia en tiempos recientes, donde hay mayor impacto debido a sequías más frecuentes e intensas, y a cambios de uso de suelo. Las plantas de zonas áridas tienen adaptaciones y estrategias para sobrevivir, como regular la transpiración y evitar competencia interespecífica al usar distintos nichos hidrológicos. En zonas áridas del noroeste de México, coexisten árboles perennifolios (*Olneya tesota*) y caducifolios (*Ipomoea arborescens* y *Jatropha cordata*). Pero no se conoce a fondo qué atributos hídricos y permiten la sobrevivencia y coexistencia de estas especies. Para responder esto, se estudió la variación del flujo de savia (F_d) en respuesta al ambiente, y la variación de la conductancia estomática y potencial hídrico para determinar las estrategias de uso de agua y resistencia a sequía. Los árboles mostraron diferente dinámica anual, pues *Olneya* mantuvo flujo de savia todo el año, mientras *Ipomoea* y *Jatropha* solamente en la estación húmeda. En la estación húmeda, *Ipomoea* y *Jatropha* alcanzaron máximos hasta 2 veces mayores ($\sim 1200 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) que *Olneya* (600). Otra diferencia es la drástica disminución del flujo de savia de las caducifolias en días secos, a diferencia de la perennifolia que mantiene tasas estables. Demostrando que las especies se diferencian en rasgos de conducción de agua. Las caducifolias tienen un comportamiento isohídrico, pues el potencial hídrico fluctúa ligeramente al regular la conductancia estomática. Sin embargo, *Ipomoea* mostró más estrés hídrico. Mientras que la perennifolia es anisohídrica, y no tiene fuerte regulación estomática sobre el potencial hídrico. En conclusión, *Ipomoea* podría ser más sensible a la sequía que *Jatropha*, mientras que *Olneya* tiene mayor resistencia. Las especies pueden evitar la competencia al extraer agua de distintos nichos hidráulicos, lo que serviría como un mecanismo de coexistencia.

ABSTRACT

The study of plant adaptive strategies in arid ecosystems has become more important in recent times, where there is a greater impact due to more frequent and intense droughts and land use changes. Arid land plants have adaptations and strategies for survival, such as regulating transpiration and avoiding interspecific competition by using different hydrological niches. In arid lands of northwestern Mexico, evergreen (*Olneya tesota*) and deciduous (*Ipomoea arborescens* and *Jatropha cordata*) trees coexist. However, it is not well known which hydraulic traits allow these species to survive and coexist. To answer this question, we studied the variation of sap flow (Fd) in response to the environment, and the variation of stomatal conductance and water potential to determine water use strategies and drought resistance. Trees showed different annual dynamics, with *Olneya* maintaining sap flow throughout the year, whereas *Ipomoea* and *Jatropha* only in the wet season. In the wet season, *Ipomoea* and *Jatropha* reached maximums up to 2 times higher (~1200 g cm⁻² day⁻¹) than *Olneya* (600). Another difference is the drastic decrease in sap flow of the deciduous species on dry days, unlike the evergreen species that maintain stable rates. Demonstrating that the species differ in water conduction traits. Deciduous trees have an isohydric behavior, as the water potential fluctuates slightly by regulating the stomatal conductance. However, *Ipomoea* showed more water stress. Whereas evergreen is anisohydric and does not have strong stomatal regulation on minimum water potential. In conclusion, *Ipomoea* could be more sensitive to drought than *Jatropha*, while *Olneya* has greater resistance. The species may avoid competition by extracting water from different hydraulic niches, which would act as a coexistence mechanism.

ÍNDICE GENERAL

	Página
APROBACIÓN	i
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMENTOS	iii
RESUMEN	iv
ABSTRACT	v
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	ix
INTRODUCCIÓN.....	1
I. ANTECEDENTES.....	4
I.1. Dinámica del agua en ecosistemas áridos	4
I.2. Flujo de agua en plantas	5
I.3. Flujo de savia.....	7
I.4. Flujo de savia en respuesta a cambios ambientales.....	10
I.5. Estrategias de resistencia a la sequía	12
II. HIPÓTESIS	16
III. OBJETIVOS.....	18
III.1. Objetivo general.....	18
III.2. Objetivos específicos	18
IV. MATERIALES Y MÉTODOS	19
IV.1. Sitio de estudio	19
IV.2. Especies de estudio.....	23
IV.3. Mediciones de flujo de savia	25
IV.4. Variables ambientales.....	27
IV.5. Atributos funcionales.....	29
IV.5.1. Conductancia estomática	29
IV.5.2. Potencial hídrico	29
IV.5.3. Área de hidroescape.....	30
IV.6. Análisis de datos.....	30

V. RESULTADOS	32
V.1. Condiciones ambientales y humedad del suelo	32
V.2. Flujo de savia	34
V.2.1. Variación anual	34
V.2.2. Variación diaria intra-estacional	36
V.3. Relación entre flujo de savia y ambiente	37
V.4. Atributos funcionales	42
V.4.1. Variación de atributos en la estación de crecimiento	42
V.4.2. Conductancia estomática en humedad y sequía	43
V.4.3. Potencial hídrico en humedad y sequía	44
V.5. Diferencias en el área de hidroescape	46
VI. DISCUSIÓN.....	48
VI.1. Las especies difieren en el flujo de savia que conducen por el tallo	48
VI.2. El flujo de savia responde a la humedad del suelo y al ambiente	50
VI.3. Regulación del uso de agua por mecanismos fisiológicos	53
VI.4. Estrategias de resistencia a la sequía	54
VI.4.1. <i>Olneya tesota</i>	54
VI.4.2. <i>Ipomoea arborescens</i>	55
VI.4.3. <i>Jatropha cordata</i>	56
VI.5. Coexistencia y segregación de nichos en zonas áridas y semiáridas.....	57
VII. CONCLUSIONES	61
VIII. RECOMENDACIONES	63
IX. LITERATURA CITADA.....	64

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cálculo de área de hidroescape y parámetros estimados. Modificada de Fu y Meinzer (2019).	15
Figura 2. Sitio de estudio, a) se muestra la ubicación geográfica y b) una imagen desde un vehículo aéreo no tripulado (Vega-Puga et al., 2022). Se etiqueta a los árboles instrumentados con sensores de flujo de savia con OLTE (<i>Olneya tesota</i>), IPAR (<i>Ipomoea arborescens</i>) y JACO (<i>Jatropha cordata</i>).....	21
Figura 3. Fotografías de las especies representativas del sitio de estudios.	24
Figura 4. Esquema del diseño de un sensor de disipación de calor. Se muestra la sonda calentada con un embobinado y la sonda de referencia.....	26
Figura 5. Serie de tiempo de a) radiación fotosintéticamente activa (PAR, línea roja) y déficit de presión de vapor (DPV, línea negra), y b) agua extraíble relativa del suelo a 10 cm (REW, línea azul) y precipitación diaria acumulada (Lluvia, barras en negro).	33
Figura 6. Curso estacional de la densidad de flujo de savia (F_d) diaria de <i>Olneya</i> (a), <i>Ipomoea</i> (b) y <i>Jatropha</i> (c). La línea continua representa el valor promedio de cada día de F_d y el área gris representa la desviación estándar. Las líneas punteadas verticales representan el inicio y fin de la temporada de lluvias.	35
Figura 7. Patrón diurno de densidad de flujo de savia (F_d) en (a) periodo húmedo y (b) periodo seco. En los gráficos superiores se encuentra el PAR y el DPV en negro y rojo, respectivamente. En gráficos inferiores se observa <i>Olneya</i> con una línea verde, <i>Ipomoea</i> con una línea roja y <i>Jatropha</i> con una línea azul.	37
Figura 8. Respuesta de flujo de savia de <i>Olneya tesota</i> contra variables ambientales como REW, DPV y PAR. Se muestran las relaciones en condición se sequía (arriba) y en condición de humedad (abajo). Se usaron datos de la temporada de crecimiento (días 187–270).	39
Figura 9. Respuesta de flujo de savia de <i>Ipomoea arborescens</i> contra variables ambientales como REW, DPV y PAR. Se muestran las relaciones en condición se sequía (arriba) y en condición de humedad (abajo). Se usaron datos de la temporada de crecimiento (días 187–270).	40

- Figura 10.** Respuesta de flujo de savia de *Jatropha cordata* contra variables ambientales como REW, DPV y PAR. Se muestran las relaciones en condición de sequía (arriba) y en condición de humedad (abajo). Se usaron datos de la temporada de crecimiento (días 187–270).41
- Figura 11.** Dinámica de conductancia estomática al vapor de agua (g_s) foliar (a, b, c) y del potencial hídrico al amanecer (Ψ_{pd}) y a mediodía (Ψ_{md}) (d, e, f) de *Olneya tesota* (a, d), *Ipomoea arborescens* (b, e) y *Jatropha cordata* (c, f). Cada punto representa el valor promedio del día de medición.43
- Figura 12.** Variación de la conductancia estomática (g_s) de a) *Olneya tesota*, b) *Ipomoea arborescens* y c) *Jatropha cordata*, en días húmedos ($REW \geq 0.4$, día 216, 230, 231, 245 y 267) y secos ($REW < 0.4$, días 237, 238, 257, 274). Las cruces representan la g_s promedio. Las letras (a, b) denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).44
- Figura 13.** Variación del potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd} , cajas blancas) y al mediodía (Ψ_{md} , cajas rayadas) de a) *Olneya tesota*, b) *Ipomoea arborescens* y c) *Jatropha cordata*, en días húmedos ($REW \geq 0.4$, días 216, 230, 231, 245 y 267) y secos ($REW < 0.4$, días 237, 238, 257, 274). Las cruces representan el Ψ promedio. Las letras (a, b) denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).46
- Figura 14.** Área de hidroescape de a) *Olneya tesota*, b) *Ipomoea arborescens* y c) *Jatropha cordata*. Se muestra el área del triángulo formado entre la línea 1:1 y la recta ajustada del Ψ_{pd} y Ψ_{md} . Se muestra el coeficiente de determinación (R^2), p-valor y área de hidroescape (HA).47

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Nombre científico, común y forma de vida de las plantas más comunes del sitio. Datos sobre descriptores de la especie y nombres comunes obtenidos de RHNM (2022).	22
Tabla 2. Descripción de especies de estudio.....	23
Tabla 3. Parámetros de regresiones lineales simples entre las variables ambientales y densidad de flujo de savia (F_d) de cada especie. Los números con un asterisco (*) significa que son significativos. Los números señalados con NS se refieren a que no son significativos.....	38
Tabla 4. Resumen de los atributos funcionales de las tres especies durante la estación de crecimiento. Se presentan valores puntuales y valores promedio (\pm desviación estándar).....	49

INTRODUCCIÓN

La vegetación de los ecosistemas áridos en el noroeste de México está siendo modificada aceleradamente, debido a problemáticas distintas como calentamiento global (IPCC, 2021), sequías (Williams *et al.*, 2022) y cambio de uso de suelo (Castellanos *et al.*, 2010). Entre los principales impactos, el cambio de uso de suelo por la remoción de algunas especies, así como el aumento de estrés en plantas debido a sequías más intensas, afectan el funcionamiento de las especies y los ecosistemas donde habitan (Castellanos *et al.*, 2016; Barron- Gafford *et al.*, 2017; Castellanos *et al.*, 2022). Poco conocemos en la actualidad sobre las diferentes estrategias hídricas de las especies en condiciones de aridez y limitantes de humedad, por lo que su estudio es determinante, no solo para su documentación, sino para posibles esfuerzos de conservación futuro, dado los escenarios de mayor aridez que se han establecido.

El crecimiento y supervivencia de la vegetación de zonas áridas está estrechamente ligada al agua como recurso. En estas regiones, la precipitación incide como eventos de precipitación episódicos, los cuales recargan la humedad del suelo y provocan pulsos de actividad fisiológica en las plantas (Austin *et al.*, 2004; Noy-Meir, 1973). Se caracterizan, además, por un suministro de agua mucho menor a la pérdida de agua por evapotranspiración (Ezcurra *et al.*, 2006) y marcadas estaciones de sequía periódicas (González-Medrano, 2012).

Las plantas exhiben señales que dan a entender signos tempranos de estrés hídrico y especies vulnerables en respuesta a fenómenos del cambio global (Munson *et al.*, 2022). El estrés hídrico prolongado puede causar una serie de afectaciones con repercusiones en cascada, como la disminución de la productividad (Anderegg, 2015) y la mortandad de bosques (Hammond *et al.*, 2022). En estos periodos, la vegetación disminuye su actividad (Munson *et al.*, 2021). Por lo que la disponibilidad de agua se considera como uno de los principales recursos limitantes al crecimiento y la productividad en regiones áridas (Noy-Meir, 1973).

En zonas áridas, coexisten especies perennes que optan por distintas estrategias de tolerancia y evasión a la sequía. Una planta evasora evita la pérdida excesiva de agua por transpiración a través de un fuerte control estomático (Delzon, 2015), sin embargo, un cierre

estomático prolongado genera problemas al asimilar carbono durante un periodo de sequía (Meinzer *et al.*, 2016); si el cierre de estomas es muy prolongado, las plantas evasoras podrían sufrir daño por inanición de carbono (McDowell *et al.*, 2008). Mientras que una tolerante mantiene su capacidad fotosintética y el uso de agua al invertir recursos en estructuras resistentes al embolismo y en la osmorregulación para mantener el turgor celular (Meinzer *et al.*, 2016). La coexistencia de ambos tipos de estrategias puede explicarse través de la segregación del nicho hidrológico (Silvertown *et al.*, 2015), donde se menciona que las plantas pueden coexistir en ambientes limitados por agua debido a mecanismos como la absorción de agua a distintos niveles en el suelo, la diferente tasa de absorción de agua y la época del año que se mantienen transpirando. En síntesis, las plantas evitan la competencia al segregar el nicho donde extraen agua tanto espacial- como temporalmente.

El Desierto Sonorense se caracteriza por condiciones de baja disponibilidad de agua, altas temperaturas, sequía del aire y amplia irradiación solar (Castellanos *et al.*, 1992; González-Medrano, 2012). A pesar de las condiciones limitantes, en esta región hay una gran diversidad de vegetación (Shreve y Wiggins, 1964; Dimmit, 2015). El Desierto Sonorense converge con otros biomas y en zonas limítrofes se encuentran plantas de las Planicies del Desierto Sonorense, como *Carnegiea gigantea*, *Olneya tesota* y *Prosopis velutina*, coexistiendo con árboles de carácter subtropical pertenecientes al bioma de Matorral Espinoso (Castellanos *et al.*, 2010; Dimmit *et al.*, 2015), como *Ipomoea arborescens*, *Eysenhardtia orthocarpa*, *Bursera laxiflora* y *Jatropha cordata*. Estas plantas crecen en conjunto como árboles dominantes. En esta zona limítrofe del Desierto Sonorense, o ecotono, se cuenta con especies de un origen filogeográfico contrastante, por lo que es un sitio ideal para conocer las diferencias en las respuestas fisiológicas y del flujo de agua a las condiciones de limitación de agua, y es de gran importancia ecológica para conocer el papel de la biodiversidad en el funcionamiento de los ecosistemas. Por lo que, estudiamos bajo condiciones naturales, la variación interanual de atributos funcionales en una especie característica del Desierto Sonorense, palo fierro (*O. tesota*), y dos árboles coexistentes característicos del Matorral Espinoso (*I. arborescens* y *J. cordata*).

En estos ecotonos de desierto con matorrales, previamente se han analizado los flujos de agua y de carbono en la vegetación, utilizando el método de covarianza de vórtices (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019) y aspectos ecohidrológicos del sitio de estudio como las

estrategias de diversas especies y la profundidad de extracción de agua en el suelo, a lo largo del año (Castellanos *et al.*, 2016). Además, se han caracterizado atributos fotosintéticos y estequiométricos en especies de las comunidades que habitan el sitio, encontrando distintas estrategias de uso de recursos (Acuña-Acosta *et al.*, 2021). Sin embargo, aún son poco entendidos algunos aspectos sobre uso de agua, especialmente la diferenciación y clasificación entre distintos grados de resistencia a la sequía, y la dinámica de flujo de savia como parte del continuo suelo-planta-atmósfera.

Por lo anterior, es importante estudiar estos ecosistemas bajo condiciones naturales para conocer el papel ecológico que tiene diversas especies en el ciclo biogeoquímico del agua en el que participa esta vegetación de zonas áridas. Esto debido a que las estimaciones de uso de agua sirven para conocer el papel de las plantas en la dinámica del agua en ecosistemas, y para conocer las estrategias de las especies en la vegetación, para hacer frente a condiciones ambientales de limitación hídrica.

I. ANTECEDENTES

I.1. Dinámica del agua en ecosistemas áridos

El flujo de agua en el ecosistema es descrito frecuentemente como un flujo continuo entre el suelo, la planta y la atmósfera (SPAC, *Soil-plant-atmosphere continuum* por sus siglas en inglés). El agua fluye a través del SPAC siguiendo un gradiente energético. El gradiente energético es representado con el potencial hídrico (Ψ), que mide la energía potencial del agua pura en comparación a la energía en otro de los componentes (Lambers y Oliveira, 2019; Novick *et al.*, 2022). En otras palabras, el movimiento de agua sigue un gradiente energético con dirección desde componentes con mayor energía (Ψ cercano a 0 MPa) a componentes con una energía menor (Ψ más negativos). Normalmente, el movimiento del agua fluye en dirección desde el suelo, pasando por la planta, hacia a la atmósfera.

El suelo es el componente donde se almacena la humedad. La humedad del suelo se recarga con los pulsos de precipitación, que representa la principal entrada de humedad. Sin embargo, existen otras fuentes de entrada de agua al ecosistema, como lo es la escorrentía y otros eventos (Lambers y Oliveira, 2019). La capacidad de almacenar agua depende del tipo de suelo, donde los suelos con textura fina retienen más agua que los suelos de textura gruesa (Fravolini *et al.*, 2005). Cuando el suelo está saturado tiene un Ψ cercano a 0 MPa y facilita la extracción de agua por plantas (Novick *et al.*, 2022). Cabe señalar que el agua del suelo puede ser absorbida por las plantas para realizar la transpiración, o evaporarse directamente hacia la atmósfera. Conforme el suelo se seca, disminuye el Ψ a valores más negativos, pues disminuye el volumen de agua en los poros del suelo (Lambers y Oliveira, 2019).

La atmósfera es el último componente del SPAC. Se caracteriza por poseer baja concentración de humedad, lo que genera Ψ muy negativos en comparación al Ψ de otros componentes como la vegetación o el suelo. Las zonas áridas se caracterizan tener una alta demanda evaporativa de la atmósfera, pues frecuentemente hay un alto déficit de presión de vapor (DPV) debido a las altas temperaturas y baja humedad relativa (Nobel, 2009; González-Medrano, 2012; Lambers y Oliveira, 2019). Estas características representan una gran fuerza de tensión para las plantas, pues están sometidas a un gran gradiente de Ψ que

provoca la tensión necesaria para impulsar la transpiración de las plantas (Lambers y Oliveira, 2019; Novick *et al.*, 2022). Estas condiciones representan problemáticas para las plantas que habitan zonas áridas, por lo que requieren de utilizar estrategias para resistir o tolerar las limitantes de agua y la aridez.

I.2. Flujo de agua en plantas

Las plantas son el componente intermedio del flujo de agua en el SPAC y cada órgano vegetativo (raíces, hojas y tallo) tiene un papel importante dentro del flujo. Gran parte del metabolismo de las plantas se basa en el uso de agua, ya que estas transpiran grandes cantidades de agua, al mismo tiempo que asimilan CO₂ en la fotosíntesis (Lambers y Oliveira, 2019). Simultáneamente, la transpiración es un proceso clave debido a que regula la temperatura y enfría las hojas para mantener la temperatura de las hojas estable y evitar que se alcancen niveles letales (Buckley, 2019; Lambers y Oliveira, 2019). Además, una alta tasa de transpiración origina la fuerza de tensión necesaria para absorber, movilizar y tensionar una cierta cantidad de agua, que termina siendo determinante para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Cramer *et al.*, 2009; Tullus *et al.*, 2012).

El interior de las plantas angiospermas está interconectado por una red de vasos conductores (células muertas del xilema) rellena de una columna de agua continua (McCulloh *et al.*, 2019). Los vasos conductores de distintas especies varían en diámetro, perforaciones, densidad, arreglo y grosor de la pared (McDowell *et al.*, 2008). La columna de agua no se rompe ya que el agua se adhiere, por medio de fuerzas de cohesión-tensión, a la pared celular de los vasos conductores. El movimiento del agua a través de las plantas es impulsado por la presión negativa que genera la transpiración y el uso metabólico del agua (Márquez-Guzmán *et al.*, 2013; Lambers y Oliveira, 2019). Sin embargo, una fuerza de tensión muy alta (provocada por estrés hídrico o una alta demanda evaporativa de la atmósfera) podría causar que el agua en la red de vasos vasculares genere burbujas de aire (embolismo) y se rompa la columna de agua (McCulloh *et al.*, 2019). El embolismo causa daños al interrumpir la irrigación de los órganos y, por lo tanto, los requerimientos de agua necesarios para el metabolismo.

Según la hipótesis de segmentación hidráulica (Johnson *et al.*, 2016), las porciones distales de las plantas (puntas de las raíces, ramas terminales u hojas) son las partes más vulnerables al embolismo. Sin embargo, la segmentación de cada órgano en pequeñas unidades tiene importancia ecológica y evolutiva para prevenir y reparar el fallo hidráulico en cualquier parte del tejido conductor de una planta (Johnson *et al.*, 2016). Es importante el mantenimiento del flujo de agua continuo, ya que está ligados a los procesos de uso de agua como la absorción, transporte, metabolismo y transpiración.

Las raíces tienen la función de absorber agua del suelo y anclar a las plantas al sustrato. El potencial hídrico (Ψ) de las raíces es menor al Ψ del suelo y puede ser regulado para mantener un gradiente en el Ψ entre ambos componentes y facilitar la absorción de agua (Novick *et al.*, 2022). La raíz crece de forma vertical u horizontal, con la finalidad de explorar el suelo en busca de nutrientes y humedad (Cramer *et al.*, 2009). Los pelos radiculares en la punta de las raíces se encargan de absorber nutrientes y agua por distintos medios, como la difusión simple o por rutas de entrada especializadas como canales transportadores (aquaporinas). El agua absorbida entra por ruta apoplástica, simplástica y/o vacuolar, y se mueve por estas rutas hasta traspasar la banda de Caspary (tejido que obliga al agua a entrar por ruta simplástica) y entrar al tejido conductor de las plantas para ascender por el tallo, la ruta por la que asciende el agua desde las raíces a las hojas (Márquez-Guzmán *et al.*, 2013; Lambers y Oliveira, 2019).

Las hojas son la ruta de salida del agua en las plantas, ya que transpiran la mayor cantidad de agua pues están expuestas directamente a la atmósfera. Estas son los órganos más distales de las plantas y tienen un Ψ menor que las raíces y el tallo (Lambers y Oliveira, 2019). El intercambio gaseoso sucede a través de los estomas, poros formados por dos células oclusivas, que se abren para permitir el intercambio gaseoso y se cierran para limitarlo (Buckley, 2019). La estructura y forma de las hojas contribuyen a su acoplamiento con la atmósfera. Por ejemplo, las plantas de hojas anchas y delgadas podrían estar acopladas a la atmósfera y estar expuestas a grandes fuerzas de tensión al tener altas tasas de transpiración. Mientras que las hojas pequeñas y gruesas no están muy acopladas a la atmósfera y tienen tasas más bajas de transpiración y, por lo tanto, menor fuerza de tensión (Zhao *et al.*, 2021). Además, el Ψ de las hojas se asocia a la conductancia estomática y la asimilación de carbono fotosintético (Novick *et al.*, 2022).

Algunas las plantas absorben agua de manera inversa, de la atmósfera hacia las hojas. Esto sucede principalmente en ecosistemas tropicales, pues las hojas abren sus estomas para absorber el agua contenida en la neblina y se capta en las hojas (Silvertown *et al.*, 2015). Sin embargo, esto solo sucede en raras ocasiones, por ejemplo, en temporada de sequía del suelo cuando ocurre neblina, y se genera un gradiente de potencial hídrico de la atmósfera la suelo, debido a una alta humedad relativa del aire (Silvertown *et al.*, 2015).

