

EFFECTO DE LA SEQUÍA Y DEFOLIACIÓN EN EL CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS DEL BOSQUE TROPICAL SECO EN EL OCCIDENTE DE MÉXICO

 KAROLINA RIAÑO OSPINA^{1,2*},  MARÍA ALEJANDRA MUÑOZ ARREOLA³,  ITZAEEL MENDOZA CUEVAS^{1,4},
 RAMÓN CUEVAS GUZMÁN¹ Y  SUSANA ZULOAGA-AGUILAR¹

¹ Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Centro Universitario Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.

² Cátedra-Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías

³ Carrera de Ingeniero Agrónomo, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.

⁴ Carrera de Ingeniería en Recursos Naturales y Agropecuarios, Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.

*Autor por correspondencia: krospina@gmail.com

Resumen

Antecedentes: Aunque la sequía y la defoliación incrementan el riesgo de muerte de las plántulas en los bosques tropicales secos, pocos estudios han evaluado la respuesta de las especies forestales con la combinación de estos factores.

Preguntas: ¿Cuál es la estrategia de uso del agua de las plántulas y cómo afecta su crecimiento? ¿Cuál es el impacto de la combinación de Sequía × Defoliación sobre el crecimiento de las especies?

Especies estudiadas: *Guazuma ulmifolia* Lam y *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.

Sitio y año de estudio: Autlán, Jalisco, México, entre octubre del 2021 y febrero del 2022.

Métodos: En invernadero, las plántulas se sometieron a cuatro tratamientos combinados de disponibilidad de agua y defoliación. Se registró la conductancia estomática y el potencial hídrico de la hoja, y se calculó la tasa de crecimiento relativa, biomasa final y asignación de biomasa.

Resultados: *G. ulmifolia* mostró ser anisohídrica, registró mayor crecimiento y fue más afectada por la sequía, mientras que *P. dulce* fue más isohídrica, registró menor crecimiento y la defoliación fue el principal estresor. El impacto de la Sequía × Defoliación fue de sinergia en la tasa de crecimiento relativa en ambas especies.

Conclusión: Independientemente de la estrategia de uso de agua, en las primeras fases de desarrollo, el impacto de la sequía y defoliación se magnificó cuando interactuaron los estresores. La Sequía × Defoliación pueden limitar la regeneración de las especies dentro de los bosques, promoviendo la pérdida de la biodiversidad y el detrimento del funcionamiento de los ecosistemas.

Palabras clave: Conductancia estomática, Efecto aditivo, Efecto antagonístico, Efecto de sinergia, Estrategia de uso de agua, Potencial hídrico foliar.

Abstract

Background: Although drought and defoliation increase the risk of death of the seedlings in tropical dry forests, few studies have evaluated the impact of this combined factors on the response of species.

Questions: What is the seedling water management strategy and how does it affect their growth? How does the combination of drought and defoliation impact the growth of the species?

Studied species: *Guazuma ulmifolia* Lam and *Pithecellobium dulce* (Roxb.) Benth.

Study sites and dates: The study was carried out in Autlán, Jalisco, México, between October 2021 and February 2022.

Methods: In a greenhouse, the seedlings were submitted to four combined water availability and defoliation treatments. The stomatal conductance and leaf water potential were recorded, and the relative growth rate, final biomass, and biomass allocation were calculated.

Results: *G. ulmifolia* showed to be an anisohydric species, registered higher growth, and was the most affected by drought, while *P. dulce* was more isohydric, registered lower growth and defoliation was the main stressor. The synergy between Drought × Defoliation negatively impacted the two species' relative growth rate.

Conclusions: Regardless of the water management strategy, in the early phases of development, the impact of drought and defoliation was magnified when stressors interacted. Therefore, Drought × Defoliation can limit the regeneration of species within forests, promoting the loss of biodiversity and detriment to the functioning of ecosystems.

Keywords: Additive impact, Antagonistic impact, Leaf water potential, Stomatal conductance, Synergistic impact, Water managements.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



El establecimiento y la supervivencia de las plántulas en los ecosistemas forestales, depende en gran medida de cómo superan factores estresantes, como la sequía y la herbivoría, que interactúan al mismo tiempo, pero que son comúnmente estudiados de manera individual (Bansal *et al.* 2013, Anderegg *et al.* 2015). La disminución de la disponibilidad de agua genera detrimento del crecimiento de las plantas (Bansal *et al.* 2013), por lo que éstas continuamente ajustan el intercambio de gases y el transporte de agua a través del xilema, regulando la apertura estomática en la hoja en respuesta a la demanda evapotranspirativa y al contenido de agua en el suelo (Brodribb & McAdam 2011).

La regulación estomática, es una medida del grado en que los estomas restringen la salida de vapor de agua, limitando el ingreso de CO₂ (Nobel 1999), y oscila en un continuo de regulación estomática que va desde el comportamiento conservador de agua (isohídrico) al derrochador de agua (anisohídrico) (Klein 2014). Hay registros de que en condiciones de alta disponibilidad de agua, las especies con estrategias anisohídricas registran mayor productividad de biomasa en comparación con las isohídricas (Attia *et al.* 2015). Frente a la disminución del contenido de agua en el suelo y el aumento de la demanda evapotranspirativa, las especies isohídricas cierran los estomas, conservan el continuo de la columna de agua en el xilema y los potenciales hídricos de la hoja se mantienen en un rango estrecho, reducen la actividad fotosintética, la producción de carbohidratos y la tasa de crecimiento (Anderegg *et al.* 2015). Bajo las mismas condiciones de estrés, la apertura estomática es mayor en las especies anisohídricas, el rango de potencial hídrico es más amplio, lo que permite que sea mayor la tasa de fotosíntesis, registre altas tasas de crecimiento, pero incrementan el riesgo de sufrir embolias por la ruptura del continuo en la columna de agua en el xilema (Klein 2014, Brodribb *et al.* 2020).