El tallo es el órgano intermedio entre la absorción de agua por las raíces y la pérdida de agua por las hojas. Además, en árboles, sirve de soporte y para crecer en altura (Lambers y Oliveira, 2019). En el tallo pueden mantenerse Ψ estables y una columna continua de agua, lo que controla y reduce el riesgo de sufrir embolismo en el xilema (Novick *et al.*, 2022). En lo que respecta a las angiospermas arbóreas, se puede clasificar la estructura de la madera en anillo-porosa (forman anillos de crecimiento) y difuso-porosa (no forman anillos de crecimiento) (Wheeler y Baas, 1993). Se les denomina porosas ya que la madera se construye con unidades de vasos conductores de agua (Lambers y Oliveira, 2019). La anatomía de los tallos tiene importancia ecológica y evolutiva pues participa y determina la conductividad hidráulica y el flujo de agua.

Es importante destacar que existen especies cuya área conductora (albura) se puede distinguir visiblemente del área estructural que no conduce agua (duramen). En estas, el albura está formado por una madera color claro y con pequeños poros formados por vasos conductores, mientras que el duramen tiene una coloración oscura causada por el taponamiento de los vasos conductores internos con compuestos polifenólicos (Benson *et al.*, 2019). Por el contrario, hay especies cuya frontera entre el albura y duramen no puede distinguirse y se requiere de técnicas de tinción para distinguir los vasos taponeados del área conductora (Lu *et al.*, 2004).

I.3. Flujo de savia

El tallo participa de manera directa en el flujo de agua, pues transporta toda el agua absorbida para usarse en todos los procesos de uso de agua y transpiración (Lambers y Oliveira, 2019). Por esta razón, cuantificar el flujo de agua con métodos en tallos podría responder preguntas

fisiológicas y ecológicas de las especies y ecosistemas en que se encuentran (Gutiérrez-López *et al.*, 2021).

A grandes rasgos, existen métodos que miden directamente el flujo de agua y métodos que estiman el flujo de agua por medio de la densidad de flujo de savia (Čermák *et al.*, 2004; Vandegehuchte y Steppe, 2013). Los métodos directos miden el flujo de agua ($\text{g [H}_2\text{O] s}^{-1}$) en experimentos que cortan transversalmente el tallo para exponer el tejido conductor (Vandegehuchte y Steppe, 2013; Gutiérrez-López *et al.*, 2021); por lo que se denominan métodos destructivos. En ciertos estudios, se usan los métodos destructivos para corregir y validar mediciones de flujo de savia, con la finalidad de obtener mejores estimaciones del balance hídrico de ecosistemas (Vertessy *et al.*, 1997). Por lo que este método se considera una forma complementaria, pero no exclusiva, para estimar el flujo de agua.

Los métodos de densidad de flujo de savia (F_d) estiman el flujo de agua en un punto del tallo ($\text{g [H}_2\text{O] cm}^{-2}$ [albura] s^{-1}). También son denominados métodos termométricos porque rastrean los cambios en temperatura al aplicar una fuente de calor (Smith y Allen, 1996; Vandegehuchte y Steppe, 2013). Entre estos métodos, el método de disipación de calor (Granier 1985; 1987) es de los métodos termométricos utilizados más frecuentemente desde hace 35 años, pues cumplen con la característica de ser precisos, fáciles y baratos de implementar (Ward *et al.*, 2017). Este método utiliza sensores fáciles de construir, que permiten aplicar una fuente de calor continuamente para detectar el flujo de savia en el tallo por medio de la disipación de calor generada por el paso del agua.

El fundamento del método de Granier consiste en estimar la densidad de flujo de savia por medio de una ecuación (Granier, 1985; 1987). Para esto, se usan datos de disipación de calor generados por sensores (diferencias de temperatura) y constantes calculadas a partir de correlaciones empíricas. Granier (1985) realizó experimentos de corte de tallos para medir el flujo de agua directo y, también, colocó sensores de flujo de savia en dos especies arbóreas con madera de coníferas (*Pseudotsuga mentziesii* y *Pinus nigra*) y una especie con madera anillo-porosa (*Quercus pedunculata*). Con esto generó las constantes numéricas que se utiliza para estimar la F_d a partir del coeficiente de flujo de savia (K). El método de disipación de calor se calibró con especies de distinta anatomía de madera. Por lo que se considera adecuado ser un método no destructivo y poder automatizarse fácilmente.

Se ha determinado que el flujo de agua en el tallo varía de forma circunferencial y radial (Čermák *et al.*, 2004). Es frecuente observar diferencias en la variación circunferencial de las especies, donde la tasa de flujo de savia varía en distintas regiones del tallo, a pesar de tener la misma profundidad del xilema (Hunt y Beadle, 1998). Por lo que es común observar estudios donde se colocan múltiples sensores para cubrir la variación circunferencial.

Es común también observar variación radial de flujo de savia en el tallo y diferir en profundidad. De esta manera, el flujo es mayor en la porción más externa del área conductora, mientras que disminuye hacia el duramen (área estructural que no conduce agua). Esto sucede principalmente en árboles con madera difuso-porosa y menos en anillo-porosas (Phillips *et al.*, 1996). Por ejemplo, *Eucalyptus nitens* y *Acacia dealbata* tienen mayores tasas de flujo de savia en la parte más externa del xilema y el flujo disminuye radialmente (Hunt y Beadle, 1998). Sin embargo, el flujo de savia de algunas especies no tiene variación radial, es decir, es regular en toda la parte conductora del tallo. Por ejemplo, dentro del género *Dracaena*, la especie *D. cinnabari* tiene un flujo de savia uniforme en toda el área conductora del tallo, mientras que *D. draco* muestra el patrón común de disminución de flujo de savia hacia el centro del xilema (Nadezhdina *et al.*, 2015). Entonces, con estos métodos se ha podido registrar patrones de flujo de savia de varias especies de planta de manera detallada.

En lo que respecta al flujo de savia a escala diaria, el comportamiento tiene forma de campana inversa. Por las noches hay tasas nulas (o muy bajas) de flujo de savia causadas por el cierre estomático. En ocasiones, se ha podido detectar flujo de savia nocturno en noches donde hay alta velocidad del viento y/o alta demanda evaporativa de la atmósfera (Fisher *et al.*, 2007). En el amanecer, la luz azul y el alza en la demanda evaporativa causa la apertura de los estomas y, por lo tanto, se genera un drástico aumento en la tasa de flujo de savia (Buckley, 2019). Al mediodía las condiciones ambientales se vuelven muy estresantes, y las plantas reducen su conductancia estomática para limitar la transpiración de agua, por lo que se reduce el flujo de savia (Lapa *et al.*, 2017). A partir de estos valores la tasa de flujo de savia comienza a disminuir hasta la noche. Esto hace que los métodos termométricos sean adecuados para conocer estrategias de uso de agua en respuesta al ambiente.

El método de Granier permite estimar el uso de agua de la vegetación arbórea (Wullschleger *et al.*, 1998) a partir de escalar las mediciones puntuales de F_d a toda la porción

hidroactiva de xilema usando el área del albura (Lu *et al.*, 2004). De esta manera, se asume que el agua que fluye por el tallo es equivalente a la absorbida y transpirada, ya que las plantas almacenan muy poca agua y la mayor proporción del agua se evapora (Lambers y Oliveira, 2019). Por lo que la F_d ayuda a conocer tendencias sobre el uso de agua de árboles y su aporte en el balance hídrico de los ecosistemas (Granier, 1987); es decir, la cantidad de agua que transpiran y su aporte en la evapotranspiración. Por lo que este es un método adecuado para conocer tendencias fisiológicas sobre el movimiento del agua en individuos de plantas (Gutiérrez-López *et al.*, 2021).

I.4. Flujo de savia en respuesta a cambios ambientales

Además de conocer tendencias fisiológicas sobre el movimiento del agua dentro de las plantas, los métodos de flujo de savia también pueden usarse para entender la respuesta de plantas individuales (movimiento de agua a escala individual, *stands* o ecosistemas) a los factores abióticos y bióticos (Gutiérrez López *et al.*, 2021).

Las plantas regulan su uso de agua a través de variables biológicas que actúan en respuesta a las condiciones ambientales y sus variables físicas. El patrón general se resume en que el uso del agua se promueve cuando suceden condiciones ambientales favorables (Flo *et al.*, 2021), y se regula para evitar pérdidas excesivas de agua ante una alta demanda evaporativa de la atmósfera o poca humedad del suelo (Zeppel, 2013).

La humedad del suelo es de las mayores limitantes para la actividad de la vegetación (Cramer *et al.*, 2009). En ecosistemas limitados por agua, las plantas disminuyen su uso y tasa de transpiración o flujo de savia en periodos de sequía (Lapa *et al.*, 2017), y aumentan su uso, e incluso su productividad, en periodos de mayor humedad (Salas-Acosta *et al.*, 2022). Sin embargo, en algunos ecosistemas áridos, se ha observado un aumento del uso de agua de la vegetación en la temporada de sequías en eucaliptos con raíces pivotantes que acceden al manto freático y aguas subterráneas y, por lo tanto, no limitan su flujo de agua en respuesta a la alta demanda evaporativa (O'Grady *et al.*, 1999). Por otro lado, en sitios muy húmedos como bosques tropicales, se ha observado que la transpiración no está limitada por el agua en el suelo (Oliveira *et al.*, 2005) y pueden incluso redistribuir el agua para

almacenarla en suelo profundo para enfrentar periodos de sequías cortos (Burgess *et al.*, 2001).

Las plantas también regulan su uso de agua en respuesta a la demanda evaporativa de la atmósfera. La demanda evaporativa se compone a través de distintas variables. Entre estas, la humedad relativa y temperatura del aire generan un déficit de presión de vapor (DPV) sobre las plantas, que se refiere a la concentración de humedad del aire en relación con el aire saturado de las hojas y juega un papel muy importante controlando la transpiración (Bovard *et al.*, 2005; Shen *et al.*, 2015). Mientras que la radiación fotosintéticamente activa (PAR) es una región de la radiación solar y de igual manera controla la transpiración de la vegetación (Zhao *et al.*, 2017). Se ha encontrado que el DPV y la PAR promueve el flujo de savia de plantas que habitan zonas semiáridas cuando hay condiciones de humedad (Chirino *et al.*, 2011; Sánchez-Costa *et al.*, 2015). Mientras que en plantas que crecen en sitios no limitados por agua, el DPV y la PAR son las variables limitantes del flujo de savia (O'Brien *et al.*, 2004), por lo que sucede la competencia por luz (Grossiord *et al.*, 2019).

El uso de agua de las plantas es regulado por respuestas adaptativas a través de distintos atributos funcionales a nivel foliar (Xu *et al.*, 2021). Entre las variables más importantes se encuentra la variación de la conductancia estomática (g_s) y del potencial hídrico de la planta (Ψ) a lo largo del día. Por un lado, la g_s determina el grado de apertura de estomas y participa en una compensación entre la transpiración de las hojas y la asimilación de CO_2 , con la finalidad de evitar pérdidas excesivas de agua al intentar optimizar la asimilación de carbono (Cramer *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2021). Entonces, la g_s regula la transpiración y por lo tanto participa en la limitación y promoción del uso de agua de las especies y la vegetación.

Por otro lado, hay otros atributos fisiológicos relacionados con el agua y el Ψ de la planta que son de importancia en la regulación del uso de agua. El potencial hídrico fluctúa a lo largo del día (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Lambers y Oliveira, 2019; Novick *et al.*, 2022). El potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}) se refiere al Ψ de las hojas y del xilema en equilibrio con la zona de extracción de humedad de las raíces, donde frecuentemente hay un equilibrio entre las plantas y la humedad del suelo. Por lo tanto, la medición del Ψ_{pd} funciona como indicador del Ψ del suelo. Con la transpiración disminuye la humedad del suelo y por lo tanto el Ψ de la planta. A mediodía es la hora donde la planta sufre el mayor

estrés, por lo que medir el potencial hídrico a mediodía (Ψ_{md}) ayuda a conocer el grado de tolerancia a la escasez de agua.

Incluso se ha encontrado que especies con estrategias conservadoras de agua coexisten con especies que consumen muchos recursos hídricos (Zhao *et al.*, 2021). Las diferencias en las dos estrategias están determinadas por la regulación estomática en respuesta a la humedad del suelo y la demanda evaporativa de la atmósfera. Aquellas especies con fuerte regulación estomática cierran sus estomas a una baja o moderada demanda evaporativa para reducir la transpiración y el riesgo de fallo hidráulico (Salazar-Tortosa *et al.*, 2018). Sin embargo, se limita la asimilación de carbono y se generan condiciones de inanición de carbono (McDowell *et al.*, 2008). De forma contraria, las especies con débil regulación estomática cierran sus estomas solo en respuesta a una alta demanda evaporativa, y mantienen altas tasas de transpiración con un alto riesgo de fallo hidráulico (Salazar-Tortosa *et al.*, 2018). El control estomático está relacionado a la estrategia de las plantas en respuesta a la sequía (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

I.5. Estrategias de resistencia a la sequía

La respuesta de las plantas a la sequía puede conocerse al medir atributos funcionales de respuesta al estrés hídrico, durante un periodo de tiempo donde las plantas se sometan a estrés hídrico debido a la disminución continua de la humedad en el suelo (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Munson *et al.*, 2021). En la primera etapa, las plantas intentan mitigar el estrés hídrico por lo que disminuyen la conductancia de sus estomas y reducen la transpiración (Flexas y Medrano, 2002). Esto puede causar una reducción en el flujo de savia de las especies (Salas-Acosta *et al.*, 2022). Conforme el estrés hídrico se prolonga y adquiere mayor intensidad, comienza el daño a procesos fotosintéticos (Flexas y Medrano, 2002).

Otros atributos relacionados al agua en plantas sirven para conocer la respuesta a la sequía. Entre estos, se encuentra la conductancia estomática al vapor de agua (g_s), el potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}) y el potencial hídrico a mediodía (Ψ_{md}). Frecuentemente se realizan experimentos de sequía, que consisten en dejar que el suelo se seque y observar la respuesta de las plantas (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2019). Sin embargo, en la temporada de crecimiento en zonas áridas hay periodos de humedad en los días lluviosos y,

en pocos días, disminuye debido a los periodos de sequías entre pulsos de agua. Por lo que podría monitorearse la respuesta de plantas en periodos de humedad y sequía.

Las respuestas de plantas a condiciones de sequía pueden clasificarse en una posición del continuo de comportamiento isohídrico-anisohídrico (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2019). Esta clasificación se refiere al comportamiento de las plantas de cerrar sus estomas para evitar perder cantidades excesivas de agua. Sin embargo, se menciona que es un continuo debido a que cada especie difiere en la cantidad de agua que puede perder y en el rigor de regulación de la conductancia estomática.

Por un lado, una planta tiene comportamiento isohídrico si durante un periodo de sequía tiene la capacidad de regular estrictamente su g_s para evitar una pérdida excesiva de agua y evitar cambios abruptos en el Ψ (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2019). De esta manera, una planta isohídrica puede reducir el riesgo de sufrir cavitación del xilema causado por la tensión excesiva (Yi *et al.*, 2017). Aunque pueden sufrir daños por la inanición de carbono producida por cerrar estomas (McDowell *et al.*, 2008; Novick *et al.*, 2022). Las plantas con este tipo de estrategias frecuentemente son conocidas como plantas conservadoras de agua, pues a pesar de contar con humedad en el suelo, mantienen cerrados los estomas para evitar pérdidas excesivas de agua y la disminución de potenciales hídricos a niveles bajos (Salazar-Tortosa *et al.*, 2018).

Por otro lado, una planta tiene un comportamiento anisohídrico si no tiene una regulación estricta de la g_s y, al mismo tiempo, tiene la capacidad de reducir su Ψ foliar en conjunto a la disminución de la humedad en el suelo causada por la sequía. Esta estrategia tiene un margen menos estrecho de Ψ y g_s , y pueden mantener tasas más prolongadas de asimilación de carbono, y solo regulan estos atributos para evitar tasas excesivas de uso de agua (Yi *et al.*, 2017). Las plantas que emplean estas estrategias se les considera como gastadoras de agua, sin embargo, su comportamiento les permite tolerar la sequía manteniendo la mayor asimilación de CO_2 de una forma continua (Salazar-Tortosa *et al.*, 2018).

Se han propuesto varias formas para establecer de manera cuantitativa a una especie con estos tipos de estrategias (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2019). Una de las métricas más utilizadas es la diferencia entre el Ψ_{pd} y Ψ_{md} ($\Delta\Psi$), sin embargo, la $\Delta\Psi$ frecuentemente

no refleja mucha variación en los resultados (Meinzer *et al.*, 2014). Por lo que en ocasiones podrían clasificarse erróneamente la estrategia de uso de agua de las especies. Una de las más usadas recientemente es la determinación del área de hidroescape (Meinzer *et al.*, 2016; Álvarez-Maldini *et al.*, 2019). Esta métrica destaca entre otras pues presenta alta variación con respecto a las otras métricas propuestas (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2019).

El área de hidroescape (Meinzer *et al.*, 2016) se refiere al rango de potencial hídrico donde una especie puede operar y asimilar CO₂ antes de que el estrés hídrico afecte a la planta y cierre sus estomas (Figura 1). Este es un atributo cuantitativo que se calcula midiendo el área de la figura geométrica formada entre una relación lineal ajustada del Ψ_{pd} y Ψ_{md} , y una línea 1:1, establecida necesariamente en un periodo donde hay una disminución importante de agua en el suelo, de alta a muy baja humedad. En este gráfico es importante el valor del Ψ cuando intercepta con el eje y (cuando $\Psi_{pd} = 0$), pues nos indica el menor Ψ_{pd} que podría alcanzar la especie analizada. Otro parámetro importante es el punto donde intercepta la regresión lineal y la línea 1:1, pues indica cuando $\Psi_{pd} = \Psi_{md}$ y puede referirse al valor mínimo que la planta puede alcanzar y donde sucede el cierre estomático. Usando ambos puntos ($\Psi_{pd} = 0$ y $\Psi_{pd} = \Psi_{md}$) se puede obtener el área que hay entre la regresión lineal y la línea 1:1 para obtener el área de hidroescape. Lo que nos reflejaría el rango de operación de apertura estomática. Esto significa que un área de hidroescape mayor se refiere a especies con mayor anisohidria y un área de hidroescape menor a especies isohídricas (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014).

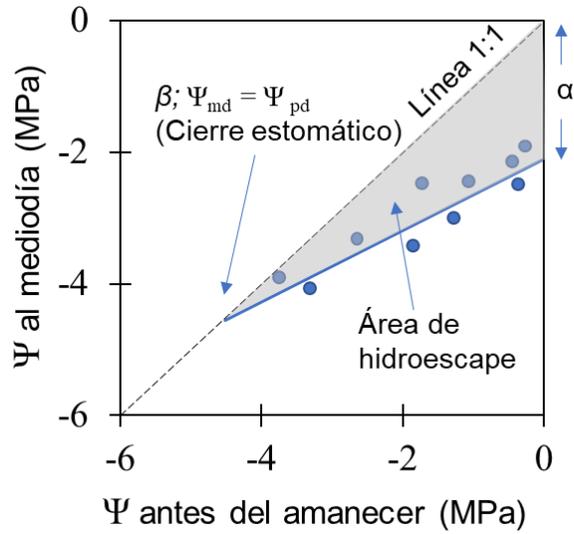


Figura 1. Cálculo de área de hidroescape y parámetros estimados. Modificada de Fu y Meinzer (2019).

Además, el área de hidroescape se correlaciona con otros atributos funcionales asociados a la resistencia a la sequía (Meinzer *et al.*, 2016). Entre estos, se encuentra el potencial hídrico al punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}) y el potencial osmótico en turgencia ($\Psi_{\pi 100}$). Otros atributos funcionales asociados es que las especies anisohídricas (mayor área de hidroescape) tienden a tener mayor resistencia del xilema al embolismo y una rápida cinética de apertura estomática que les permite asimilar CO_2 de manera más rápida (Fu y Meinzer *et al.*, 2019).

II. HIPÓTESIS

La pregunta de investigación de este estudio consistió en conocer qué mecanismos de uso de agua presentan especies arbóreas típicas en regiones áridas del noroeste de México, y cómo se diferencian entre especies para explicar su coexistencia y estrategia de resistencia a la sequía. Es importante estudiar la vegetación de estas zonas, ya que está compuesta por una comunidad muy diversa de plantas con distintos atributos funcionales. Existen árboles perennifolios (como *Olneya tesota*) de origen del matorral desértico, coexistiendo con una comunidad diversa de plantas, entre las que destacan otros árboles caducifolios (como *Ipomoea arborescens* y *Jatropha cordata*) del matorral subtropical.

Para esto, se extrajo información del sitio de estudio bajo condiciones naturales, con la finalidad conocer la magnitud y patrones del flujo de savia que presentan especies coexistentes que crecen en el mismo ambiente. Además, la respuesta del flujo de savia a las variables ambientales y humedad del suelo superficial. También se pretende conocer la variación de atributos funcionales en días húmedos y secos para clasificar la estrategia de resistencia a la sequía que emplean las plantas.

La hipótesis consiste en que las tres especies arbóreas de estudio emplean distintas estrategias de uso de agua y difieren en su resistencia a la sequía. Por lo que estas plantas no competirán por el agua, lo que funcionaría como un mecanismo de coexistencia a través de la segregación del nicho hidrológico. Los distintos atributos funcionales permitirán que la comunidad aproveche el recurso hídrico y pueda coexistir, a través de dividir la extracción de humedad en distintos ejes espaciales (distintos perfiles de extracción de humedad) y temporales (estacionalidad).

De esta hipótesis, surgió la idea de que las plantas de este sitio de estudio emplean distintas estrategias que les permiten sobrevivir a las condiciones ambientales. Entre esas estrategias, las diferencias en el flujo de savia y la regulación de la conductancia estomática sobre el potencial hídrico, segregará las estrategias en un continuo de comportamiento isohídrico (evitan cambios en el potencial hídrico) o anisohídrico (disminuyen el potencial hídrico en conjunto a sequías). Por lo que el ambiente árido y la humedad superficial del suelo no ejercen un control total sobre el uso de agua de las plantas, sino que estas emplean

mecanismos fisiológicos y respuestas compensatorias para asegurar la captación de carbono y el uso de agua eficiente.

Por lo que se planteó que existirá distinta vulnerabilidad a la sequía entre las especies arbóreas. La especie más vulnerable a la sequía sería *I. arborescens* y tendría la mayor vulnerabilidad debido a sus atributos funcionales y a un comportamiento isohídrico, similares a especies de regiones subtropicales, y que reflejarán sus características adaptativas en la regulación de flujo de agua. Por otra parte, *J. cordata* se posicionará como un intermedio en el continuo iso-/aniso-hídrico y en la resistencia a la sequía. En contraste, *O. tesota* será la especie con menor vulnerabilidad a la sequía por su estrategia más aniso-hídrica, y debido a los atributos de uso de agua y al ser una especie con mayor distribución en regiones con mayor aridez.

III. OBJETIVOS

III.1. Objetivo general

Distinguir las estrategias de flujos y uso de agua, a través de la variación de atributos funcionales y la respuesta del flujo de savia a cambios ambientales bajo condiciones naturales, en tres árboles dominantes (*Olneya tesota*, *Ipomoea arborescens* y *Jatropha cordata*) en una comunidad de matorral subtropical y matorral desértico del Desierto Sonorense.

III.2. Objetivos específicos

Determinar la cantidad y el patrón de la densidad de flujo de savia (F_d) en el tallo de las tres especies de árboles durante la estación seca y la estación húmeda.

Analizar la relación entre las variables ambientales (de humedad del suelo superficial, DPV y PAR) con la variación en el flujo de savia de las tres especies analizadas, durante la temporada de crecimiento.

Analizar la variación de los atributos funcionales (Ψ_{pd} , Ψ_{md} y g_s) de las tres especies coexistentes durante los periodos húmedos y secos intra-estacionales en la temporada de crecimiento.

Clasificar la estrategia de resistencia a la sequía de cada especie dentro del continuo iso-/anisohídrico, de acuerdo con el rigor de la regulación estomática sobre el cambio en el potencial hídrico mínimo foliar.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1. Sitio de estudio

El estudio se desarrolló en el Rancho El Churi (28.698217 N, -110.539169 O). Se ubica en el municipio de la Colorada, Sonora, México (Figura 2a) a una altitud de 450 msnm. Aproximadamente a 50 km al este de la ciudad de Hermosillo, Sonora, México. Las características climáticas del sitio se resumen en una precipitación anual escasa, altas temperaturas durante el verano y ausencia de temperaturas congelantes en invierno (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019; Castellanos *et al.*, 2022). Hay dos temporadas de lluvias al año y un largo periodo de sequía pre-monzón (Brito-Castillo *et al.*, 2010; Dimmit *et al.*, 2015; Castellanos *et al.*, 2022). La precipitación anual media es de 348 mm. Durante julio a finales de septiembre, ocurre el Monzón de Norteamérica donde suceden pulsos de lluvia; en esta temporada ocurre el 60–95 % de la precipitación anual. En lo que resta del año (principalmente invierno-primavera) ocurren eventos pequeños (0–40 mm) y poco frecuentes. La temperatura media es de 20.7 °C, con temperaturas máximas de hasta 49 °C durante el verano y mínimas de 5 °C (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019; Castellanos *et al.*, 2022).

El tipo de suelo y algunas propiedades biológicas y fisicoquímicas se caracterizaron previamente (Celaya-Michel *et al.*, 2015; Castellanos *et al.*, 2016; 2022). El suelo tiene una textura de arenas limosas (>80 % de arenas), hay poca materia orgánica (0.6–2.6 %) y una baja tasa de mineralización de nitrógeno. Además, a una profundidad somera (50–70 cm) se puede encontrar una capa de ‘caliche’ compuesta de minerales ricos en calcio.

En este sitio convergen especies pertenecientes al tipo de vegetación de matorral desértico micrófilo y al matorral subtropical (INEGI, 2015). Entre las especies más características del matorral desértico se encuentran *Olneya tesota*, *Lycium* spp. y *Encelia farinosa*. Mientras que *Ipomoea arborescens*, *Jatropha cordata*, *Eysenhardtia orthocarpa* y *Fouquieria macdougalli* son características del matorral subtropical. El uso de suelo de gran parte del predio está destinado a la ganadería, por lo que hay terrenos que han sido transformados a praderas de zacate buffel (*Pennisetum ciliare*) para alimentar al ganado (Vega-Puga *et al.*, 2022). Por esta razón es común encontrar parches de zacate buffel. Sin

embargo, hay porciones que se mantienen sin transformar, donde se ha encontrado gran riqueza de especies y diversas formas de vida (Tabla 1).

La vegetación del sitio de estudio se caracteriza por árboles agrupados que forman parches, donde diversas especies de plantas crecen bajo el dosel (Figura 2b). Durante la estación seca, es posible observar una gran proporción de suelo desnudo entre parches. Durante el Monzón de Norteamérica comienza la estación de crecimiento, pues la mayor proporción de árboles y arbustos producen hojas e inician los flujos de carbono y agua (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019; Castellanos *et al.*, 2022). Durante la temporada de crecimiento, el suelo desnudo se tapiza con una cubierta de pastos y herbáceas anuales en años con precipitación por encima de la media. Por el contrario, la mayoría de las especies leñosas se inactivan durante la estación seca, pues se desprenden de sus hojas y se limita la pérdida de agua (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019; Castellanos *et al.*, 2022).

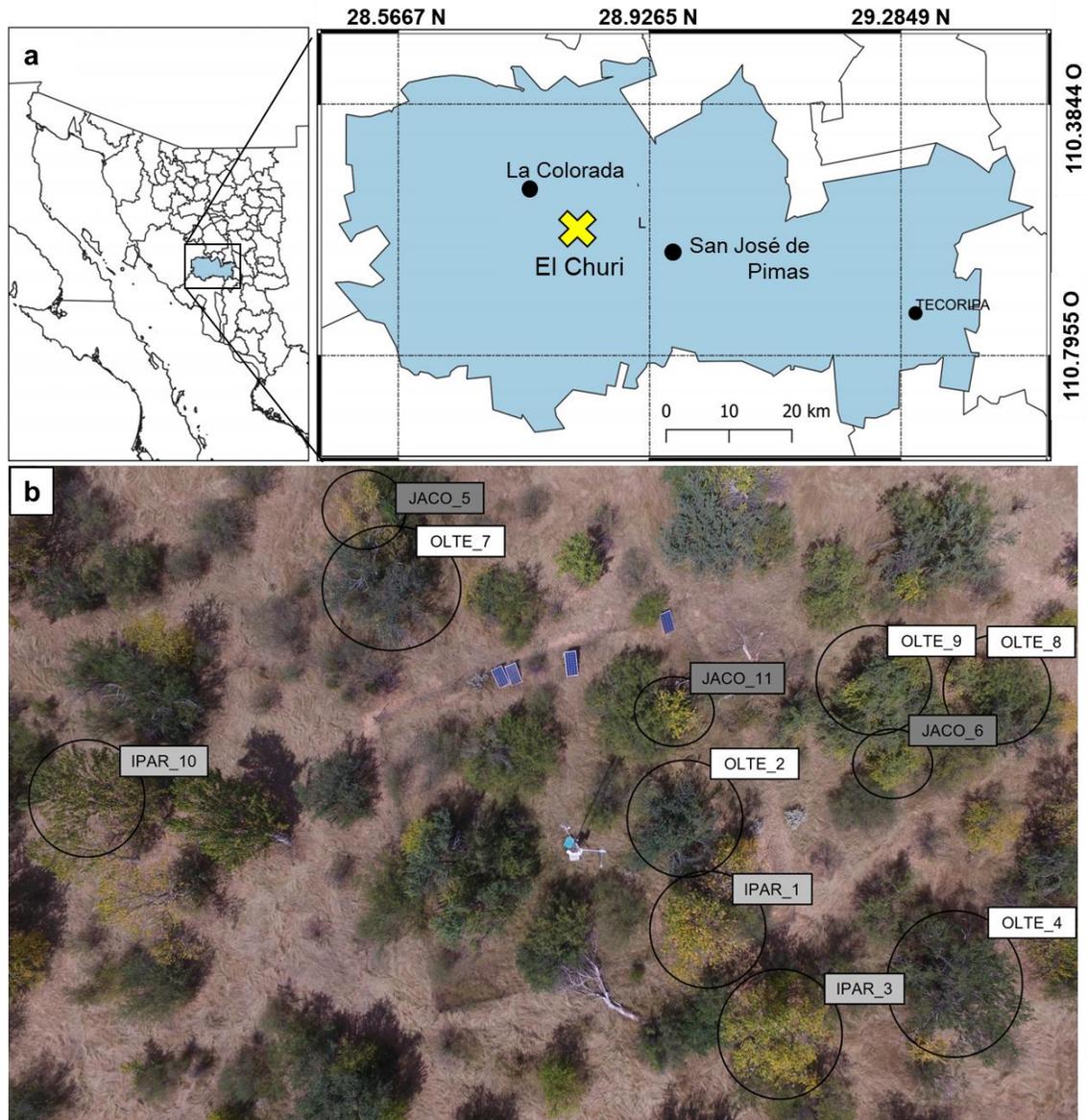


Figura 2. Sitio de estudio, a) se muestra la ubicación geográfica y b) una imagen desde un vehículo aéreo no tripulado (Vega-Puga et al., 2022). Se etiqueta a los árboles instrumentados con sensores de flujo de savia con OLTE (*Olneya tesota*), IPAR (*Ipomoea arborescens*) y JACO (*Jatropha cordata*).

Tabla 1. Nombre científico, común y forma de vida de las plantas más comunes del sitio. Datos sobre descriptores de la especie y nombres comunes obtenidos de RHNM (2022).

Forma de vida	Nombre científico	Nombre común
Árbol	<i>Bursera laxiflora</i> S.Watson	Torote prieto
	<i>Eysenhardtia orthocarpa</i> (A. Gray) S. Watson	Palo dulce
	<i>Guaiacum coulteri</i> S.Watson	Guayacán
	<i>Ipomoea arborescens</i> Sweet	Palo santo
	<i>Jatropha cordata</i> Müll.Arg.	Papelillo
	<i>Fouquieria macdougalii</i> Nash	Ocotillo macho
	<i>Olneya tesota</i> A. Gray	Palo fierro
Arbusto	<i>Croton sonorae</i> Torr.	Vara prieta
	<i>Encelia farinosa</i> A. Gray ex Torr.	Rama blanca
	<i>Jatropha cardiophylla</i> (Torr.) Muell.-Arg.	Sangregado
	<i>Mimosa laxiflora</i> Benth.	Uña de gato
	<i>Phaulothamnus spinescens</i> A.Gray	Ojo de víbora
Cactácea	<i>Carnegiea gigantea</i> (Engelm.) Britton & Rose	Saguaro
	<i>Cylindropuntia fulgida</i> (Engelm.) Knuth	Choya
	<i>Pachycereus schottii</i> (Engelm.) D.R. Hunt	Sinita
	<i>Stenocereus thurberi</i> (Engelm.) Buxbaum	Pitahaya
Herbácea	<i>Evolvulus arizonicus</i> A. Gray	Oreja de ratón
	<i>Kallstroemia grandiflora</i> Torr. ex A. Gray	Baiburín
	<i>Portulaca suffrutescens</i> Engelm.	–
	<i>Tidestromia lanuginosa</i> (Nutt.) Standl.	Hierba ceniza
Pasto	<i>Aristida ternipes</i> Cav.	Zacate araña
	<i>Bouteloua aristidoides</i> (Kunth) Griseb.	Navajita
	<i>Bouteloua barbata</i> Lag.	Zacate liebrero
	<i>Bouteloua diversispicula</i> J.T.Columbus	Gramma china
	<i>Pennisetum ciliare</i> (L.) Link	Zacate buffel

IV.2. Especies de estudio

Se seleccionaron individuos pertenecientes a tres especies de árboles: *Olneya tesota*, *Ipomoea arborescens* y *Jatropha cordata* (Figura 3). Recientemente se encontró que estas especies son las más abundantes del estrato arbóreo en el sitio de estudio (Vega-Puga *et al.*, 2022). Se obtuvo la densidad de la madera de cada especie utilizando muestras de secciones transversales del tallo ($n = 3$) utilizando un taladro de Pressler (diámetro de 0.5 cm), utilizando la masa fresca del núcleo y el volumen por desplazamiento de agua (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Además, se midió el diámetro y la altura del pecho (DAP) y la altura en los mismos individuos. Estas especies muestran diferencias contrastantes, puesto que difieren en su hábito foliar y poseen claras diferencias en altura, DAP y densidad de la madera (Tabla 2).

Tabla 2. Descripción de especies de estudio.

Especie	Longevidad del follaje	Densidad de madera (g cm^{-3})	DAP (cm)	Altura (m)
<i>Olneya tesota</i>	Perennifolia	0.8 ± 0.04	27.7 ± 8.7	5.8 ± 1.2
<i>Ipomoea arborescens</i>	Caducifolia	0.3 ± 0.03	27 ± 2.6	5.8 ± 0.3
<i>Jatropha cordata</i>	Caducifolia	0.4 ± 0.001	11.6 ± 2.9	3.7 ± 0.2

Olneya tesota (palo fierro) es una especie con hábito foliar perennifolio. El mantenimiento de las hojas, incluso en la estación seca, se atribuye a la extracción de agua de suelo profundo al utilizar raíces pivotantes (Nilsen *et al.*, 1984; Castellanos *et al.*, 2016). Forma una madera muy densa y se ha clasificado previamente como madera de anatomía difuso-porosa (Aparecido *et al.*, 2020). Puede alcanzar una altura de hasta 10 m y adquirir una forma de crecimiento arbórea al crecer cerca de fuentes de humedad, como arroyos o ríos (RHNM, 2022; Zúñiga-Tovar y Suzán-Azpiri, 2010). Al crecer en planicies, esta especie adquiere una forma de crecimiento arbustiva con una altura de 5-7 metros y caracterizada principalmente por formar múltiples tallos (RHNM, 2022; Zúñiga-Tovar y Suzán-Azpiri, 2010; Leite *et al.*, 2022). Esta especie es denominada como especie clave, pues permite el crecimiento de varias especies bajo el dosel (Suzán *et al.*, 1996). Esta característica puede atribuirse a la disminución de la temperatura debajo del dosel y a la producción de hojarasca,

cuya descomposición y mezcla con el suelo disminuye la densidad del suelo y permite la infiltración y retención de humedad (Leite *et al.*, 2022).

Ipomoea arborescens (palo santo) es una especie caducifolia, que produce hojas al inicio de la estación húmeda y solo las mantiene en periodos húmedos. Es un árbol que puede alcanzar de 3 a 15 m de altura; se han registrado tallos de hasta 50 cm de diámetro, que se caracterizan por ser poco densos y de color pálido, con abundante látex (RHNM, 2022). Esta especie se clasifica en la familia Convolvaceae, cuyos miembros poseen forma de crecimiento principalmente herbácea; pero, un linaje (Género *Ipomoea*: serie Arborescentes) crea tallos leñosos por medio del crecimiento secundario de sus tallos, generando una forma de crecimiento arbórea (Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2016). En estos mismos tallos, es capaz de almacenar pequeñas cantidades de agua en tejidos especializados, con la finalidad de sobrevivir a periodos prolongados de sequía (Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2016).

Jatropha cordata (papelillo) es, al igual, una especie caducifolia que se desprende de sus hojas al terminar la estación húmeda. Es un árbol pequeño de hasta 5 m de altura (RHNM, 2022). Tiene un tallo no muy denso y semi succulento, con capas de tallo que se desprenden del tallo (Vega-Ruiz *et al.*, 2021).

A partir de esta sección, a cada una de la especie de estudio se le llamará por solo el género, para simplificar. Por lo que *Olneya tesota*, *Ipomoea aborescens* y *Jatropha cordata* se mencionarán como *Olneya*, *Ipomoea* y *Jatropha*, respectivamente.

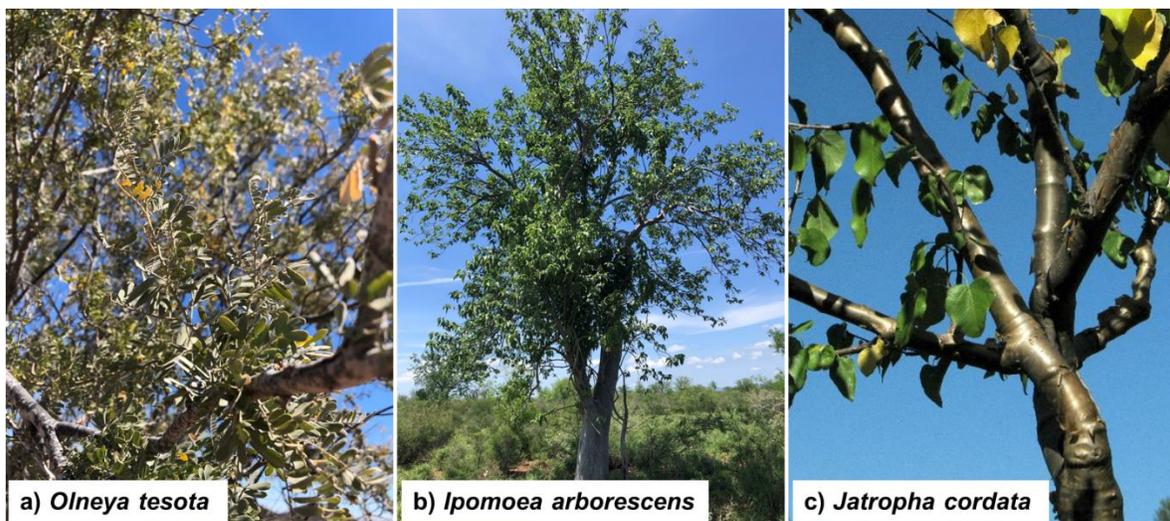


Figura 3. Fotografías de las especies representativas del sitio de estudios.

IV.3. Mediciones de flujo de savia

Se utilizaron sensores para medir el flujo de savia en tallos con el método de disipación de calor tipo Granier (TDP; *Thermal dissipation probes*). Este método es usado para estimar la densidad de flujo de savia (F_d) en el tallo de plantas leñosas de una forma automatizada y continua.

Los sensores de flujo de savia se fabricaron en el laboratorio siguiendo las instrucciones propuestas por Granier (1987), Lu *et al.* (2004) y Davis *et al.* (2012). Cada sensor consiste en una sonda calentada (superior) y una sonda de referencia (inferior) (Figura 4). Cada sonda fue fabricada con una aguja hipodérmica (2 mm de diámetro y 10 mm de longitud) a las que se les realizó una apertura (5 mm) en la mitad. Las sondas tienen en su interior un termopar tipo-T (cobre-constantán), que se introduce por la aguja hasta que se observa la unión del termopar a través de la apertura de la mitad. Los termopares de la sonda calentada y de referencia se conectan entre sí por el extremo de constantán para que se registre la diferencia de temperatura entre ambas. La sonda superior es la encargada de detectar las diferencias en temperatura de ambos termopares, y generar el aumento en la temperatura, por lo que se embobina un alambre de constantán como elemento calefactor. Mientras que la sonda inferior se encarga de detectar la temperatura sin modificación alguna; por lo que es denominada sonda de referencia. Cada sensor posee cuatro alambres libres: dos alambres de cobre que se conectan a un canal analógico de un registrador de datos para registrar una diferencia de voltaje; y dos alambres de constantán que a manera de resistencia se conectan a un regulador de corriente para generar el aumento en la temperatura.

Se instalaron sensores de disipación de calor en un total de 11 individuos de *Olneya* ($n = 5$), *Ipomoea* ($n = 3$) y *Jatropha* ($n = 3$). Los árboles seleccionados son visiblemente sanos (no presentaron signo alguno de enfermedades o plagas) y tienen el dosel expuesto al sol. Cada árbol se instrumentó con 2 sensores ubicados en porciones rectas del tallo y en el lado opuesto del tallo entre sí, para cubrir parte de la variación circunferencial del flujo de savia (Lu *et al.*, 2004; Vandegehuchte y Steppe 2013). Los sensores se instalaron con una separación de 4 cm entre sondas. En lo posible, todos los sensores se instalaron a 1.3 m de altura.

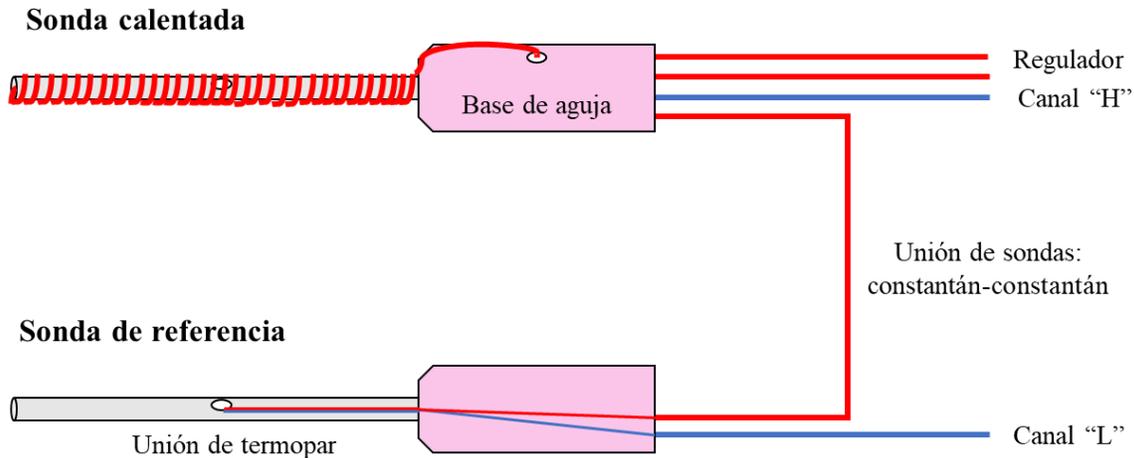


Figura 4. Esquema del diseño de un sensor de disipación de calor. Se muestra la sonda calentada con un embobinado y la sonda de referencia.

Antes de instalar el sensor se colocaron revestimientos de aluminio y se rellenaron con silicona para disipar calor (SuperLube ®), con la finalidad de mejorar el contacto térmico entre la sonda calentada y la madera del tallo (Davis *et al.*, 2012). Una vez instalado el sensor, se colocó una cubierta reflectiva para evitar la exposición directa a la radiación solar y minimizar la influencia de la variabilidad en la temperatura ambiente, y se selló la parte superior e inferior de la cubierta con cinta de ductos para protegerlos de la infiltración de agua (Yan *et al.*, 2018). Se aplicó energía constante con una potencial de 0.2 Watts a la sonda calentada. La señal de del diferencial de temperatura (ΔT) entre las dos sondas se registró cada minuto y se promedió cada 5 minutos en un registrador de datos (Data logger CR1000, Campbell Scientific, Inc. ®, Logan, UT, USA) durante las 24 horas del día.

La magnitud de la variable F_d se expresa como la cantidad de agua por área conductiva del xilema por unidad de tiempo ($\text{g} [\text{H}_2\text{O}] \text{m}^{-2} [\text{albura}] \text{s}^{-1}$). El sistema registra datos de diferencia de milivoltaje (ΔmV) que pueden ser convertidos a temperatura con el coeficiente de Seebeck, donde $40 \mu\text{V}$ equivalen a $1 \text{ }^\circ\text{C}$, para termopares tipo-T. Sin embargo, esta conversión no siempre es necesaria ya que es una relación lineal (Lu *et al.*, 2004) y la relación aumenta proporcionalmente.

La F_d se estima con el coeficiente de flujo de savia K (Ecuación 1) y a través de la ecuación empírica de Granier (1985; 1987) (Ecuación 2), usando la diferencia de temperatura generada por la sonda calentada y la de referencia:

$$K = (\Delta T_{\max} - \Delta T) / \Delta T \quad (1)$$

$$F_d = 118.99 \times 10^{-6} * K^{1.231} \quad (2)$$

donde ΔT equivale al diferencial de temperatura actual y ΔT_{\max} al diferencial de temperatura máxima registrada. Esto sucede cuando hay un valor nulo de flujo de savia ($F_d = 0$), condición que normalmente sucede antes del amanecer (de 3:00 am a 5:00 am) y durante noches con poco viento, bajo déficit de presión de vapor (DPV), baja temperatura del aire y alta humedad en el suelo (Ward *et al.*, 2017).

Algunos autores recomiendan realizar experimentos de cortar troncos para calibrar corregir las constantes originales de Granier ($\alpha = 118.99 \times 10^{-6}$, $\beta = 1.231$) para evitar sub- y sobrestimaciones (Bush *et al.*, 2010). Sin embargo, Granier (1985) menciona que la ecuación de F_d es generalista y no se requiere calibración; es decir, es independiente de la especie que se estudie, ya sea de conífera, anillos o difuso-porosa. Por estas razones, se utilizaron los parámetros originales para evitar la cosecha de árboles o ramas grandes para la calibración de la ecuación. Con la finalidad de no ser un estudio destructivo.

La conversión de valores de ΔT a F_d se realizó con el paquete AQUAFLUX (Speckman *et al.*, 2020) en R (R Core Team, 2022). Este paquete permite procesar datos a con diversas opciones, como: 1) la selección automática de ΔT_{\max} (noches con bajo DPV y alta humedad en el suelo), 2) remoción de valores atípicos en la serie de tiempo, y 3) rellenado de espacios vacíos (*gapfilling*) con interpolaciones de tipo *spline* (máximo seis datos seguidos por día, o 3 horas). Se utilizó un factor de conversión (1800 segundos h^{-1}) para convertir los valores de $g\ cm^{-2}\ s^{-1}$ a escala horaria ($g\ cm^{-2}\ h^{-1}$).

IV.4. Variables ambientales

En el sitio de estudio cuenta con una estación micrometeorológica de covarianza de vórtices, la cual monitorea de manera continua los flujos de agua, dióxido de carbono y energía (Castellanos *et al.*, 2016; Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019, Castellanos *et al.*, 2022). Con estos instrumentos se obtuvieron datos de forma continua durante todo el periodo de estudio. En nuestro estudio se utilizaron los datos de radiación fotosintéticamente activa (*PAR*; en μmol

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), precipitación (P ; en mm), humedad del suelo (θ ; en $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) a 10 cm de profundidad, temperatura del aire (T ; en $^{\circ}\text{C}$) y humedad relativa del aire (HR ; en %).

Se utilizaron datos de T y HR del aire para calcular el déficit de presión de vapor de agua (DPV ; en KPa) utilizando ecuaciones con constantes propuestas en la FAO 56 (Allen *et al.*, 2006) (Ecuación 3 y 4):

$$DPV = e_s (1 - HR) \quad (3)$$

$$e_s = 0.611 \wedge ([17.27 * T]/[237.3 + T]) \quad (4)$$

usando constantes numéricas, la diferencia de presión de vapor de agua en el aire en el punto de saturación (e_s), la HR y la T . El DPV ayuda a discernir la diferencia de presión de vapor de agua que hay entre las hojas (donde el aire está saturado) en contraste con la atmósfera (con aire más seco).

Por otro lado, se usaron mediciones de humedad del suelo a 10 cm para calcular el agua relativamente extraíble (REW ; en %) usando máximos y mínimos de humedad de suelo en el sitio (Shen *et al.*, 2015) (Ecuación 5):

$$REW = (\theta - \theta_{\min}) / (\theta_{\max} - \min) \quad (5)$$

donde el θ_{\min} se refiere al valor mínimo registrado y el θ_{\max} al valor máximo; ambas variables son el resultado del valor máximo y mínimo registrado durante el año de estudio. Esta conversión ayuda a estandarizar las mediciones de humedad del suelo con valores un rango de 0 a 1. Durante el periodo de estudio se consideró que $REW = 0.4$ es el umbral donde las plantas comienzan a disminuir su actividad fisiológica por limitaciones de agua (Granier, 1987; Shen *et al.*, 2015). Por lo que valores menores a 0.4 representan periodos de sequía, mientras que los valores mayores o igual a 0.4 se refieren a periodos de humedad.

IV.5. Atributos funcionales

IV.5.1. Conductancia estomática

Se seleccionaron aleatoriamente de 3-5 hojas de tres individuos de cada especie (*Olneya*, *Ipomoea* y *Jatropha*) para obtener la conductancia estomática al vapor de agua de las hojas (g_s ; en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Las mediciones se realizaron durante los meses de julio a septiembre, que corresponde a parte de la temporada de crecimiento del 2021. Se realizaron mediciones justo una hora después del amanecer (entre las 6:30 y las 7:30 am, hora local). Las hojas seleccionadas fueron siempre en ramas posicionadas en la parte sur del dosel, expuestas al sol y con at visiblemente saludables (sin evidencia aparente de plagas, herbivoría y necrosis). Las mediciones fueron hechas con un porómetro de difusión de estado transitorio (AP4, Delta-T Devices, Cambridge, UK). Antes de cada sesión de mediciones, se calibró el instrumento de acuerdo con la humedad relativa del aire y siguiendo las especificaciones del equipo.

IV.5.2. Potencial hídrico

Durante los meses de julio a agosto, en la temporada de crecimiento, se monitoreó el potencial hídrico (Ψ) de tres individuos elegidos aleatoriamente de las tres especies de árboles del estudio (*Olneya*, *Ipomoea* y *Jatropha*). Se midió el potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd} ; en MPa) entre las 5:30–6:00 am y el potencial hídrico a mediodía (Ψ_{md} ; en MPa) entre las 12:00–12:30 pm del tiempo local. Las mediciones se realizaron en días que coincidieron con días húmedos (día del año 216, 230, 231, 245 y 267) y días secos (237, 238, 257, 274), para así conocer la variación de estas variables en respuesta a la sequía intraestacional (Álvarez-Maldini *et al.*, 2021).

Se cortaron de tres a cinco ramas terminales de 10 cm de longitud. Con un criterio de selección aleatorio, pero que necesariamente cumplieran con los requisitos de tener hojas visiblemente saludables (sin evidencia aparente de plagas, herbivoría y necrosis), estar expuestas al sol y ubicadas en la parte sur del dosel. Inmediatamente después del corte, las muestras se almacenaron en bolsas resellables que contenían papel húmedo, y se colocaron en hieleras para minimizar los cambios en la hidratación después de cortar la rama hasta su

medición (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Todas las mediciones se realizaron rápidamente en campo (antes de 1 h después de la colecta) usando una cámara de presión tipo Scholander (Model 1000, PMS Instruments, USA).

IV.5.3. Área de hidroescape

Se realizó un análisis del área de hidroescape con los datos de Ψ_{pd} y Ψ_{md} para clasificar la respuesta de las especies dentro del continuo isohídrico–anisohídrico, usando el área de hidroescape (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2019; Álvarez-Maldini *et al.*, 2021). Para esto, se ajustó un modelo lineal entre el Ψ_{pd} y Ψ_{md} . La recta de ajuste se graficó junto a una línea recta (1:1) y se extrapoló hasta la intersección con el eje y, para interceptar el valor del Ψ_{pd} cuando el $\Psi_{md} = 0$ (α). Después, se extrapoló la recta hasta la línea 1:1 para interceptar el valor donde el $\Psi_{pd} = \Psi_{md}$ (β). Una vez que se trazó la gráfica, se calculó el área del rectángulo creado con los puntos de intercepción (Martínez-Vilalta *et al.*, 2014), con la finalidad de obtener el área de hidroescape con la siguiente fórmula (Ecuación 6):

$$HA = (\alpha * \beta) / 2 \quad (6)$$

donde HA es el área de hidroescape en MPa^2 . El coeficiente α es el intercepto de valor del Ψ cuando el $\Psi_{pd} = 0$. Mientras que β se refiere al valor de $\Psi_{pd} = \Psi_{md}$ durante la sequía del suelo.

IV.6. Análisis de datos

Se realizaron series de tiempo del flujo de savia de las tres especies. Para esto, se calculó la suma de flujo de savia diario (F_d diario) de cada individuo y se aplicó estadística descriptiva (promedio \pm desviación estándar) para obtener la densidad de flujo de savia por cada especie. Después, se compararon las diferencias en cantidad, patrones y dinámica del flujo de savia a lo largo del año. Estos gráficos se analizaron con respecto a series de tiempo de variables ambientales, como la humedad del suelo a 10 cm y la demanda evaporativa de la atmósfera (DPV y PAR). Para contrastar las diferencias en estrategias, se optó por dividir el año en dos grandes periodos. El periodo seco, que consistió en la primera mitad (día del año 1–178) y la última porción (día del año 275–365) del año 2021. Mientras que el periodo húmedo (día del

año 179–274), o estación de crecimiento, consistió en una corta porción del año caracterizada por lluvias. A partir de este análisis, el estudio se enfocó solo a la respuesta de las plantas en la estación de crecimiento (día del año 179–274).

Para conocer las diferencias en sensibilidad de flujo de savia contra las condiciones ambientales, se realizaron regresiones lineales simples. Para esto, se delimitó el estudio de flujo de savia a la estación de crecimiento hasta que la vegetación presentó flujo de savia (día del año 187-270), y se seleccionaron días con alta radiación solar ($>50 \text{ W m}^{-2}$) y DPV ligeramente alto ($> 0.5 \text{ KPa}$) de acuerdo con los criterios de Sánchez-Costa *et al.*, (2015) y Poyatos *et al.* (2013). Además, se utilizó valor máximo diario del agua extraíble relativa (REW) y la clasificación de condición húmeda y seca de Granier (1987) y Shen *et al.* (2015), para dividir los datos en días húmedos ($\text{REW} \geq 0.4$) y secos ($\text{REW} < 0.4$).

Para el primer análisis se realizaron regresiones lineales simples de flujo de savia (y) en respuesta a la humedad del suelo (x) en un nivel superficial (10 cm). Se separó la respuesta de las plantas de acuerdo con condiciones de sequía ($\text{REW} < 0.4$) o condición de humedad ($\text{REW} \geq 0.4$). Para el segundo análisis, se seleccionaron solo datos con condición de humedad ($\text{REW} \geq 0.4$), y se realizaron regresiones lineales simples para conocer el efecto de la PAR (x_2) y el DPV (x_3) sobre el flujo de savia (y) de cada especie. Una vez obtenida las regresiones lineales, se realizaron comparaciones de la pendiente (m) de la recta para obtener distintos grados de sensibilidad al ambiente.

Por último, se presentaron los atributos funcionales (Ψ_{pd} , Ψ_{md} , g_s y F_d) de las tres especies y se utilizó estadística descriptiva (promedio \pm desviación estándar) para representar y contrastar los atributos funcionales. Para este análisis, se utilizó la clasificación de humedad y sequía propuesta anteriormente, y se encontró que los días 216, 230, 231, 245 y 267 se clasificaron como húmedos ($\text{REW} \geq 0.4$) y los días 237, 238, 257, 274, secos ($\text{REW} < 0.4$). Para conocer el cambio en los atributos funcionales en días y húmedos, se aplicó una prueba de los rangos con signo de Wilcoxon para comparar la respuesta del mismo atributo de cada especie dependiendo de las condiciones del suelo.

V. RESULTADOS

V.1. Condiciones ambientales y humedad del suelo

Las condiciones meteorológicas variaron ampliamente a lo largo del año. La primera parte del año (enero hasta mediados de junio) se caracterizó por tener alta demanda evaporativa de la atmósfera y poca humedad en el suelo (Figura 5). Esta época correspondió a la estación seca.

En esta época, sucedieron cuatro eventos de precipitación menores a 3 mm y un evento de 21 mm (Figura 5b). Este último causó un aumento de pronunciado de la REW, de valores bajos (0.1) a altos (0.8), pero los valores altos de humedad en el suelo no se mantuvieron mucho tiempo. A partir de esta fecha, la REW disminuyó gradualmente hasta los valores más bajos (0.02), en junio. En lo que respecta a otras variables ambientales, se observó un aumento gradual en el DPV y PAR en la primera mitad del año (Figura 5a). El DPV varió desde 0.5 hasta 4.9 kPa, donde los días con mayor DPV sucedieron entre marzo y junio. La PAR varió de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ al inicio del año (en invierno) a $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a la mitad del año (en verano) aumentando progresivamente durante el año. En conjunto, este periodo corresponde al periodo de sequía antes de la temporada de monzones, y se caracteriza por pocas lluvias, baja humedad del suelo y alta PAR y DPV (Figura 5).

A mediados del año inició la temporada de monzón de verano (Figura 5), un periodo que abarca la ventana de tiempo de finales de junio a principios de octubre. Esta época correspondió a la estación húmeda y se caracterizó por la disminución en el DPV y el aumento de la humedad en el suelo por las lluvias.

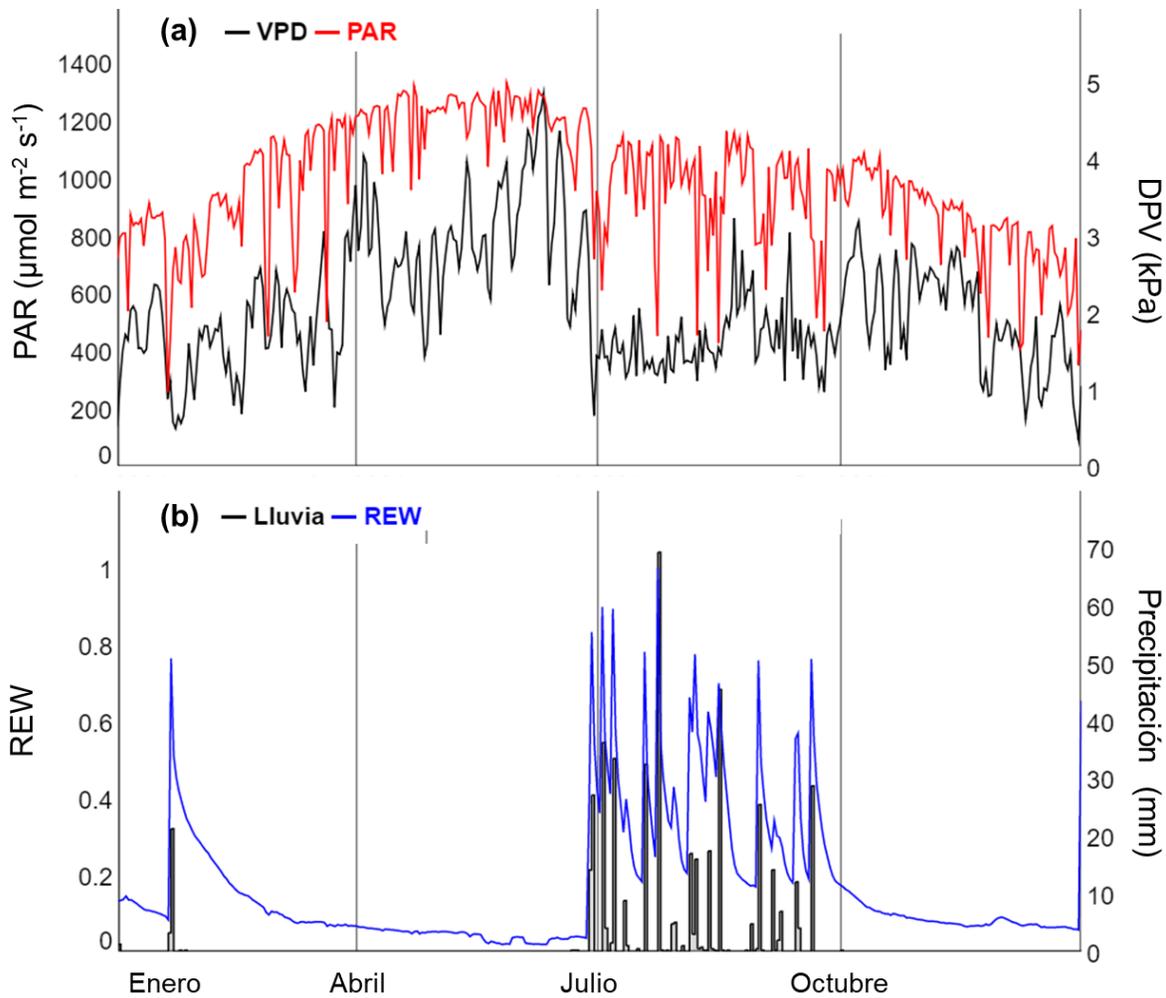


Figura 5. Serie de tiempo de a) radiación fotosintéticamente activa (PAR, línea roja) y déficit de presión de vapor (DPV, línea negra), y b) agua extraíble relativa del suelo a 10 cm (REW, línea azul) y precipitación diaria acumulada (Lluvia, barras en negro).

El monzón de Norteamérica en el sitio de estudio inició el 28 de junio, con un primer evento de precipitación de 14 mm (Figura 5b). A partir de este día se comenzaron a registrar pulsos de precipitación de magnitudes variables. Entre estos, destaca el evento de precipitación del 24 de julio, donde se acumularon 69 mm de lluvia y fue el más grande registrado en el año. El último evento grande fue el 20 de septiembre con un acumulado de 26 mm. En total, durante este periodo de tiempo se acumularon 442.7 mm de precipitación (Figura 5b). La precipitación acumulada fue ligeramente mayor a la precipitación media del sitio (350 mm). En conjunto a los eventos de precipitación, la humedad contenida en el suelo aumenta de valores correspondientes a sequía ($\text{REW} < 0.4$) a una condición de humedad en

el suelo ($REW \geq 0.4$) (Figura 5b). En esta época del año hay una disminución pronunciada del DPV y una disminución gradual del PAR (Figura 5a). El DPV varió de 0.6 a 3.6 kPa durante esta temporada, con varios días con DPV relativamente bajo. Mientras que el PAR varió de 800 a 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, disminuyendo conforme progresaba el año.

V.2. Flujo de savia

V.2.1. Variación anual

Durante la temporada de sequía, no se detectó densidad de flujo de savia (F_d) en los árboles caducifolios *Ipomoea* y *Jatropha* (Figura 6b y 6c). Por el contrario, fue posible detectar F_d en el árbol perennifolio *Olneya* (Figura 6a), aunque con bajos valores. En *Olneya*, se detectó un aumento de la F_d en febrero debido a la incidencia de pulsos de precipitación y al alza en la temperatura del aire que sucede a finales de este mes. A partir de este mes, los valores disminuyeron hasta junio, periodo de tiempo que se caracterizó por alta demanda evaporativa de la atmósfera y poca humedad en el suelo.

Las tres especies mostraron una respuesta rápida a la precipitación en la estación de crecimiento (Figura 6). Las especies responden rápidamente a la lluvia y alcanzan la F_d máxima registrada para el periodo de estudio. De manera individual, *Olneya* (Figura 6a) fue la especie que se demoró más días en alcanzar su F_d máxima ($677 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$), pues esos valores se registraron a 16 días después del primer evento de precipitación. Por otra parte, *Ipomoea* (Figura 6b) alcanzó su máximo ($1223 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) 14 días a partir del primer evento. Por último, *Jatropha* (Figura 6c) fue la especie que tuvo la mayor tasa de F_d diario ($1233 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$) y respondió más rápido, solo 12 días después.

Una diferencia de la respuesta de F_d se observó en los periodos de sequía entre pulsos, como los que sucedieron desde mediados de agosto a septiembre (Figura 6). Las especies caducifolias, *Ipomoea* y *Jatropha* (Figura 6b y 6c), mostraron una reducción de F_d hasta valores casi nulos en días con condiciones de sequía. Mientras que, en días con condición de humedad, la F_d aumentó en respuesta a la disponibilidad del recurso agua. La diferencia entre las últimas dos especies es que *Ipomoea* pudo recuperar magnitudes mayores de F_d después de días en condición de sequía, mientras que *Jatropha* alcanzó menores valores. La F_d

disminuyó progresivamente hasta llegar a $0 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$, después de la última lluvia, marcando el fin de la estación de crecimiento.

Por otra parte, la F_d de la especie perennifolia *Olneya* (Figura 6a) varió desde 677 a $253 \text{ g cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ durante toda la temporada de crecimiento, aunque la mayor parte de la temporada se mantuvo dentro de un rango de valores relativamente constante. Estos valores fueron disminuyendo hacia el fin de la temporada de crecimiento, pero nunca se alcanzó el cese del flujo de savia, aun cuando, se observó una disminución sustancial durante toda la temporada de invierno (octubre-noviembre).

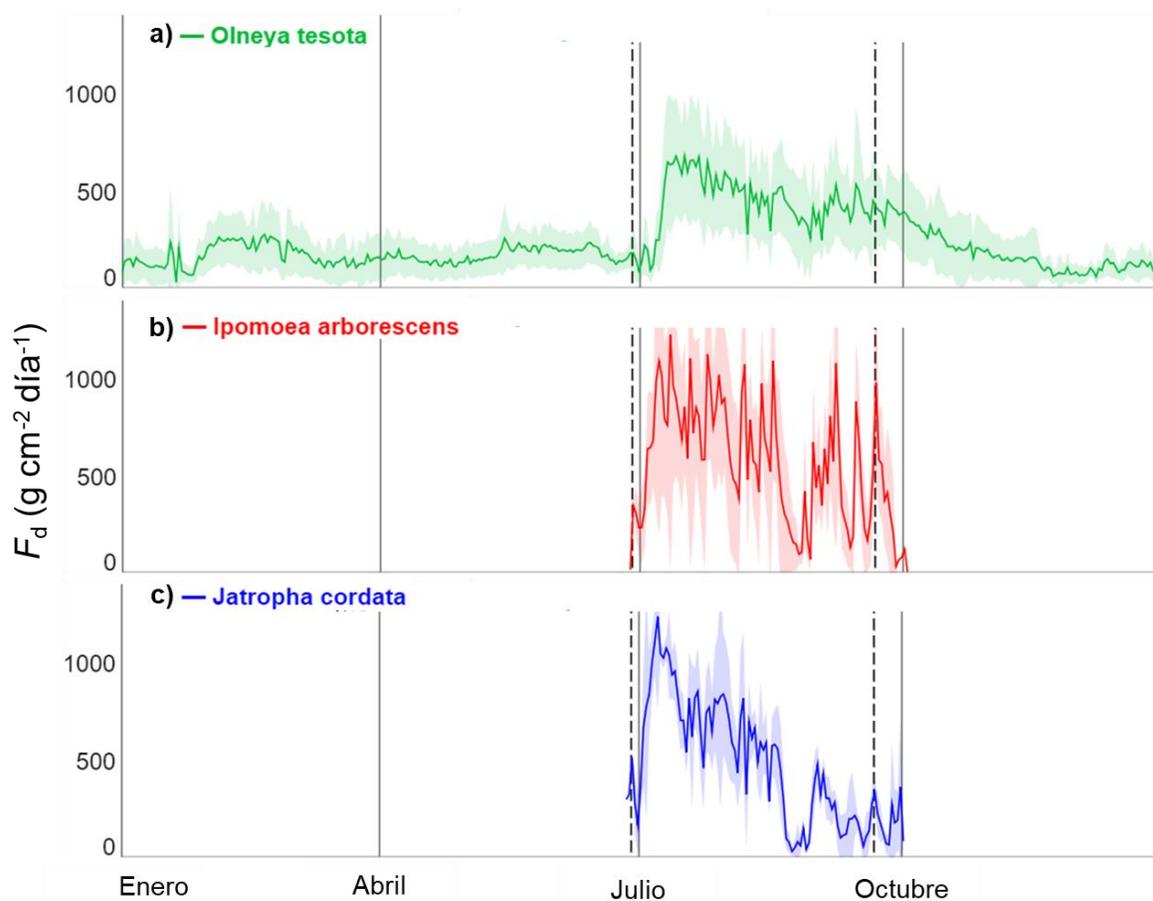


Figura 6. Curso estacional de la densidad de flujo de savia (F_d) diaria de *Olneya* (a), *Ipomoea* (b) y *Jatropha* (c). La línea continua representa el valor promedio de cada día de F_d y el área gris representa la desviación estándar. Las líneas punteadas verticales representan el inicio y fin de la temporada de lluvias.

V.2.2. Variación diaria intra-estacional

La densidad de flujo de savia (F_d) a escala diurna fue diferente para las tres especies entre los días húmedos y secos, con condiciones ambientales (DPV y PAR) relativamente constantes. En días húmedos (Figura 7a), la tasa de flujo de savia de las tres especies tiene forma de campana y sigue el patrón del PAR. Generalmente, el flujo de savia comienza al amanecer (5:30–6:00 am) y aumenta en conjunto al PAR y DPV. Al mediodía (12:00 pm) se alcanzan picos máximos cuando el DPV y PAR aumentan hacia sus valores máximos, hasta disminuir al atardecer (7:00 pm). Los picos máximos de flujo de savia fueron distintos entre especies. Se observó que *Ipomoea* alcanzó un pico de $58.6 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Mientras que *Jatropha* tuvo un pico ligeramente menor con $47.1 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Por último, *Olneya* se mantuvo con picos alrededor de $28 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Durante la noche ocurre una actividad muy baja de flujo de savia, sin embargo, en noches con humedad en el suelo y alto DPV (29 y 30 de julio) se observó flujo de savia nocturno en las tres especies.

En días secos (Figura 7b), la F_d de las tres especies disminuyó en respuesta a la disminución a la humedad en el suelo y al alza en la demanda evaporativa de la atmósfera (DPV y PAR más altos). Sin embargo, las plantas se comportan de forma distinta. Las especies caducifolias (*Ipomoea* y *Jatropha*) reducen drásticamente la actividad de su flujo de savia ($3\text{--}6 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y restringen su actividad a periodos de la mañana o atardecer, donde hay menos DPV y PAR. Por otra parte, el árbol perennifolio (*Olneya*) mantiene un comportamiento muy similar tanto en días de humedad como en días de sequía. La diferencia es que *Olneya* reduce la magnitud de F_d a una tasa alrededor de $20 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en mediodía.

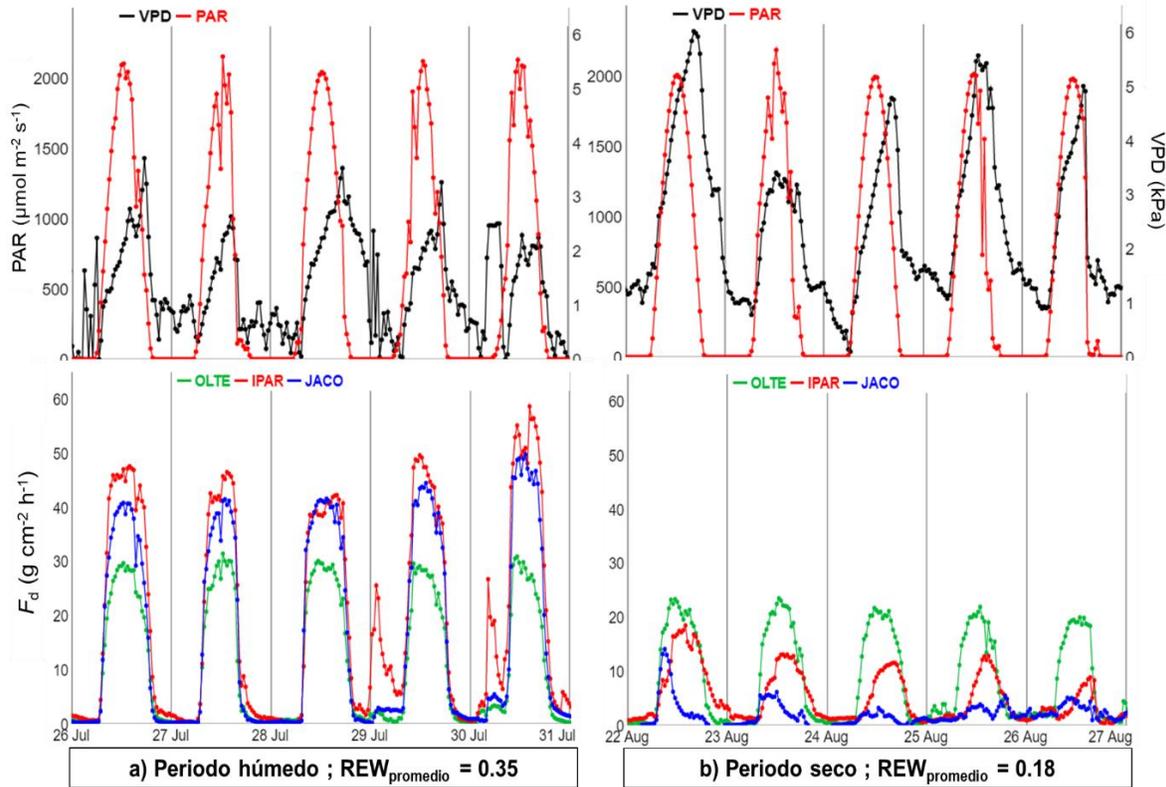


Figura 7. Patrón diario de densidad de flujo de savia (F_d) en (a) periodo húmedo y (b) periodo seco. En los gráficos superiores se encuentra el PAR y el DPV en negro y rojo, respectivamente. En gráficos inferiores se observa *Olneya* con una línea verde, *Ipomoea* con una línea roja y *Jatropha* con una línea azul.

V.3. Relación entre flujo de savia y ambiente

La densidad de flujo de savia (F_d) de las tres especies responde linealmente a la humedad del suelo solo en días de sequía ($REW < 0.4$, Tabla 3). Lo que ilustra la importancia de los pulsos de precipitación cuando hay condiciones de sequía. Además, se encontró que cada especie tiene distinta sensibilidad a la sequía (Tabla 3). La mayor sensibilidad a la sequía fue de *Ipomoea* ($m = 98.73$, $r^2 = 0.5$, $p < 0.05$), seguida por *Jatropha* ($m = 92.47$, $r^2 = 0.32$, $p < 0.05$) y por último *Olneya* ($m = 24.16$, $r^2 = 0.21$, $p < 0.05$), la especie con menor sensibilidad. En otras palabras, la disminución de la F_d de *Olneya* en respuesta a cambios en la humedad del suelo a 10 cm no fue tan drástica como la que sucedió en las otras dos especies.

Por otro lado, no fue posible encontrar un patrón lineal ni significativo claro entre el flujo de savia y la humedad del suelo, en condición húmeda ($REW \geq 0.4$, Tabla 3). Ni se

encontraron relaciones lineales significativas entre el flujo de savia y el DPV y PAR en condiciones de sequía (Tabla 3) en ninguna de las tres especies (Figura 8, 9, 10).

La densidad de flujo de savia (F_d) en condiciones de humedad ($REW \geq 0.4$) estuvo relacionada linealmente a las condiciones meteorológicas como el déficit de presión de vapor (DPV) y radiación fotosintéticamente activa (PAR) (Tabla 3). En lo que respecta a la respuesta al DPV (Figura 8, 9, 10) se encontró una relación negativa entre las variables, lo que significa que las especies disminuyen su F_d conforme aumenta el DPV. Además, usando comparaciones de pendientes de la recta se encontraron distintos grados de sensibilidad (Tabla 3). La especie con mayor sensibilidad al DPV es *Ipomoea* ($m = -499.3$, $r^2 = 0.14$, $p < 0.05$), seguida de *Olneya* ($m = -252.8$, $r^2 = 0.23$, $p < 0.05$). En tercera posición de sensibilidad al DPV se ubica *Jatropha* ($m = -173.5$, $r^2 = 0.23$, $p = NS$), sin embargo, la relación lineal no es significativa.

Tabla 3. Parámetros de regresiones lineales simples entre las variables ambientales y densidad de flujo de savia (F_d) de cada especie. Los números con un asterisco (*) significa que son significativos. Los números señalados con NS se refieren a que no son significativos.

Variable	Flujo de savia	Pendiente	p-valor
REW \geq 0.4	<i>Olneya tesota</i>	-5.06	0.36 (NS)
	<i>Ipomoea arborescens</i>	9.73	0.49 (NS)
	<i>Jatropha cordata</i>	2.2	0.87 (NS)
REW < 0.4	<i>Olneya tesota</i>	24.16	< 0.05 *
	<i>Ipomoea arborescens</i>	98.73	< 0.05 *
	<i>Jatropha cordata</i>	92.47	< 0.05 *
DPV	<i>Olneya tesota</i>	-252.8	< 0.05 *
	<i>Ipomoea arborescens</i>	-499.3	< 0.05 *
	<i>Jatropha cordata</i>	-173.5	0.5 (NS)
PAR	<i>Olneya tesota</i>	0.43	0.052 *
	<i>Ipomoea arborescens</i>	1.627	< 0.05 *
	<i>Jatropha cordata</i>	1.821	< 0.05 *

Por otro lado, se encontró una relación positiva en la respuesta de la F_d de las tres especies a la PAR (Tabla 3). Esto significa que conforme hay más PAR aumenta la actividad de la vegetación. Se analizó la sensibilidad de las tres especies comparando las pendientes de las rectas (Tabla 3), y se encontró que la especie con mayor sensibilidad al PAR es *Jatropha* ($m = 1.821$, $r^2 = 0.35$, $p < 0.05$), seguido de *Ipomoea* ($m = 1.627$, $r^2 = 0.26$, $p < 0.05$). Por último, la especie con menor sensibilidad es *Olneya* ($m = 1.627$, $r^2 = 0.1$, $p = 0.052$).

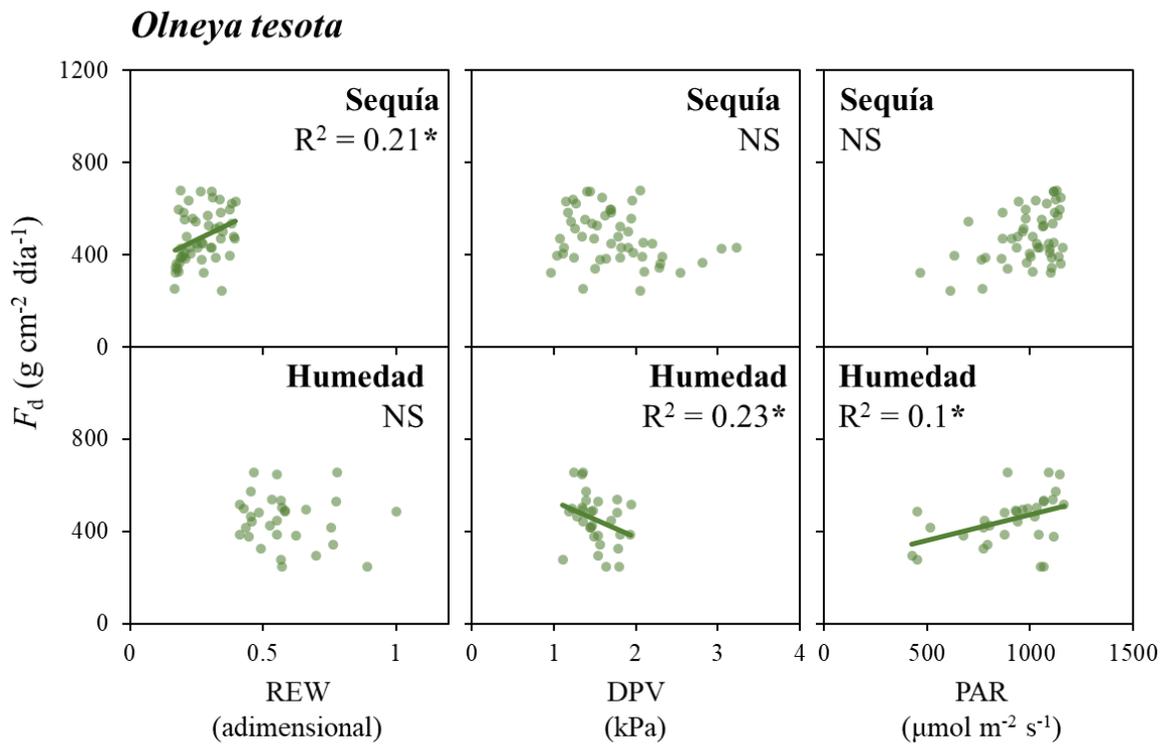


Figura 8. Respuesta de flujo de savia de *Olneya tesota* contra variables ambientales como REW, DPV y PAR. Se muestran las relaciones en condición se sequía (arriba) y en condición de humedad (abajo). Se usaron datos de la temporada de crecimiento (días 187–270).

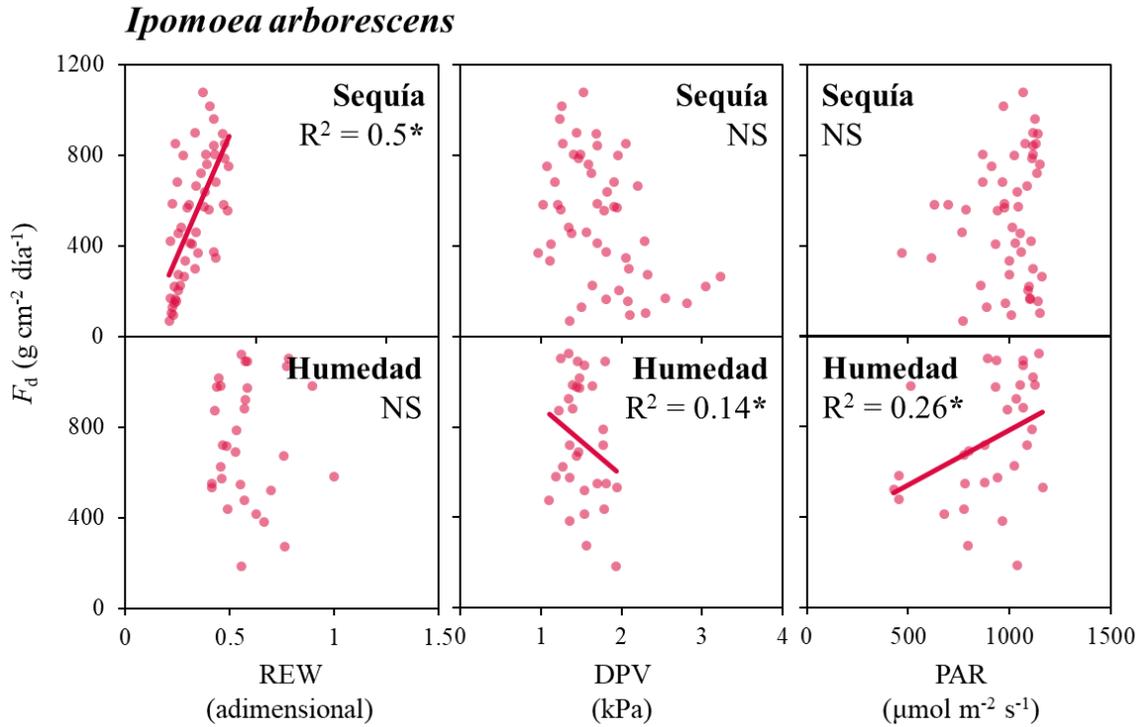


Figura 9. Respuesta de flujo de savia de *Ipomoea arborescens* contra variables ambientales como REW, DPV y PAR. Se muestran las relaciones en condición se sequía (arriba) y en condición de humedad (abajo). Se usaron datos de la temporada de crecimiento (días 187–270).

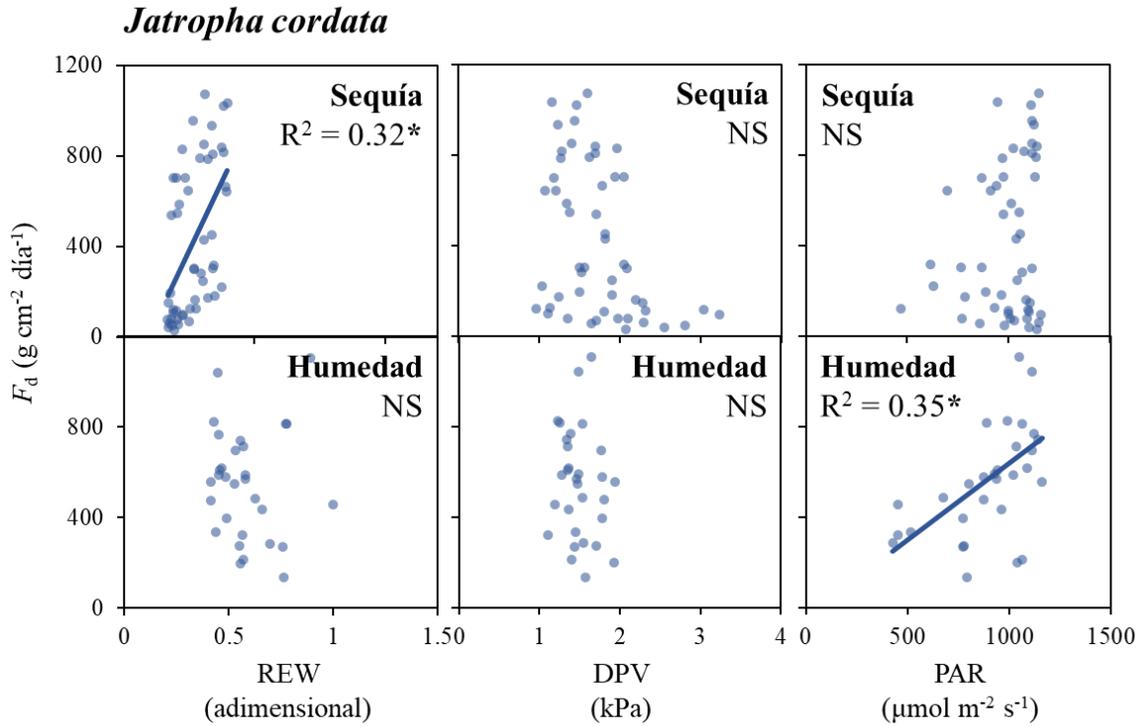


Figura 10. Respuesta de flujo de savia de *Jatropha cordata* contra variables ambientales como REW, DPV y PAR. Se muestran las relaciones en condición se sequía (arriba) y en condición de humedad (abajo). Se usaron datos de la temporada de crecimiento (días 187–270).

V.4. Atributos funcionales

V.4.1. Variación de atributos en la estación de crecimiento

Las tres especies muestran distintos comportamientos durante la estación de crecimiento (Figura 11), de acuerdo con los atributos funcionales medidos como la conductancia estomática (g_s) y en la diferencia del potencial hídrico ($\Delta\Psi$) en el tallo, cuando se determina el potencial al amanecer (Ψ_{pd}) y a mediodía (Ψ_{md}).

El árbol perennifolio *Olneya* tuvo una g_s que varió de 93.4 a 233.5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 11a). Otra característica es que tuvo los valores más negativos del potencial hídrico, pues el Ψ_{pd} varió entre -1.1 y -1.8 MPa, mientras que el Ψ_{md} disminuyó entre -2.5 a -3.5 MPa (Figura 11d). Por lo que fue la especie con mayor $\Delta\Psi$, alcanzando hasta 1.7 MPa. Lo que sugiere que esta especie opera a potenciales hídricos que disminuyen a valores más negativos sin mucha regulación de la conductancia estomática.

El árbol caducifolio, *Ipomoea*, tuvo un amplio rango de variación de la g_s en la temporada de crecimiento (Figura 11b). La g_s máxima fue 498.9 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que los mínimos fueron casi nulos (0–30 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en tres ocasiones del año (una en agosto y dos en septiembre). Por otra parte, el potencial hídrico casi no varió ($\Delta\Psi = -0.2$ a -0.8), pues se registró en varias ocasiones Ψ_{pd} altos (-0.7 a -1.3 MPa) con una ligera disminución del Ψ_{md} (-1.1 a -1.5 MPa) en casi todas las ocasiones (Figura 11e). Lo que indica una fuerte regulación estomática para evitar cambios en el potencial hídrico.

La especie caducifolia, *Jatropha*, alcanzó una g_s máxima de 505.7 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que la g_s fue casi nula (0-40 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en cuatro ocasiones (Figura 11c). Esta especie tuvo el Ψ_{pd} más alto (-0.6 MPa) que se registró, mientras que la Ψ_{md} no tuvo una disminución muy pronunciada pues se mantuvo dentro de un rango de -1.0 a -1.5 MPa (Figura 11f). Presentó el menor rango de variación en $\Delta\Psi$, con valores en el rango entre 0.03 a 0.9. El comportamiento fue similar a *Ipomoea*.

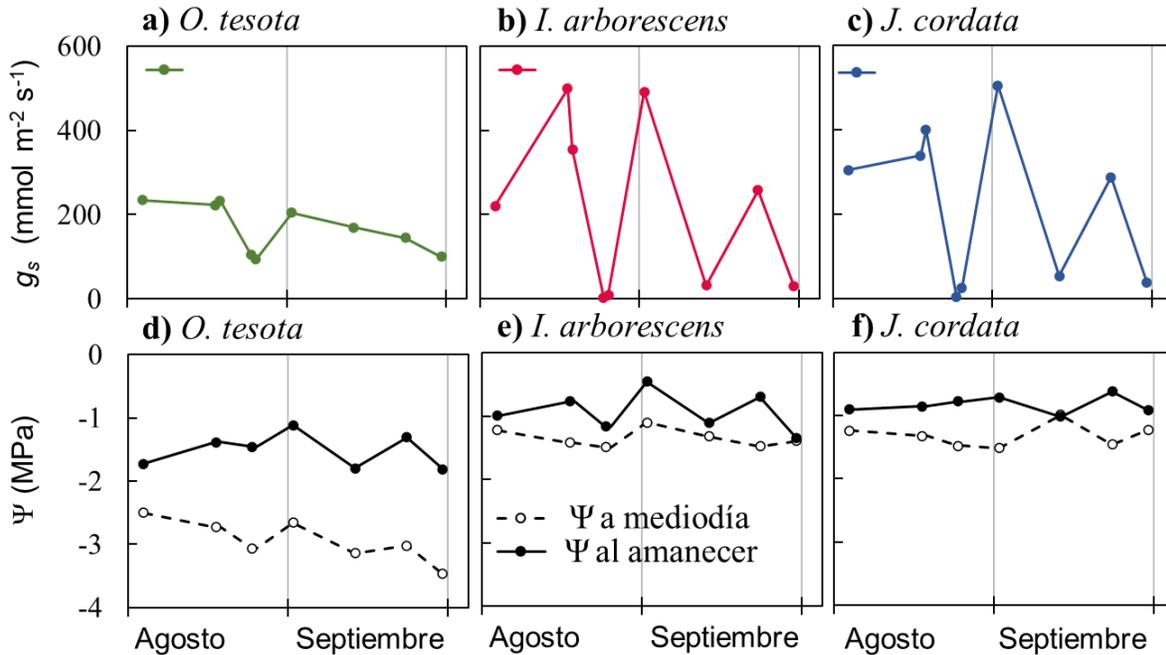


Figura 11. Dinámica de conductancia estomática al vapor de agua (g_s) foliar (a, b, c) y del potencial hídrico al amanecer (Ψ_{pd}) y a mediodía (Ψ_{md}) (d, e, f) de *Olneya tesota* (a, d), *Ipomoea arborescens* (b, e) y *Jatropha cordata* (c, f). Cada punto representa el valor promedio del día de medición.

V.4.2. Conductancia estomática en humedad y sequía

Las tres especies de árboles mostraron mayor conductancia estomática (g_s) en días húmedos en comparación con los días secos (Figura 12). Además, la variación de g_s entre días secos y húmedos tuvieron diferencias estadísticamente significativas en las tres especies (Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p < 0.05$). Lo que significa que la g_s de las tres especies analizadas disminuye en días sequía y es afectada por el estrés hídrico.

La disminución de g_s más drástica sucedió fue en *Ipomoea* con valores 22.3 veces menores en días secos en comparación con días húmedos, donde disminuyó de valores promedio de $340 \pm 224.7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en días húmedos a $16.7 \pm 15.9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en días secos (Figura 12a).

En *Jatropha* hubo una reducción 10 veces menor, donde se alcanzaron en días húmedos valores promedio de $411.5 \pm 262.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en días húmedos, en comparación a $41.5 \pm 57.3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en días secos (Figura 12b).

En contraste, *Olneya* fue la especie con una magnitud menor de g_s en días húmedos con $213.2 \pm 114.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, pero en días secos fue la especie tuvo mayor g_s con $127.5 \pm 95.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Además, mostró una reducción de solo 1.6 veces en días secos que húmedos (Figura 12c).

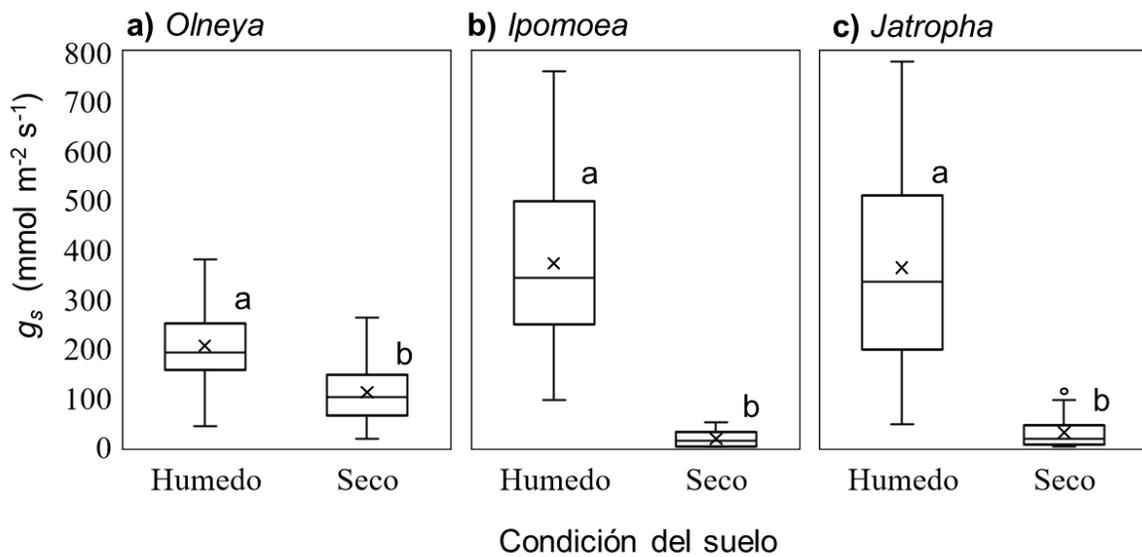


Figura 12. Variación de la conductancia estomática (g_s) de a) *Olneya tesota*, b) *Ipomoea arborescens* y c) *Jatropha cordata*, en días húmedos ($REW \geq 0.4$, día 216, 230, 231, 245 y 267) y secos ($REW < 0.4$, días 237, 238, 257, 274). Las cruces representan la g_s promedio. Las letras (a, b) denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

V.4.3. Potencial hídrico en humedad y sequía

El potencial hídrico disminuye en días secos en comparación a días húmedos (Figura 13) y se conserva el patrón donde el potencial hídrico al mediodía (Ψ_{md}) es menor al potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}). Por otro lado, ambas variables tuvieron diferencias estadísticamente significativas en dos de las especies (a excepción del Ψ_{md} de *Ipomoea*) ya sea en días secos y húmedos (Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p < 0.05$).

En lo que respecta al Ψ_{pd} de las tres especies, se registran valores más altos en días húmedos en comparación con los días secos (Figura 13). Sin embargo, se presentan diferencias interespecíficas. La especie perennifolia (*Olneya*) tuvo los valores más negativos de Ψ_{pd} con una variación de -1.4 ± 0.3 MPa en humedad y -1.7 ± 0.2 MPa en sequía, respectivamente. Mientras que *Ipomoea* y *Jatropha* tuvieron relativamente muy poca variación en el Ψ_{pd} . En el caso de *Ipomoea*, el Ψ_{pd} se mantuvo muy similar en días de humedad (-0.7 ± 0.2 MPa) y en días con sequía (-1.3 ± 0.1 MPa). Por último, los valores de *Jatropha* se mantuvieron casi sin variación alguna, con un cambio de -0.8 ± 0.2 MPa en humedad a -0.9 ± 0.2 MPa en sequía, respectivamente.

De manera similar, el Ψ_{md} disminuyó en días secos con respecto a los días húmedos (Figura 13). Este patrón se repitió en todas las especies, a excepción de *Jatropha*. Se observó un patrón similar al potencial al amanecer, donde *Olneya* alcanzó los valores más negativos en días de humedad (-2.7 ± 0.3 MPa) y sequía (-3.2 ± 0.3 MPa) de todas las especies del estudio. Mientras que las especies caducifolias mantienen valores relativamente estables de Ψ_{md} . Esto se ejemplifica principalmente por *Jatropha*, que mantiene valores muy similares de Ψ_{pd} y Ψ_{md} , pues tuvo un potencial hídrico de -1.4 ± 0.2 MPa en humedad y -1.2 ± 0.3 MPa en sequía. Mientras que *Ipomoea* mantuvo valores de Ψ_{md} prácticamente iguales en humedad (-1.3 ± 0.2 MPa) y en sequía (-1.3 ± 0.2 MPa).

En resumen, las especies de árboles estudiadas presentan dos patrones distintos en la variación del potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd}) y al mediodía (Ψ_{md}) (Figura 13): la perennifolia, *Olneya*, mostró un potencial hídrico con alto rango de variación de la madrugada al mediodía ($\Delta\Psi$ elevada). Por otro lado, las dos especies caducifolias, *Ipomoea* y *Jatropha*, mantuvieron su potencial hídrico variando dentro de un rango estrecho (poco $\Delta\Psi$).

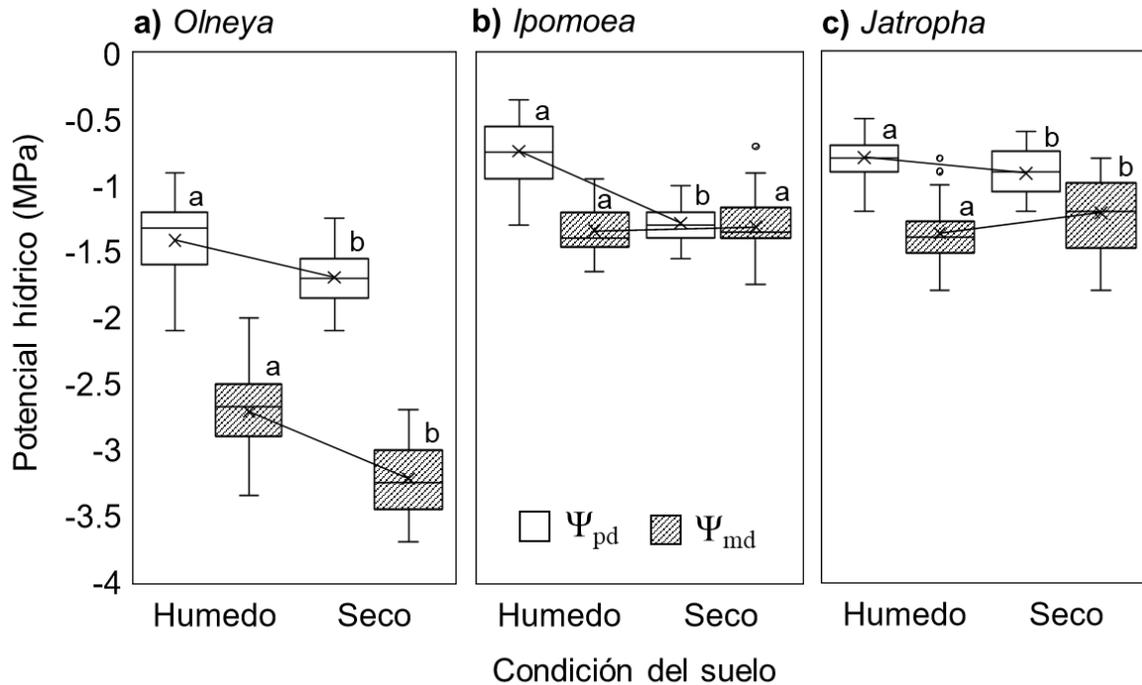


Figura 13. Variación del potencial hídrico antes del amanecer (Ψ_{pd} , cajas blancas) y al mediodía (Ψ_{md} , cajas rayadas) de a) *Olneya tesota*, b) *Ipomoea arborescens* y c) *Jatropha cordata*, en días húmedos ($REW \geq 0.4$, días 216, 230, 231, 245 y 267) y secos ($REW < 0.4$, días 237, 238, 257, 274). Las cruces representan el Ψ promedio. Las letras (a, b) denotan diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$).

V.5. Diferencias en el área de hidroescape

El área de hidroescape (HA) tuvo un rango de variación de 0.8 a 5 MPa^2 entre las tres especies estudiadas, y se encontraron diferencias en el punto hidratado (α ; $\Psi_{pd} = 0$) y el punto de cierre estomático (β ; $\Psi_{pd} = \Psi_{md}$) (Figura 14). La especie que opera a un mayor rango fue *Olneya* con un HA de 5 MPa^2 ($R^2 = 0.19$, $p = 0.32$) y posee tiene un punto de cierre estomático mucho más negativo ($\beta = -4.7$ MPa) que el punto hidratado ($\alpha = -2.1$ MPa). La especie *Jatropha* tuvo un rango de operación intermedio, con un HA de 1.3 MPa^2 ($R^2 = 0.83$, $p < 0.05$); sin embargo, se observó un comportamiento inverso al esperado, donde el punto más hidratado ($\alpha = -2.4$ MPa) alcanzó un potencial hídrico más negativo que el punto de cierre estomático ($\beta = -1.1$ MPa). Por último, la especie con menor rango fue *Ipomoea* con un HA de 0.8 MPa^2 ($R^2 = 0.19$, $p = 0.32$) y un punto de cierre estomático similar ($\beta = -1.4$ MPa) al punto hidratado ($\alpha = -1.1$ MPa).

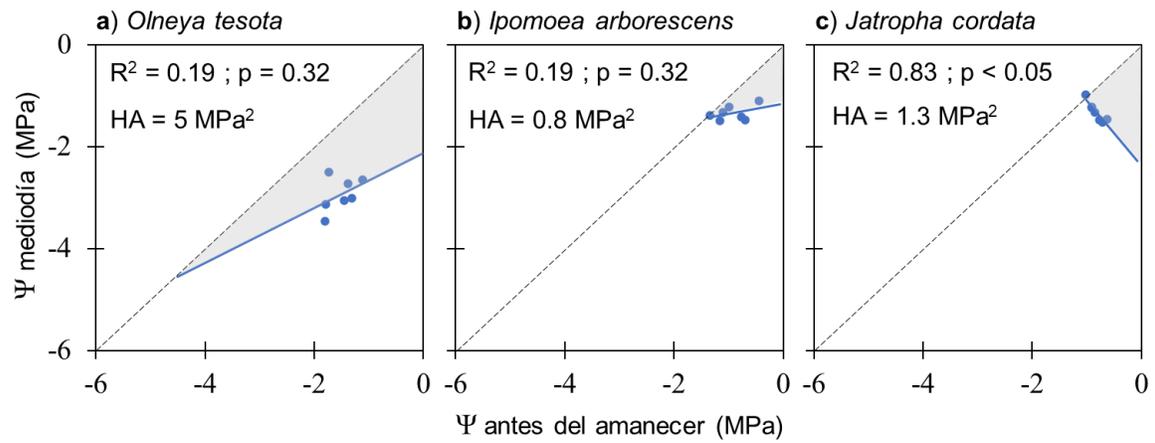


Figura 14. Área de hidroescape de a) *Olneya tesota*, b) *Ipomoea arborescens* y c) *Jatropha cordata*. Se muestra el área del triángulo formado entre la línea 1:1 y la recta ajustada del Ψ_{pd} y Ψ_{md} . Se muestra el coeficiente de determinación (R^2), p-valor y área de hidroescape (HA).

VI. DISCUSIÓN

En este trabajo se caracterizaron estrategias de uso de agua y resistencia a la sequía a través de medir atributos funcionales relacionados con el uso de agua, en árboles dominantes de un ecosistema árido del noroeste de México, donde coexiste una especie de árbol (*Olneya*) que se distribuye principalmente en el matorral desértico del Desierto Sonorense, con dos especies de árboles (*Ipomoea* y *Jatropha*) del matorral subtropical. Utilizando mediciones de flujo de savia se determinó que las especies coexistentes emplean distintas estrategias de uso de agua (Sección VI.1), lo que ejemplifica diferencias adaptativas en especies de zonas áridas coexistiendo en un mismo sitio. Se encontró que las plantas responden de forma diferente a las fluctuaciones de las condiciones ambientales y de la humedad en el suelo superficial (Sección VI.2). Además, se estudiaron los mecanismos que utilizan las especies para regular el uso de agua a través de la variación de atributos funciones en días húmedos y secos (Sección VI.3) y clasificación de estrategias de resistencia a la sequía en isohídricas y anisohídricas (Sección VI.4). Conocer los patrones de variación en atributos funcionales (Tabla 4) permite conocer las posibles estrategias en respuesta a condiciones de alta y baja disponibilidad de agua en el suelo, como sucede en comunidades vegetales de zonas áridas y semiáridas.

VI.1. Las especies difieren en el flujo de savia que conducen por el tallo

A través de las mediciones de flujo de savia se encontraron que las especies arbóreas estudiadas emplean distintas estrategias de uso de agua. Es frecuente encontrar que, en ecosistemas limitados por agua, habitan plantas de distintas especies con distintos tipos funcionales como árboles perennifolios y caducifolios que tienen distintos atributos funcionales y tasas de flujo de savia (Bovard *et al.* 2005; Wu *et al.*, 2018; Yan *et al.*, 2018; Guillén *et al.*, 2022). Sin embargo, se ha propuesto que las diferentes características son lo que permite la coexistencia de especies en zonas áridas al no competir por el recurso del agua en el suelo a través de la segregación del nicho hidrológico (Silvertown *et al.* 2015). En estos ecosistemas, los nichos hidrológicos solamente se traslapan al no existir limitaciones por humedad (Rodríguez- Robles *et al.* 2020).

Tabla 4. Resumen de los atributos funcionales de las tres especies durante la estación de crecimiento. Se presentan valores puntuales y valores promedio (\pm desviación estándar).

Atributo	Variable	n	<i>Olneya</i>	<i>Ipomoea</i>	<i>Jatropha</i>
Flujo de savia	$F_{d \text{ min}}$ (g cm ⁻² día ⁻¹)		253	~0	~0
	$F_{d \text{ prom}}$ (g cm ⁻² día ⁻¹)	3–5	432.7 (\pm 139.2)	564.4 (\pm 308.3)	470.9 (\pm 311.9)
	$F_{d \text{ máx}}$ (g cm ⁻² día ⁻¹)		677	1223	1233
Regulación estomática	$g_{s \text{ min}}$ (mmol m ⁻¹ s ⁻¹)	5	127.5 (\pm 95.2)	16.7 (\pm 15.9)	41.5 (\pm 57.3)
	$g_{s \text{ prom}}$ (mmol m ⁻¹ s ⁻¹)	5	175.1 (\pm 114.1)	213.5 (\pm 236.2)	282.2 (\pm 277.7)
	$g_{s \text{ máx}}$ (mmol m ⁻¹ s ⁻¹)	5	213.2 (\pm 114.2)	340 (\pm 224.7)	411.5 (\pm 262.5)
Potencial hídrico	Ψ_{pd} (-MPa)	3	1.5 (\pm 0.2)	0.9 (\pm 0.3)	0.8 (\pm 0.1)
	Ψ_{md} (-MPa)	3	2.9 (\pm 0.3)	1.3 (\pm 0.2)	1.3 (\pm 0.3)
Estrategia de resistencia a la sequía	Ψ_{g0} (-MPa)		4.7	1.4	1.1
	$\Delta\Psi$ (MPa)		1.39	0.37	0.47
	HA (MPa ²)	5		0.8	1.3
	Iso-/Anisohídrica		Anisohídrica	Isohídrica	Isohídrica

En este caso, se encontró que existen diferencias estacionales en el flujo de savia de especies. La perennifolia *Olneya* mantiene su flujo de savia durante todo el año, pero reduce considerablemente la tasa de flujo de savia en la estación seca (Figura 6). Esta especie reduce su área foliar al desprenderse de un porcentaje significativo de sus hojas durante la estación seca (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019), lo que sugiere una compensación para perder menos humedad, pero seguir asimilando CO₂ y realizando procesos fotosintéticos (Acuña-Acosta *et al.*, 2021; Castellanos *et al.*, 2022).

A diferencia de las caducifolias *Ipomoea* y *Jatropha* que solo tienen flujo de savia detectable en la estación de crecimiento y no fue posible detectar flujo de savia en la estación seca (Figura 6). Esto puede atribuirse a la inactividad de las plantas, ya que las especies de árboles caducifolios emplean mecanismos para reabsorber nutrientes y desprender sus hojas durante sequías largas, con la finalidad de reducir considerablemente las pérdidas de agua y nutrientes (Lambers y Oliveira, 2019). Sin embargo, existe la posibilidad de estas especies transporten agua en el tallo durante la temporada de floración (*Ipomoea* en noviembre-enero y *Jatropha* en junio-julio), sin embargo, son tasas tan bajas que no es posible detectarlas por

los sensores de flujo de savia utilizados, como sucede en otros estudios de plantas caducifolias (Yi *et al.*, 2017).

Durante la temporada de crecimiento, se encontró que la especie perennifolia *Olneya* tiene tasas de flujo de savia menores a las caducifolias, *Ipomoea* y *Jatropha* (Figura 6). Además, tres árboles *Olneya*, *Ipomoea* y *Jatropha* alcanzaron la tasa máxima de flujo de savia 16, 14 y 12 días, respectivamente, después del inicio de la estación húmeda. Este corto periodo de tiempo hasta alcanzar los máximos de flujo de savia puede atribuirse al aumento en la conductividad hidráulica del tallo, que controla la producción y expansión de hojas del dosel (Shinozaki *et al.*, 1964; Silva-Pinheiro *et al.*, 2016).

Las diferencias en las tasas de flujo de savia entre especies (Figura 6) pueden deberse a las características contrastantes en la anatomía de la madera, por ejemplo, la diferencia en la talla y altura, así como la conformación y anatomía de la madera. Se ha encontrado relaciones que indican que el flujo de savia y uso de agua de las plantas está relacionado a la anatomía de la madera, principalmente al tamaño de los vasos conductores de agua y al área de conducción radial del tallo (Wheeler y Baas, 1993; Kotowska *et al.* 2021). Sin embargo, de las tres especies analizadas solo se ha determinado que *Olneya* posee un tipo de madera difuso-porosa y alta densidad de madera (Aparecido *et al.*, 2020) y no se cuenta con información del tamaño de los vasos conductores de ninguna especie. Por lo que las diferencias en el flujo de savia en el tallo podrían generar ideas sobre las diferencias anatómicas en el sistema de conducción hidráulica de estas especies.

VI.2. El flujo de savia responde a la humedad del suelo y al ambiente

La variación del flujo de savia en las especies en momentos limitados por agua (días secos) y sin limitaciones (días húmedos) nos da una idea sobre la estrategia de uso de agua y cómo responden a la sequía de las especies (Munson *et al.* 2021). Con los resultados obtenidos (Figura 8, 9 y 10), puede dividirse la respuesta de las plantas en plantas sensibles a la humedad del suelo superficial y plantas que no dependen tanto de la humedad del suelo en este estrato.

En zonas áridas, frecuentemente se encuentran especies que responden a los pulsos de precipitación que son significativos para recargar la humedad del suelo superficial (Noy-Meir, 1973). En otras regiones áridas se han determinado umbrales de precipitación para desencadenar el flujo de savia de árboles, donde se encuentran umbrales de eventos mayores a 20 mm (Zeppel *et al.*, 2008). Sin embargo, los cortos periodos secos de sequía entre lluvias (*dry-spells*) generan baja disponibilidad de agua y una alta demanda evaporativa de la atmósfera que puede causar estrés hídrico en las plantas (Munson *et al.* 2021).

El árbol perennifolio, *Olneya*, presentó una tasa de flujo de savia muy similar al patrón del déficit de presión de vapor de la atmósfera (DPV) y a la radiación fotosintéticamente activa (PAR) durante la estación de crecimiento (Figura 5 y 6). Esto puede ejemplificarse a través de las relaciones lineales, donde se observa que no existe una relación muy estrecha entre el flujo de savia y la humedad del suelo superficial en condiciones de sequía en el suelo (Figura 8), pues existe una pendiente muy baja ($m = 24.1$) (Tabla 3). Por lo que esta especie puede clasificarse como una planta que no depende mucho de la humedad del suelo superficial y está más asociada a la dinámica de la demanda evaporativa de la atmósfera y PAR.

Por otra parte, se encontró que hay una reducción en el flujo de savia en *Ipomoea* (Figura 9) y *Jatropha* (Figura 10) en respuesta a los periodos cortos de sequías (*dry-spells*). Ambas especies son muy sensibles a la humedad en el suelo cuando hay un déficit de humedad en el suelo superficial (Tabla 3, $m = 98.7$ y $m = 92.4$, respectivamente). Esto ejemplifica la importancia de la humedad en estas especies. Si no hay disponibilidad de agua en el suelo superficial, estas plantas se inactivan y se detiene el flujo de savia e intercambio gaseoso hasta el reinicio de los días húmedos. Lo que podría indicar que estas especies se comportan como caducifolias de sequía (Salas-Acosta *et al.* 2022) pues se diferencian de las caducifolias de invierno al desprender sus hojas a pesar de que no existan temperaturas bajas (Pappas *et al.*, 2018).

En cuanto a la escala diaria, *Olneya* alcanza valores de hasta $28 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Figura 9) en días sin limitantes de humedad y alta demanda evaporativa (Figura 9), pero disminuye a valores cercanos a $20 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en días secos. Asimismo, *Ipomoea* y *Jatropha* tienen una tasa de flujo de savia alta, que alcanza los $50 \text{ g cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Figura 9) en días húmedos. Sin

embargo, en días secos la tasa de flujo de savia disminuye casi totalmente. Otro rasgo que comparten las caducifolias es que, en días secos, disminuyen el flujo de savia a valores casi nulos (Figura 9). En una revisión reciente, Gutiérrez-López *et al.*, (2021) analizaron datos de flujo de savia globales y clasificaron el flujo de savia en especies de lento ($0\text{--}50\text{ g cm}^{-2}\text{ h}^{-1}$) y rápido flujo de savia ($50\text{--}130\text{ g cm}^{-2}\text{ h}^{-1}$). Por lo que *Olneya* podría clasificarse con tasas lentas de flujo de savia, mientras que *Ipomoea* y *Jatropha* tienen tasas rápidas en días húmedos.

El aumento del uso de agua de forma paralela a la humedad del suelo superficial observado coincide con otras plantas de ambientes secos con estaciones periódica de sequía (Chirino *et al.*, 2011; Poyatos *et al.*, 2013; Sánchez-Costa *et al.*, 2015). Por ejemplo, en regiones semiáridas con clima Mediterráneo en España, se han encontrado árboles coexistentes (*Quercus ilex*, *Q. agrifolia*, *Q. durata*, *Arbutus unedo* y *Pinus australis*) con diferencias de flujo de savia, en donde cada especie difiere en la capacidad de conducir agua por el tallo. En estos estudios, los árboles pertenecientes al género *Quercus* presentan las menores tasas de flujo de savia (Chirino *et al.*, 2011). Este patrón se repite en sitios con clima semihúmedo con sequías estacionales, como en bosques mixtos de maples (*Acer saccharum*) y robles (*Quercus velutina*) donde el género *Quercus* tuvo tasas de flujo de savia mucho menores que *Acer* (Guillén *et al.*, 2022).

Por el contrario, las plantas que crecen en ambientes húmedos (sin limitantes por humedad) no dependen de la disponibilidad de agua en el suelo en capas superficiales, mientras que la demanda evaporativa de la atmósfera determina la tasa de flujo de savia (Grossiord *et al.*, 2019). Los patrones de flujo de savia observados en las tres especies de árboles del matorral semiárido de Sonora de este estudio muestran una clara respuesta a la disponibilidad de agua en el suelo durante la temporada de crecimiento.

En condiciones húmedas, el déficit de presión de vapor (DPV) y la radiación fotosintéticamente activa (PAR) están asociadas al flujo de savia (Figura 8). Por una parte, la PAR y el flujo de savia de las tres especies tienen una relación lineal positiva con estas variables ambientales (Figura 8, 9 y 10); es decir, el uso de agua de los árboles aumenta conforme hay más radiación solar. La radiación no solo representa una fuente de energía para evaporar agua (Lambers y Oliveira, 2019), sino también promueve la apertura estomática

para la captación de dióxido de carbono y, en consecuencia, las plantas transpiran (Xu y Ma, 2007). Esto puede observarse mejor a escala diaria (Figura 7), pues la intensificación de la radiación solar al amanecer inicia el flujo de savia al promoverse la apertura estomática y la movilización de agua.

Es común observar que el DPV controla el flujo de savia en plantas de zonas áridas (Poyatos *et al.*, 2013; Sánchez-Costa *et al.*, 2015) y húmedas (Tullus *et al.*, 2012). El DPV y el flujo de savia de las especies de estudio mostraron una relación lineal negativa (Figura 8, 9 y 10); es decir, disminuyen el flujo de savia en respuesta al incremento del DPV. Sin embargo, es posible observar que en otros estudios hay una relación positiva entre el DPV y el flujo de savia (Sánchez-Costa *et al.*, 2015). Esto puede deberse a la diferencia en el rango del DPV de este estudio y otros sitios de estudio. En este estudio, se alcanzaron valores de DPV de hasta 4 kPa, en comparación a DPV de hasta 2 kPa (Sánchez-Costa *et al.*, 2015). Esto podría representar una alta demanda evaporativa de la atmósfera y remarcar la importancia de esta variable ambiental como controlador para el flujo de savia. Lo que podría obligar a las plantas a emplear mecanismos para reducir la pérdida excesiva de agua, por lo que conforme aumenta el DPV se disminuye el uso de agua de los árboles.

VI.3. Regulación del uso de agua por mecanismos fisiológicos

Los atributos funcionales relacionados al uso de agua (como flujo de savia, conductancia estomática y potencial hídrico) fueron mayores en días húmedos en comparación a los días secos (Figura 11, 12 y 13). En la especie perennifolia, *Olivea*, no hubo una reducción pronunciada en la conductancia estomática en días secos y húmedos. Pero mostró una disminución importante en el potencial hídrico antes del amanecer y al mediodía; lo que es característico de especies anisohídricas. Mientras que las caducifolias, *Ipomoea* y *Jatropha*, reducen la conductancia estomática a un grado de cierre estomático, y evitan cambios en el potencial hídrico; comportándose como isohídricas.

La conductancia estomática jugó un papel clave en la regulación del transporte de agua y del potencial hídrico (Figura 12). Esto se observa en días donde las plantas reducen su conductancia estomática y por ende se reduce el flujo de savia. Es pertinente destacar que las plantas regulan la apertura estomática para seguir captando CO₂ y modular la pérdida de agua

en las hojas (Wu *et al.*, 2020). Además, los estomas se cierran en respuesta a una alta demanda evaporativa de la atmósfera, utilizando respuestas anticipatorias (*feedforward response*) que consisten en reducir la pérdida de agua en respuesta a una atmósfera seca y evitar estrés hídrico (Lambers y Oliveira, 2019). Por lo que, las plantas caducifolias podrían tener una regulación de la conductancia estomática más fuerte para limitar la pérdida de agua y reducir el flujo de savia en el tallo para evitar la pérdida excesiva de humedad. Por otra parte, la especie perennifolia no tiene fuerte regulación estomática, probablemente debido en parte, a que pueden extraer humedad del suelo profundo, que les permite mantener flujo de savia y una conductancia estomática relativamente constante.

VI.4. Estrategias de resistencia a la sequía

La estrategia de resistencia a la sequía empleada por las especies de estudio difirió entre isohídricas y anisohídrica (Figura 14). Ambas estrategias muestran beneficios y limitaciones para el desarrollo de estas especies en zonas áridas. Una especie isohídrica cierra sus estomas en respuesta a la baja disponibilidad de agua para evitar una disminución en el potencial hídrico, sin embargo, el cierre estomático prolongado podría causar la limitación en la entrada de carbono por los estomas, y causar daños por inanición de carbono pese a “ahorrar” agua (McDowell *et al.*, 2008; McDowell, 2011; McDowell *et al.*, 2011). Mientras que una anisohídrica mantiene abiertos sus estomas para continuar transpirando a pesar de la disminución de humedad en el suelo, lo que podría causar una ruptura de la columna de agua por embolismo, por lo que las plantas anisohídricas requieren de una compensación entre la seguridad y eficiencia de la conducción hidráulica (Silvertown *et al.* 2015); es decir, transportan una tasa mucho menor de agua para asegurar la seguridad hidráulica de no sufrir embolismo.

VI.4.1. *Olneya tesota*

El árbol *Olneya* (palo fierro) es perennifolio y presenta un comportamiento anisohídrico, pues el potencial hídrico disminuye en respuesta a la disminución de agua en el suelo, y no emplea una regulación estomática fuerte, manteniendo valores estables (Figura 11a, d). Es

posible que el mantenimiento de la conductancia estomática en valores bajos y estables pueda originar las tasas bajas de flujo de savia observadas para esta especie.

El flujo de savia se mantuvo durante todo el año, teniendo una tasa de flujo de savia tanto en la estación húmeda como seca. La tendencia de la disminución estacional parece corresponder al patrón de menor disponibilidad de agua en el suelo superficial. Sin embargo, esta especie puede emplear un sistema radicular dimórfico, con raíces profundas que absorben agua almacenada en perfiles de suelo más profundos, y con raíces superficiales que absorben el agua en un perfil de suelo somero (Nilsen *et al.*, 1984; Castellanos *et al.*, 2016). La extracción de agua profunda le permite mantener el flujo de savia en la estación seca (Figura 6a).

Existe evidencia que muestra una coordinación entre el potencial hídrico y el grado de anisohidria, con la absorción de agua a niveles profundos (Ding *et al.*, 2020). Es posible que la disminución en el potencial hídrico que sucede a escala diaria podría estar asociada a la absorción de agua en capas más profundas de suelo. Para esta especie se ha una profundidad de enraizamiento de 1.5 a 2 m, donde tiene raíces activas absorbiendo humedad (Castellanos *et al.*, 2016). Lo que le permitiría mantener la transpiración y el flujo de savia.

VI.4.2. *Ipomoea arborescens*

La especie arbórea *Ipomoea* (palo blanco) es caducifolia y mostró un síndrome isohídrico. Esta planta emplea una fuerte regulación estomática para evitar la pérdida de agua en exceso y, en consecuencia, evita el cambio drástico en el potencial hídrico de sus células (Figura 11b, e). Este comportamiento tiene consecuencias en el flujo de savia de la especie, pues se observó que aumenta solo en condición húmeda y se reduce en condición seca.

Se observó que el Ψ_{md} en días húmedos tiene valores similares al Ψ_{pd} y Ψ_{md} en días secos, que oscilan alrededor de -1.2 MPa (Figura 13). Estos valores se acercan al potencial hídrico al punto de cierre estomático ($\Psi_{pd} = \Psi_{md}$) que arrojó el análisis de hidroescape, que se ubica en -1.4 Mpa (Figura 14). Lo que indica que esta especie podría estar cerca de su rango de operación máximo de potencial hídrico y no puede exceder estos valores porque

podría suceder un daño hidráulico (Li *et al.*, 2019). Por lo que la regulación estomática para evitar pérdidas excesivas de agua es de gran importancia en esta especie.

Esta especie puede sobrevivir a periodos de sequía prolongados, y se ha propuesto que pudiera ser por medio del almacenamiento de agua en el tejido interno del tallo, compuesto por anillos concéntricos de grupos de xilema y floema secundarios y bandas concéntricas de parénquima (Ceja-Romero y Pérez-Olvera, 2016). Esta estrategia podría funcionar para los periodos largos de sequía que la especie se mantiene sin hojas. Sin embargo, para los periodos cortos de sequía durante la estación de crecimiento (durante agosto tardío) se observó poco flujo de savia. Por lo que el uso de agua de esta especie podría estar limitada solo a días húmedos y restringido por un fuerte control estomático para evitar la pérdida excesiva de agua (Figura 6).

VI.4.3. *Jatropha cordata*

El árbol caducifolio *Jatropha* (papelillo) parece poseer un comportamiento isohídrico. Al igual que la otra isohídrica, esta planta emplea una fuerte regulación estomática para evitar el cambio en la hidratación de sus tejidos internos y, por lo tanto, en el potencial hídrico (Figura 11c, f). Esta especie aumenta su tasa de flujo de savia en días húmedos, pero disminuye drásticamente en días secos coincidiendo con un alto control estomático. Sin embargo, emplea un mecanismo distinto.

Se encontró que el área de hidroescape de esta especie se posiciona como un intermedio entre la más anisohídrica (*Olneya*) y la más isohídrica (*Ipomoea*). En este estudio se encontró que el Ψ_{md} aumentó en días secos en comparación con los días húmedos (Figura 13c), además, se encontró un patrón inverso en el área de operación del hidroescape, donde el Ψ_{pd} es mayor al Ψ_{md} (Figura 14c). Esto sugiere mecanismos diferentes de compensación de la conductividad hidráulica inmediatamente después del cierre estomático, dado el mantenimiento de las tasas similares en F_d al iniciar las condiciones de limitación en la disponibilidad de agua en el suelo. Se han documentado ajustes osmóticos en raíces, principalmente tetra- y trisacáridos (estaquiosa y rafinosa), en algunas especies del mismo género (*Jatropha curcas*), aumentando la turgencia foliar y radicular (Silva *et al.* 2010;

Winaya y Zainudin, 2020), y la conductividad hidráulica a pesar del cierre estomático conforme disminuye la humedad en el suelo.

Esta especie tiene un tallo con una densidad suave y semi succulento, con capas delgadas que se desprenden del tallo, y por sus altas concentraciones de ácidos fenólicos y flavonoides (Vega-Ruiz *et al.*, 2021). Esta información, sumada a la densidad de madera relativamente baja (0.3 g cm^{-3}) se relacione a que esta especie posea vasos conductores con diámetro alto y pueda conducir altas tasas de flujo de savia.

No hubo una asociación significativa entre el flujo de savia y el DPV (Figura 8e). Esto puede atribuirse a la cutícula cerosa que cubre las hojas, y que podría funcionar para evitar la pérdida excesiva de agua en condiciones de alta demanda evaporativa de la atmósfera y sequía en el suelo.

VI.5. Coexistencia y segregación de nichos en zonas áridas y semiáridas

En zonas áridas, es común que el flujo de savia y la actividad fotosintética y conductancia estomática, estén restringidos a la estación húmeda (Pataki *et al.*, 2000; Zha *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2018). El flujo de savia en las especies isohídricas (*Ipomoea* y *Jatropha*) mostró una su respuesta clara a los pulsos de precipitación, similar a lo propuesto para especies en ecosistemas áridos (Noy-Meir, 1973) El acoplamiento existente entre el flujo de savia y la humedad en el suelo superficial en días secos (Figura 8) y la fuerte regulación estomática para evitar disminuciones en el estado hídrico de la planta y su potencial hídrico nos dan ideas de las estrategias usadas. En otro estudio se observó que las plantas emplean fuertes controles estomáticos para evitar embolismos en el xilema y mantenerse capaces de responder rápidamente a los pulsos de lluvia (Plaut *et al.*, 2013).

Por otro lado, el flujo de savia de la especie anisohídrica (*Olneya*) está desacoplado de los eventos de precipitación y la humedad del suelo superficial en días secos y húmedos (Figura 8), lo que sugiere que tiene acceso a la absorción de agua a un perfil más profundo (Zeppel *et al.*, 2008). Previamente se ha documentado evidencia de absorción de humedad profunda por raíces de *Olneya* (Castellanos *et al.*, 2016). Esta adaptación se considera selectiva para el desarrollo en zonas áridas, debido a que la especie se desacopla de los

eventos de lluvia y permite el uso de agua almacenada a mayor profundidad en el perfil de suelo. La estrategia les permite funcionar y lograr sobrevivir a periodos prolongados de sequía.

La alta tasa de flujo de savia observada al inicio de la temporada de lluvias podría ser de significancia para el crecimiento de las plantas. Hay una relación entre el crecimiento y el flujo de savia, ya que el movimiento de agua arrastra consigo nutrientes esenciales para el crecimiento, especialmente nitratos, del suelo a las hojas (Tullus *et al.*, 2012). Lo que promueve el intercambio gaseoso de CO₂ y agua en las hojas (Wullschleger *et al.*, 1998). Por lo que los patrones de flujo de savia podría ser un indicador del momento en el que comienza la temporada de crecimiento en respuesta al aumento de humedad en el suelo.

Es importante destacar los periodos de sequía entre cada pulso de precipitación (Figura 5b). Entre estos, destacan los periodos de sequías cortas que sucedieron principalmente en los meses de agosto y septiembre. Estas condiciones variables de humedad en el suelo y DPV pueden provocar estrés en las plantas (Munson *et al.*, 2021), especialmente en las isohídricas. Estas condiciones podrían inducir el cierre de estomas y, por ende, limitar la asimilación de CO₂ (Martínez- Vilalta *et al.*, 2014). Lo que representaría estrés con consecuencias letales para las plantas debido a que se provoca la posibilidad de sufrir daños por la inanición de carbono (McDowell *et al.*, 2008).

En la vegetación del Desierto Sonorense, encontramos la existencia de distintas estrategias de uso de agua en árboles coexistentes, dadas las diferentes estrategias de respuesta a variables ambientales en el tiempo y sus condiciones limitantes. Algo similar ha sido documentado para especies en otros ecosistemas (Bovard *et al.*, 2005; Zeppel *et al.*, 2008; Wu *et al.*, 2018; Yan *et al.*, 2018). Esto puede explicarse por medio de la hipótesis de segregación de nicho hidrológico (Silvertown *et al.*, 2015), que menciona que plantas coexistentes pueden obtener y usar agua debido a diferencias morfológicas y funcionales, lo que permite a las plantas coexistentes extraer y utilizar agua en nichos espacial- y temporalmente distintos (Rodríguez-Robles *et al.*, 2020).

Por ejemplo, las diferencias en conductancia estomática y potencial hídrico nos dan idea de la posición de las especies en el continuo de regulación estomática del transporte de agua y tolerancia a la sequía (Meinzer *et al.*, 2016; Fu y Meinzer, 2018; Álvarez-Mandini *et*

al., 2021). El comportamiento de *Olneya* (con un área de hidroescape de 4.97 MPa²) se posiciona como una especie anisohídrica (Figura 14), lo que significa que tiene poca regulación estomática y puede disminuir su Ψ en gran medida, similar al compararlo con otras anisohídricas de otros estudios (Meinzer *et al.*, 2016).

Mientras que *Ipomoea* y *Jatropha* (con área de hidroescape de 0.8 MPa² y 1.3 MPa², respectivamente) pueden clasificarse como isohídricas, con una regulación estricta de la dinámica de apertura y cierre de estomas para evitar la pérdida excesiva de agua. Este comportamiento se refleja en la respuesta de reducción drástica en su flujo de savia (Figura 6), aún durante cortos periodos de sequía.

La larga temporada de sequía del Desierto Sonorense representa condiciones de estrés hídrico prolongado para las especies de estudio. Estudios previos muestran que la densidad de flujo de savia en el tallo disminuye en la temporada de frío y estaciones de sequía, al disminuir la conductancia estomática y la fotosíntesis (Lapa *et al.*, 2017). Por una parte, las especies caducifolias (*Ipomoea* y *Jatropha*) escapan a la sequía con mecanismos de reducción total de la masa foliar. La pérdida de hojas elimina la superficie de transpiración, sin embargo, también limita el periodo de actividad fotosintética a la temporada de crecimiento en el año (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019; Castellanos *et al.*, 2022).

En cambio, la especie perennifolia (*Olneya*) tiene poca regulación estomática durante la transpiración (anisohídrica) y tasas relativamente bajas de flujo de savia. En la temporada de sequía podría emplear distintos mecanismos para evitar el daño por el estrés hídrico. Evidencia previa demuestra que esta especie puede limitar el intercambio gaseoso (y por lo tanto la pérdida de agua) al reducir la cantidad de hojas que soporta por rama (reducción de índice del área foliar) (Hinojo-Hinojo *et al.*, 2019). Además, se ha registrado que puede extraer humedad de perfiles de suelo de hasta 2 m de profundidad (Castellanos *et al.*, 2016).

El comportamiento de *Olneya* con su sistema radicular bi-modal es similar con el de especies freatofitas del mundo. Por ejemplo, se ha observado que el mezquite (*Prosopis velutina*) permanece activo en la estación más seca del año, debido a que presenta flujos de agua, energía y carbono (Scott *et al.*, 2004). En otras freatofitas de zonas semiáridas de Australia, como *Eucalyptus parramattensis*, se observó que el flujo de savia está desacoplado de la humedad superficial (Zeppel *et al.*, 2008) y se atribuyó a la absorción de agua de capas

profundas. En conjunto, estos mecanismos permiten mantener tasas de flujo de savia relativamente bajas, sin perder la totalidad de sus hojas y así reducir el estrés hídrico en temporada de sequías.

La caracterización y generación de información sobre aspectos ecohidrológicos en especies de regiones con climas áridos y semiáridos, como por ejemplo el patrón y la tasa de flujo de savia, así como la interacción con del flujo de savia con el clima, es importante debido a que son de las regiones menos estudiadas a lo largo del mundo y estas regiones son un hueco en la información sobre los patrones globales del flujo de savia y otros atributos funcionales (Poyatos *et al.*, 2021; Gao *et al.*, 2022).

VII. CONCLUSIONES

En este estudio se analizó la dinámica diurna y estacional de la densidad de flujo de savia en tres especies de árboles en un ecotono entre el matorral desértico y el matorral subtropical dentro del Desierto de Sonora (*Olneya tesota*, *Ipomoea arborescens* y *Jatropha cordata*) agrupadas en distintos tipos funcionales, y con respuestas a las variables ambientales. En este sistema, se analizaron atributos funcionales para conocer estrategias de uso de agua relacionadas a la resistencia a la sequía de las plantas

En lo que respecta a la especie perennifolia, *Olneya tesota* (palo fierro) observamos que mantiene una densidad de flujo de savia (F_d) con poca variabilidad y que no depende de la humedad del suelo superficial a 10 cm. Se observó que el DPV ejerce un control negativo en el flujo de savia, mientras que la PAR promovió el flujo de savia en condiciones húmedas. Asimismo, durante la temporada de crecimiento tuvo una conductancia estomática (g_s) poco variable. El comportamiento de esta especie se clasificó como anisohídrico, pues hubo una variación alta del potencial hídrico al amanecer y al mediodía y, al mismo tiempo un área de hidroescape con un alto rango de operación.

Por otra parte, *Ipomoea arborescens* (palo santo) mostró una F_d muy variable, donde los valores más bajos sucedieron durante los periodos de sequía entre lluvias. Esta especie es muy sensible a la humedad del suelo superficial cuando está en déficit hídrico, mientras que el DPV y el PAR ejercieron un gran control sobre el flujo de savia cuando hay condición de humedad. Durante la temporada de crecimiento, la g_s varió considerablemente demostrando un fuerte control estomático para evitar la disminución del potencial hídrico en esta especie. Por este comportamiento, esta especie se clasificó como isohídrica con un área de operación muy baja.

Por último, *Jatropha cordata* (papelillo) tuvo una F_d que se mantuvo relativamente alta y variable, sin embargo, el flujo de savia alcanzó valores casi nulos durante los periodos de sequía entre lluvias. El flujo de savia estuvo muy asociado a la humedad del suelo en días de sequía, pero tuvo muy baja asociación a los días de humedad. Por otra parte, el flujo de savia en condiciones de humedad respondió fuertemente a la PAR. Mientras que no hubo una asociación significativa entre el flujo de savia y el DPV. Al igual que la otra especie

caducifolia e isohídrica, la g_s se reguló fuertemente en respuesta a la humedad del suelo para evitar la pérdida excesiva de agua y el cambio en el potencial hídrico. Esta especie se identificó como una isohídrica, con un rango de operación ligeramente intermedio entre las tres especies.

En conclusión, los árboles más sensibles a la sequía son *I. arborescens* (Palo santo) y *J. cordata* (Papelillo), debido a que transportan mayores cantidades de agua por el tallo, pero regulan rápidamente este transporte cuando la humedad del suelo somera es baja, por lo tanto, muestra un comportamiento marcadamente isohídrico.

Por otro lado, la especie menos vulnerable podría ser el *O. tesota* (Palo fierro), debido a las tasas de transporte de agua menores y al comportamiento anisohídrico. Sin embargo, una desventaja es la apertura prolongada de estomas durante una sequía podría romper la columna de agua en el xilema y producir embolismos. Aunque las especies de madera densa y con pequeños vasos conductores son menos vulnerables a la cavitación.

En resumen, no hay una estrategia única para sobrevivir en zonas áridas. Las tres especies emplean diferentes estrategias en el uso de agua que podrían estar relacionadas con una división del nicho hidrológico. Los mecanismos de esta división podría ser una diferencia en la profundidad de las raíces, distinta temporalidad de absorción de agua y distinta respuesta de los estomas en las hojas al DPV y humedad del suelo. Estos son importantes para la estimación confiable del balance hídrico en ecosistemas áridos, pues se toma en cuenta los mecanismos fisiológicos de las especies más representativas en este ecosistema con especies mixtas del matorral desértico y subtropical.

VIII. RECOMENDACIONES

- Medir atributos para escalar el flujo de savia a uso de agua de la vegetación (o transpiración). Entre los atributos más usados, se encuentra el diámetro a la altura de pecho (DBH), área foliar, mediciones de albura. Cuando la albura no se distingue, se puede teñir el área conductora con colorantes. Estas mediciones son precisas para escalar las mediciones a nivel *stand* o rodal forestal.
- Escalar los datos de densidad de flujo de savia (F_d ; en $\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a flujo de savia en todo el árbol (E ; g h^{-1}). Se asume que los puntos de medición representan la variación tangencial de flujo de savia en el tallo. Usando la ecuación $E = F_d * S_A$, donde se usará F_d (flujo vertical) y el área conductiva de agua, o área de albura (S_A) (área horizontal) (Phillips *et al.*, 1996; Edwards *et al.*, 1997).
- Realizar mediciones de potencial hídricos durante un periodo de tiempo más prolongado. Por ejemplo, en este estudio se realizaron mediciones solo en la temporada de crecimiento (agosto, septiembre y octubre) y faltaron puntos de medición en temporadas donde las especies estuvieran más estresadas por el déficit hídrico.
- Por otro lado, y si es posible, se recomienda hacer experimentos de sequía inducida (por exclusión de precipitación u otros métodos) para conocer el punto de estrés hídrico mayor.

IX. LITERATURA CITADA

- Acuña-Acosta, D.M., A.E. Castellanos-Villegas, J.M. Llano-Sotelo y J.R. Romo-León. 2021. Respuestas de los atributos fotosintéticos y estequiométricos a la aridez en las especies y tipos funcionales de dos comunidades del Desierto Sonorense. *Botanical Sciences* 99(2): 257–278. doi:10.17129/BOTSCI.2708.
- Allen, R.G., L.S. Pereira, D. Raes y M. Smith. 2006. Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Álvarez-Maldini, C., M. Acevedo y M. Pinto 2021. Hydroscales: A useful metric for distinguishing iso-/anisohydric behavior in almond cultivars. *Plants* 10(6):1-10. doi:10.3390/plants10061249.
- Anderegg, W.R.L. 2015. Spatial and temporal variation in plant hydraulic traits and their relevance for climate change impacts on vegetation. *New Phytologist* 205(3):1008-1014. doi:10.1111/nph.12907.
- Aparecido, L.M.T., S. Woo, C. Suazo, K.R. Hultine, y B. Blonder. 2020. High water use in desert plants exposed to extreme heat. *Ecology Letters* 23(8):1189-1200. doi:10.1111/ele.13516.
- Austin, A.T., L. Yahdjian, J.M. Stark, J. Belnap, A. Porporato, U. Norton, D.A. Ravetta y S.M. Schaeffer. 2004. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141(2): 221–235. doi:10.1007/s00442-004-1519-1.
- Benson, A.R., A.K. Koeser y J. Morgenroth. 2019. Estimating conductive sapwood area in diffuse and ring porous trees with electronic resistance tomography. *Tree Physiology* 39(3): 484–494. doi:10.1093/treephys/tpy092.
- Bovard, B.D., P.S. Curtis, C.S. Vogel, H.B. Su y H.P. Schmid. 2005. Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiology* 25(1): 31–38. doi:10.1093/treephys/25.1.31.
- Brito-Castillo, L., M.A. Crimmins y S. Díaz. 2010. Clima. En: F.E. Molina-Freaner, y T.R. Van-Devender (Eds.), *Diversidad Biológica de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 73 – 96 pp.
- Buckley, T.N. 2019. How do stomata respond to water status?. *New Phytologist* 224(1): 21–36. doi:10.1111/nph.15899.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner, D.A. White y C.K. Ong. 2001. Tree roots: conduits for deep recharge of soil water. *Oecologia* 126: 158–165.
- Bush, S.E., K.R. Hultine, J.S. Sperry y J.R. Ehleringer. 2010. Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring- and diffuse-porous trees. *Tree Physiology* 30(12): 1545–1554. doi:10.1093/treephys/tpq096.
- Castellanos, A.E. 1992. Ecología, utilización y conservación de las comunidades vegetales en el estado de Sonora: un análisis. En: J.L. Moreno (Ed.), *Los Recursos Naturales del Estado de Sonora*. Editorial del Colegio de Sonora. Sonora, México. 25–37 pp.

- Castellanos-Villegas, A.E., L.C. Bravo, G.W. Koch, J. Llano, D. López, R. Méndez, J.C. Rodríguez, R. Romo, T.D. Sisk, y G. Yanes. 2010. Impactos ecológicos por el uso del terreno en el funcionamiento de ecosistemas áridos y semiáridos. En: F.E. Molina-Freaner, y T.R. Van-Devender (Eds.), *Diversidad Biológica de Sonora*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 157–186 pp.
- Castellanos, A.E., H. Celaya-Michel, J.C. Rodríguez y B.P. Wilcox. 2016. Ecohydrological changes in semiarid ecosystems transformed from shrubland to buffelgrass savanna. *Ecohydrology* 9(8): 1663–1674. doi:10.1002/eco.1756.
- Castellanos, A.E., C. Hinojo- Hinojo, J.C. Rodríguez, J.R. Romo- Leon, B.P. Wilcox, J.A. Biederman y J. Peñuelas. 2022. Plant functional diversity influences water and carbon fluxes and their use efficiencies in native and disturbed dryland ecosystems. *Ecohydrology* 15(5): 1–15. doi:10.1002/eco.2415.
- Ceja-Romero, J. y C.P. Pérez-Olvera. 2016. Anatomía de la madera de las especies arbóreas de *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Madera y Bosques* 16(3): 61–73. doi:10.21829/myb.2010.1631167.
- Celaya-Michel, H.C., F.G. Oliva, J.C. Rodríguez y A.E. Castellanos-Villegas. 2015. Cambios en el almacenamiento de nitrógeno y agua en el suelo de un matorral desértico transformado a sabana de zacate buffel (*Pennisetum ciliare* (L.) Link). *Terra Latinoamericana* 33(1): 1–16.
- Čermák, J., J. Kučera y N. Nadezhdina. 2004. Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees* 18(5): 529–546. doi:10.1007/s00468-004-0339-6.
- Chirino, E., J. Bellot., y J.R. Sánchez. 2011. Daily sap flow rate as an indicator of drought avoidance mechanisms in five Mediterranean perennial species in semi-arid southeastern Spain. *Trees* 25(4): 593–606. doi:10.1007/s00468-010-0536-4.
- Cramer, M.D., H.-J. Hawkins., y G.A. Verboom. 2009. The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia* 161(1): 15–24. doi:10.1007/s00442-009-1364-3.
- Davis, T.W., C.-M. Kuo., X. Liang., y P.-S. Yu. 2012. Sap Flow Sensors: Construction, Quality Control and Comparison. *Sensors* 12 (1): 954–971. doi:10.3390/s120100954.
- Delzon, S. 2015. New insight into leaf drought tolerance. *Functional Ecology* 29 (10): 1247–1249. doi.org/10.1111/1365-2435.12500
- Dimmit M.A. 2015. Plant ecology of the Sonoran Desert Region. En: Dimmit MA, Comus PW, Brewer LM (Eds.), *A natural history of the Sonoran Desert*. Arizona-Sonora Desert Museum Press, California, pp. 139 – 156.
- Ding, Y., Y. Nie., K. Wang., y J. Querejeta I. 2020. Water uptake depth is coordinated with leaf water potential, water-use efficiency and drought vulnerability in karst vegetation. *New Phytologist* 229 (3): 1339–1353. doi:10.1111/nph.16971.
- Edwards, W.R.N., P. Becker., y J. Čermák. 1997. A unified nomenclature for sap flow measurements. *Tree Physiology* 17(1): 65–67. doi:10.1093/treephys/17.1.65.

- Ezcurra, E., E. Mellink, E. Wehncke, C. González, S. Morrison, A. Warren, D. Gent y P. Driessen. 2006. Natural history and evolution of the world's deserts. En: Ezcurra, E. (Ed.), *Global Deserts Outlook*. United Nations Environment Programme. Kenya, Nairobi
- Fisher, J.B., D.D. Baldocchi., L. Misson., T.E. Dawson., y A.H. Goldstein. 2007. What the towers don't see at night: nocturnal sap flow in trees and shrubs at two AmeriFlux sites in California. *Tree Physiology* 27 (4): 597–610. doi:10.1093/treephys/27.4.597.
- Flexas, J., y H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89 (2): 183–189. doi:10.1093/aob/mcf027.
- Flo, V., J. Martínez- Vilalta., M. Mencuccini., V. Granda., W.R.L. Anderegg., y R. Poyatos. 2021. Climate and functional traits jointly mediate tree water- use strategies. *New Phytologist* 231 (2): 617–630. doi:10.1111/nph.17404.
- Fravolini, A., K.R. Hultine., E. Brugnoli., R. Gazal., N.B. English., y D.G. Williams. 2005. Precipitation pulse use by an invasive woody legume: the role of soil texture and pulse size. *Oecologia* 144 (4): 618–627. doi:10.1007/s00442-005-0078-4.
- Fu, X., y F.C. Meinzer. 2019. Metrics and proxies for stringency of regulation of plant water status (iso/anisohydry): a global data set reveals coordination and trade-offs among water transport traits. *Tree Physiology* 39 (1): 122–134. doi:10.1093/treephys/tpy087.
- Gao, G., D. Wang., T. Zha., L. Wang., y B. Fu. 2022. A global synthesis of transpiration rate and evapotranspiration partitioning in the shrub ecosystems. *Journal of Hydrology* 606 (127417): 1–13. doi:10.1016/j.jhydrol.2021.127417.
- González-Medrano, F. 2012. Climatología de las zonas áridas y semiáridas. 9–26 p. En: González-Medrano, F. (Ed.), *Las Zonas Áridas y Semiáridas de México y su Vegetación*. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, Distrito Federal.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences Forestières* 42 (2): 193–200.
- Granier, A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3 (4): 309–320. doi:10.1093/treephys/3.4.309.
- Grossiord, C., B. Christoffersen., A.M. Alonso-Rodríguez., K. Anderson-Teixeira., H. Asbjornsen., L.M.T. Aparecido., Z. Carter Berry., C. Baraloto., D. Bonal., I. Borrego., B. Burban., J.Q. Chambers., D.S. Christianson., M. Detto., B. Faybishenko., C.G. Fontes., C. Fortunel., B.O. Gimenez., K.J. Jardine., L. Kueppers., G.R. Miller., G.W. Moore., R. Negron-Juarez., C. Stahl., N.G. Swenson., V. Trotsiuk., C. Varadharajan., J.M. Warren., B.T. Wolfe., L. Wei., T.E. Wood., C. Xu., y N.G. McDowell. 2019. Precipitation mediates sap flux sensitivity to evaporative demand in the neotropics. *Oecologia* 191 (3): 519–530. doi:10.1007/s00442-019-04513-x.
- Guillén, L.A., E. Brzostek., B. McNeil., N. Raczka., B. Casey., y N. Zegre. 2022. Sap flow velocities of *Acer saccharum* and *Quercus velutina* during drought: Insights and implications from a throughfall exclusion experiment in West Virginia, USA. *Science of The Total Environment* 850 (158029): 1–14. doi:10.1016/j.scitotenv.2022.158029.

- Gutiérrez López, J., T. Pypker., J. Licata., S.S.O. Burgess., y H. Asbjornsen. 2021. Maximum heat ratio: bi-directional method for fast and slow sap flow measurements. *Plant and Soil* 469 (2): 503–523. doi:10.1007/s11104-021-05066-w.
- Hammond, W.M., A.P. Williams., J.T. Abatzoglou., H.D. Adams., T. Klein., R. López., C. Sáenz-Romero., H. Hartmann., D.D. Breshears., y C.D. Allen. 2022. Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nature Communications* 13(1): 1761. doi:10.1038/s41467-022-29289-2.
- Hinojo-Hinojo, C., A.E. Castellanos., T. Huxman., J.C. Rodriguez., R. Vargas., J.R. Romo-León., y J.A. Biederman. 2019. Native shrubland and managed buffelgrass savanna in drylands: Implications for ecosystem carbon and water fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology* 268 269–278. doi:10.1016/j.agrformet.2019.01.030.
- Hunt, M.A., y C.L. Beadle. 1998. Whole-tree transpiration and water-use partitioning between *Eucalyptus nitens* and *Acacia dealbata* weeds in a short-rotation plantation in northeastern Tasmania. *Tree Physiology* 18(8–9): 557–563. doi:10.1093/treephys/18.8-9.557.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística y Geografía]. 2015. Guía para la interpretación de cartografía: Uso del suelo y vegetación. serie V. Ciudad de México, México.
- IPCC. 2021. Technical summary. En: Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu y B. Zhou (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido y Nueva York, Nueva York, Estados Unidos de América, pp. 33–144.
- Johnson, D.M., R. Wortemann., K.A. McCulloh., L. Jordan-Meille., E. Ward., J.M. Warren., S. Palmroth., y J.-C. Domec. 2016. A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiology* 36(8): 983–993. doi:10.1093/treephys/tpw031.
- Kotowska, M.M., R.M. Link., A. Röhl., D. Hertel., D. Hölscher., P.-A. Waite., G. Moser., A. Tjoa., C. Leuschner., y B. Schuldt. 2021. Effects of wood hydraulic properties on water use and productivity of tropical rainforest trees. *Frontiers in Forests and Global Change* 3: . doi:10.3389/ffgc.2020.598759.
- Lambers, H., y R.S. Oliveira. 2019. *Plant Physiological Ecology*. Springer International Publishing. Cham.
- Lapa, G., F. Morandini., y L. Ferrat. 2017. Sap flow and photosynthetic response to climate and drought of *Pinus nigra* in a Mediterranean natural forest. *Trees* 31(5): 1711–1721. doi:10.1007/s00468-017-1580-0.
- Leite, P.A.M., A.E. Castellanos, B.P. Wilcox, M. Vega-Puga, E. Martínez-Núñez, S. Dennis, S. Choza y D.M. Acuña-Acosta. 2022. Contrasting effects of native and exotic vegetation on soil infiltrability in the Sonoran Desert. *Science of the Total Environment* 852. doi:10.1016/j.scitotenv.2022.158544

- Lu, P., L. Urban y P. Zhao. 2004. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice. *Acta Botanica Sinica* 46 (6): 631–646.
- Márquez-Guzmán, J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana. 2013. Relaciones Hídricas. En: Márquez-Guzmán, J., M. Collazo-Ortega, M. Martínez-Gordillo, A. Orozco-Segovia y S. Vázquez-Santana (Eds.), *Biología de angiospermas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246–264 pp.
- Martínez- Vilalta, J., R. Poyatos., D. Aguadé., J. Retana., y M. Mencuccini. 2014. A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist* 204(1): 105–115. doi:10.1111/nph.12912.
- McCulloh, K.A., J. Domec., D.M. Johnson., D.D. Smith., y F.C. Meinzer. 2019. A dynamic yet vulnerable pipeline: Integration and coordination of hydraulic traits across whole plants. *Plant, Cell & Environment* 42(10): 2789–2807. doi:10.1111/pce.13607.
- McDowell, N.G., S. White., y W.T. Pockman. 2008. Transpiration and stomatal conductance across a steep climate gradient in the southern Rocky Mountains. *Ecohydrology* 1(3): 193–204. doi:10.1002/eco.20.
- McDowell, N.G. 2011. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology* 155(3): 1051–1059. doi:10.1104/pp.110.170704.
- McDowell, N.G., D.J. Beerling., D.D. Breshears., R.A. Fisher., K.F. Raffa., y M. Stitt. 2011. The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends in Ecology & Evolution* 26(10): 523–532. doi:10.1016/j.tree.2011.06.003.
- Meinzer, F.C., D.R. Woodruff., D.E. Marias., K.A. McCulloh., y S. Sevanto. 2014. Dynamics of leaf water relations components in co-occurring iso- and anisohydric conifer species: Dynamics of leaf water relations components. *Plant, Cell & Environment* 37(11): 2577–2586. doi:10.1111/pce.12327.
- Meinzer, F.C., D.R. Woodruff., D.E. Marias., D.D. Smith., K.A. McCulloh., A.R. Howard., y A.L. Magedman. 2016. Mapping “hydroscares” along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters* 19(11): 1343–1352. doi:10.1111/ele.12670.
- Munson, S.M., J.B. Bradford., y K.R. Hultine. 2021. An integrative ecological drought framework to span plant stress to ecosystem transformation. *Ecosystems* 24(4): 739–754. doi:10.1007/s10021-020-00555-y.
- Nadezhkina, N., R. Plichta., V. Nadezhdin., R. Gebauer., R. Jupa., H. Habrova., y P. Madera. 2015. A comparative structural and functional study of leaf traits and sap flow in *Dracaena cinnabari* and *Dracaena draco* seedlings. *Functional Plant Biology* 42(11): 1092. doi:10.1071/FP15079.
- Nilsen, E.T., M.R. Sharifi., y P.W. Rundel. 1984. Comparative water relations of phreatophytes in the Sonoran Desert of California. *Ecology* 65(3): 767–778. doi:10.2307/1938049.

- Nobel P.S. 2009. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. 4ta ed. Academic Press, Oxford.
- Novick, K.A., D.L. Ficklin., D. Baldocchi., K.J. Davis., T.A. Ghezzehei., A.G. Konings., N. MacBean., N. Raoult., R.L. Scott., Y. Shi., B.N. Sulman., y J.D. Wood. 2022. Confronting the water potential information gap. *Nature Geoscience* 15(3): 158–164. doi:10.1038/s41561-022-00909-2.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25–51.
- O'Brien, J.J., S.F. Oberbauer., y D.B. Clark. 2004. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell and Environment* 27(5): 551–567. doi:10.1111/j.1365-3040.2003.01160.x.
- O'Grady, A.P., D. Eamus., y L.B. Hutley. 1999. Transpiration increases during the dry season: patterns of tree water use in eucalypt open-forests of northern Australia. *Tree Physiology* 19(9): 591–597. doi:10.1093/treephys/19.9.591.
- Oliveira, R.S., T.E. Dawson., S.S.O. Burgess., y D.C. Nepstad. 2005. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. *Oecologia* 145(3): 354–363. doi:10.1007/s00442-005-0108-2.
- Pappas, C., A.M. Matheny., J.L. Baltzer., A.G. Barr., T.A. Black., G. Bohrer., M. Detto., J. Maillet., A. Roy., O. Sonnentag., y J. Stephens. 2018. Boreal tree hydrodynamics: asynchronous, diverging, yet complementary. *Tree Physiology* 38(7): 953–964. doi:10.1093/treephys/tpy043.
- Pataki, D.E., R. Oren., y W.K. Smith. 2000. Sap flux of co-occurring species in a western subalpine forest during seasonal drought. *Ecology* 81(9): 2557–2566. doi:10.1890/0012-9658
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz., E. Garnier., S. Lavorel., H. Poorter., P. Jaureguiberry., M.S. Bret-Harte., W.K. Cornwell., J.M. Craine., D.E. Gurvich., C. Urcelay., E.J. Veneklaas., P.B. Reich., L. Poorter., I.J. Wright., P. Ray., L. Enrico., J.G. Pausas., A.C. de Vos., N. Buchmann., G. Funes., F. Quétier., J.G. Hodgson., K. Thompson., H.D. Morgan., H. ter Steege., L. Sack., B. Blonder., P. Poschlod., M.V. Vaieretti., G. Conti., A.C. Staver., S. Aquino., y J.H.C. Cornelissen. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 61(3): 167. doi:10.1071/BT12225.
- Phillips, N., R. Oren y R. Zimmerman. 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring- porous tree species. *Plant, Cell and Environment* 19: 983–990.
- Plaut, J.A., W.D. Wadsworth, R. Pangle, E.A. Yépez, N.G. McDowell y W.T. Pockman. 2013. Reduced transpiration response to precipitation pulses precedes mortality in a piñon–juniper woodland subject to prolonged drought. *New Phytologist* 200(2): 375–387. doi: 10.1111/nph.12392
- Poyatos, R., D. Aguadé., L. Galiano., M. Mencuccini., y J. Martinez-Vilalta. 2013. Drought-induced defoliation and long periods of near-zero gas exchange play a key role in accentuating metabolic decline of Scots pine. *New Phytologist* 200(2): 388–401. doi:10.1111/nph.12278.

Poyatos, R., V. Granda., V. Flo., M.A. Adams., B. Adorján., D. Aguadé., M.P.M. Aida., S. Allen., M.S. Alvarado-Barrientos., K.J. Anderson-Teixeira., L.M. Aparecido., M.A. Arain., I. Aranda., H. Asbjornsen., R. Baxter., E. Beamesderfer., Z.C. Berry., D. Berveiller., B. Blakely., J. Boggs., G. Bohrer., P.V. Bolstad., D. Bonal., R. Bracho., P. Brito., J. Brodeur., F. Casanoves., J. Chave., H. Chen., C. Cisneros., K. Clark., E. Cremonese., H. Dang., J.S. David., T.S. David., N. Delpierre., A.R. Desai., F.C. Do., M. Dohnal., J.-C. Domec., S. Dzikiti., C. Edgar., R. Eichstaedt., T.S. El-Madany., J. Elbers., C.B. Eller., E.S. Euskirchen., B. Ewers., P. Fonti., A. Forner., D.I. Forrester., H.C. Freitas., M. Galvagno., O. Garcia-Tejera., C.P. Ghimire., T.E. Gimeno., J. Grace., A. Granier., A. Griebel., Y. Guangyu., M.B. Gush., P.J. Hanson., N.J. Hasselquist., I. Heinrich., V. Hernandez-Santana., V. Herrmann., T. Hölttä., F. Holwerda., J. Irvine., S. Isarangkool Na Ayutthaya., P.G. Jarvis., H. Jochheim., C.A. Joly., J. Kaplick., H.S. Kim., L. Klemedtsson., H. Kropp., F. Lagergren., P. Lane., P. Lang., A. Lapenas., V. Lechuga., M. Lee., C. Leuschner., J.-M. Limousin., J.C. Linares., M.-L. Linderson., A. Lindroth., P. Llorens., Á. López-Bernal., M.M. Loranty., D. Lüttschwager., C. Macinnis-Ng., I. Maréchaux., T.A. Martin., A. Matheny., N. McDowell., S. McMahon., P. Meir., I. Mészáros., M. Migliavacca., P. Mitchell., M. Mölder., L. Montagnani., G.W. Moore., R. Nakada., F. Niu., R.H. Nolan., R. Norby., K. Novick., W. Oberhuber., N. Obojes., A.C. Oishi., R.S. Oliveira., R. Oren., J.-M. Ourcival., T. Paljakka., O. Perez-Priego., P.L. Peri., R.L. Peters., S. Pfautsch., W.T. Pockman., Y. Preisler., K. Rascher., G. Robinson., H. Rocha., A. Rocheteau., A. Röhl., B.H.P. Rosado., L. Rowland., A.V. Rubtsov., S. Sabaté., Y. Salmon., R.L. Salomón., E. Sánchez-Costa., K.V.R. Schäfer., B. Schuldt., A. Shashkin., C. Stahl., M. Stojanović., J.C. Suárez., G. Sun., J. Szatniewska., F. Tatarinov., M. Tesaf., F.M. Thomas., P. Tor-ngern., J. Urban., F. Valladares., C. van der Tol., I. van Meerveld., A. Varlagin., H. Voigt., J. Warren., C. Werner., W. Werner., G. Wieser., L. Wingate., S. Wullschlegel., K. Yi., R. Zweifel., K. Steppe., M. Mencuccini., y J. Martínez-Vilalta. 2021. Global transpiration data from sap flow measurements: the SAPFLUXNET database. *Earth System Science Data* 13(6): 2607–2649. doi:10.5194/essd-13-2607-2021.

R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>).rst

Red de Herbarios del Noroeste de México. 2022. Búsqueda de taxones, consultado en diciembre de 2022. (<https://herbanwmex.net/portal/>).

Rodríguez-Robles, U., J.T. Arredondo, E. Huber-Sannwald, E.A. Yépez y J.A. Ramos-Leal. Coupled plant traits adapted to wetting/drying cycles of substrates co-define niche multidimensionality. *Plant, Cell and Environment* 43: 2394-2408. doi: 10.1111/pce.13837

Salas-Acosta, E.R., J.L. Andrade., J.A. Perera-Burgos., R. Us-Santamaría., B. Figueroa-Espinoza., J.M. Uuh-Sonda., y E. Cejudo. 2022. Transpiration of a tropical dry deciduous forest in Yucatan, México *Atmosphere* 13(271): 1-13. doi:10.3390/atmos13020271.

Salazar-Tortosa, D., J. Castro., R. Rubio de Casas., B. Viñegla., E.P. Sánchez-Cañete., y P. Villar-Salvador. 2018. Gas exchange at whole plant level shows that a less

- conservative water use is linked to a higher performance in three ecologically distinct pine species. *Environmental Research Letters* 13(4): 1–12. doi:10.1088/1748-9326/aab18f.
- Sánchez-Costa, E., R. Poyatos., y S. Sabaté. 2015. Contrasting growth and water use strategies in four co-occurring Mediterranean tree species revealed by concurrent measurements of sap flow and stem diameter variations. *Agricultural and Forest Meteorology* 207: 24–37. doi:10.1016/j.agrformet.2015.03.012.
- Scott, R.L. E.A. Edwards, W.J. Shuttleworth, T.E. Huxman, C. Watts y D.C. Goodrich. 2004. Interannual and seasonal variation in fluxes of water and carbon dioxide from a riparian Woodland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology* 122: 65-84. doi:10.1016/j.agrformet.2003.09.001
- Shen, Q., G. Gao., B. Fu., y Y. Lü. 2015. Sap flow and water use sources of shelter-belt trees in an arid inland river basin of Northwest China. *Ecohydrology* 8(8): 1446–1458. doi:10.1002/eco.1593.
- Shinozaki, K., K. Yoda., K. Hozumi., y T. Kira. 1964. A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology* 14(4): 133–139.
- Shreve, F. y Wiggins I. 1964. *Vegetation and flora of the Sonoran Desert. Volume One.* Stanford University Press, Stanford, California, 840 pp.
- Silva-Pinheiro, J., L. Lins., F.C. Souza., C.E.M. da Silva., F. de B.P. Moura., L. Endres., y G.C. Justino. 2016. Drought-stress tolerance in three semi-arid species used to recover logged areas. *Brazilian Journal of Botany* 39 (4): 1031–1038. doi:10.1007/s40415-016-0309-4.
- Silvertown, J., Y. Araya., y D. Gowing. 2015. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. *Journal of Ecology* 103(1): 93–108. doi:10.1111/1365-2745.12332.
- Smith, D.M., y S.J. Allen. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany* 47(12): 1833–1844. doi:10.1093/jxb/47.12.1833.
- Speckman, H., B.E. Ewers., y D.P. Beverly. 2020. AquaFlux: Rapid, transparent and replicable analyses of plant transpiration. *Methods in Ecology and Evolution* 11(1): 44–50. doi:10.1111/2041-210X.13309.
- Suzan, H., G.P. Nabhan y D.T. Duncan. 1996. The importance of *Olneya tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* 7(5): 609-762.
- Tullus, A., P. Kupper., A. Sellin., L. Parts., J. Söber., T. Tullus., K. Lõhmus., A. Söber., y H. Tullus. 2012. Climate change at northern latitudes: rising atmospheric humidity decreases transpiration, N-uptake and growth rate of hybrid Aspen. *PLoS ONE* 7(8): 1-11. doi:10.1371/journal.pone.0042648.
- Vandegehuchte, M.W., y K. Steppe. 2013. Sap-flux density measurement methods: working principles and applicability. *Functional Plant Biology* 40(3): 213-223. doi:10.1071/FP12233.

- Vega-Ruiz, Y.C., C. Hayano-Kanashiro., N. Gámez-Meza., y L.A. Medina-Juárez. 2021. Determination of chemical constituents and antioxidant activities of leaves and stems from *Jatropha cinerea* (Ortega) Müll. Arg and *Jatropha cordata* (Ortega) Müll. Arg. *Plants* 10(212): 1–13. doi:10.3390/plants10020212.
- Vega-Puga, M.G., J.R. Romo-León, A.E. Castellanos, R. Castillo-Gámez, J. Garatuza-Payán, G. Ángeles-Pérez. 2022. Uso de imágenes aéreas de alta resolución para la detección de cambios en el almacén de carbono en biomasa aérea en comunidades semiáridas, tras la introducción de la especie exótica *Cenchrus ciliaris*. *Botanical Sciences* 100(1): 1–16. doi:10.17129/botsci.3026
- Vertessy, R.A., T.J. Hatton., P. Reece., S.K. O’Sullivan., y R.G. Benyon. 1997. Estimating stand water use of large mountain ash trees and validation of the sap flow measurement technique. *Tree Physiology* 17(12): 747–756. doi:10.1093/treephys/17.12.747.
- Ward, E.J., J.-C. Domec., J. King., G. Sun., S. McNulty., y A. Noormets. 2017. TRACC: an open source software for processing sap flux data from thermal dissipation probes. *Trees* 31(5): 1737–1742. doi:10.1007/s00468-017-1556-0.
- Wheeler, E.A., y P. Baas. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19(4): 487–498. doi:10.1017/S009483730001410X.
- Williams, A.P., B.I. Cook y J.E. Smerdon. 2022. Rapid intensification of the emerging southwestern North American megadrought in 2020–2021. *Nature Climate Change* 12: 232 – 234.
- Wu, X., Y. Tang., Y. Chen., J. Wen., Y. Xie., y S. Lu. 2018. Sap flow characteristics and responses to summer rainfall for *Pinus tabulaeformis* and *Hippophae rhamnoides* in the Loess hilly region of China. *Ecology and Evolution* 8(1): 617–630. doi:10.1002/ece3.3639.
- Wu, J., S.P. Serbin., K.S. Ely., B.T. Wolfe., L.T. Dickman., C. Grossiord., S.T. Michaletz., A.D. Collins., M. Detto., N.G. McDowell., S.J. Wright., y A. Rogers. 2020. The response of stomatal conductance to seasonal drought in tropical forests. *Global Change Biology* 26(2): 823–839. doi:10.1111/gcb.14820.
- Wullschleger, S.D., F.C. Meinzer., y R.A. Vertessy. 1998. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology* 18(8–9): 499–512. doi:10.1093/treephys/18.8-9.499.
- Xu, H., H. Wang., I.C. Prentice., S.P. Harrison., y I.J. Wright. 2021. Coordination of plant hydraulic and photosynthetic traits: confronting optimality theory with field measurements. *New Phytologist* 232(3): 1286–1296. doi:10.1111/nph.17656.
- Xu, J., y L. Ma. 2007. Relationship between effective solar radiation and sap flow process during an entire growing season in Western Mountains of Beijing. *Forestry Studies in China* 9(4): 251–255. doi:10.1007/s11632-007-0039-6.
- Yan, C., B. Wang., Y. Zhang., X. Zhang., S. Takeuchi., y G. Qiu. 2018. Responses of sap flow of deciduous and conifer trees to soil drying in a Subalpine forest. *Forests* 9(32): 1-15. doi:10.3390/f9010032.

- Yi, K., D. Dragoni., R.P. Phillips., D.T. Roman., y K.A. Novick. 2017. Dynamics of stem water uptake among isohydric and anisohydric species experiencing a severe drought. *Tree Physiology* 37 (10): 1379–1392. doi:10.1093/treephys/tpw126.
- Zeppel, M. 2013. Convergence of tree water use and hydraulic architecture in water- limited regions: a review and synthesis. *Ecohydrology* 6(5): 889–900. doi:10.1002/eco.1377.
- Zeppel, M., C.M.O. Macinnis-Ng., C.R. Ford., y D. Eamus. 2008. The response of sap flow to pulses of rain in a temperate Australian woodland. *Plant and Soil* 305(1–2): 121–130. doi:10.1007/s11104-007-9349-7.
- Zha, T., D. Qian., X. Jia., Y. Bai., Y. Tian., C.P.-A. Bourque., J. Ma., W. Feng., B. Wu., y H. Peltola. 2017. Soil moisture control of sap-flow response to biophysical factors in a desert-shrub species, *Artemisia ordosica*. *Biogeosciences* 14(19): 4533–4544. doi:10.5194/bg-14-4533-2017.
- Zhao, C.Y., J.H. Si., Q. Feng., T.F. Yu., y P.D. Li. 2017. Comparative study of daytime and nighttime sap flow of *Populus euphratica*. *Plant Growth Regulation* 82(2): 353–362. doi:10.1007/s10725-017-0263-6.
- Zhao, X., P. Zhao., L. Zhu., Q. Wang., Y. Hu., B.M. Cranston., J. Kaplick., O. Lei., X. Chen., G. Ni., Q. Ye., y C. Macinnis-Ng. 2021. Exploring the influence of biological traits and environmental drivers on water use variations across contrasting forests. *Forests* 12(2): 1-18. doi:10.3390/f12020161.
- Zúñiga-Tovar, B. y H. Suzán-Azpíri. 2010. Comparative population analysis of desert ironwood (*Olneya tesota*) in the Sonoran Desert. *Journal of Arid Environments* 74 (2): 173–178. doi:10.1016/j.jaridenv.2009.08.004