Por otro lado, la defoliación por herbivoría, es una perturbación que elimina total o parcialmente la biomasa que fue previamente asignada a un tejido (Bansal *et al.* 2013), y en función de la frecuencia, severidad y parte dañada, puede significar el detrimento sobre el funcionamiento de la planta (Ferraro & Oesterheld 2002, Becklin & Kirkpatrick 2006), que puede en ocasiones llegar a la muerte (Bach 1994). Aunque es un factor estresante, la respuesta en el crecimiento de las plantas también puede ser de tolerancia, a través de la movilización de los carbohidratos a las áreas dañadas, para compensar los efectos de la herbivoría y mantener el funcionamiento ante el factor estresante (Barton & Shiels 2020, Garcia & Eubanks 2019).

Se espera que a nivel del individuo, las plantas bajo estrés por sequía inviertan mayor biomasa subterránea para incrementar la superficie de absorción de agua, mientras que las plantas bajo herbivoría movilicen los carbohidratos no estructurales a los meristemos del tallo para un incremento en el crecimiento aéreo (Barton & Shiels 2020). Sin embargo, poco se ha investigado sobre el efecto de los dos factores estresantes cuando operan en forma simultánea (Anderegg *et al.* 2015, Wisdom *et al.* 2006).

Teóricamente, el impacto de la interacción entre estresores en el funcionamiento de las plantas puede ser aditiva (el efecto de los estresores se suma), antagonista (el impacto es menor a la suma de los efectos), y de sinergia (el impacto combinado de los factores se magnifica más allá de la suma de los impactos individuales) (Bansal *et al.* 2013). Se considera que las interacciones de sinergia son las principales responsables de la pérdida acelerada de la biodiversidad y del funcionamiento de los ecosistemas (Darling *et al.* 2010), y aunque al parecer son menos comunes, en comparación con las interacciones antagonistas y aditivas (Darling & Côté 2008, Tekin *et al.* 2020), existe evidencia, que la interacción entre sequía y herbivoría magnifican el impacto negativo en la respuesta de las plantas (Zhao *et al.* 2008, Geisler *et al.* 2022), incluso con efectos letales (Anderegg *et al.* 2015). Y aunque pocos estudios lo han documentado (Anderegg *et al.* 2015), el efecto de la interacción entre factores estresantes se puede cuantificar al comparar el valor del efecto observado con el efecto aditivo esperado y el intervalo de confianza de la interacción entre los factores (Darling & Côté 2008, Darling *et al.* 2010, Bansal *et al.* 2013).

Los objetivos del presente estudio fueron 1) identificar la estrategia en el uso de agua de plántulas de dos especies forestales del bosque tropical seco, 2) evaluar la variación intra-específica de los parámetros de crecimiento, y 3) determinar el impacto de la interacción del estrés por sequía y la defoliación en el crecimiento de las plántulas. Si existen diferencias en la estrategia del uso del agua entre las especies estudiadas, se esperaría que la especie isohídrica (conservadora) muestre una menor variación en los parámetros del crecimiento en comparación con la especie

anisohídrica (adquisitiva). Si las diferencias en el uso del agua tienen efecto en el crecimiento y la asignación de biomasa de las plántulas, también se espera que el efecto combinado de los factores estresantes sea diferente entre especies.

Materiales y métodos

Sitio de estudio. El experimento se llevó a cabo bajo condiciones semi-controladas en el invernadero del Laboratorio de Eco-fisiología de Plantas (LEFIP), en el Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR) de la Universidad de Guadalajara (UDG), en Autlán de Navarro, Jalisco (19° 77' 47.04" N; -104° 35' 91.45" O a 926 m snm). El invernadero es un túnel de 3 m de ancho por 10 m de largo y 2.5 m de alto, con cubierta de plástico de polietileno blanco lechoso de calibre 720 que proporciona una sombra de 25 %, las paredes, desde el suelo hasta 80 cm de alto, estuvieron forradas con malla antiáfidos. El área que rodea al micro-invernadero corresponde a vegetación cultivada de árboles nativos de la región y algunas especies cultivadas como *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, *Mangifera indica* L., *Cedrela odorata* L. y *Brosimum alicastrum* Sw.

Selección de especies y producción de plántulas. Se colectaron semillas de al menos 10 individuos de *Guazuma ulmifolia* y *Pithecellobium dulce* de poblaciones naturales en el bosque tropical seco del occidente de México, en la localidad de Chamela, municipio de La Huerta, Jalisco, entre abril y junio del 2021. Ambas especies están ampliamente distribuidas en las regiones tropicales de México, son especies de importancia maderable, sus frutos son comestibles, además, *G. ulmifolia* es una especie forrajera y de importancia medicinal (Pennington & Sarukhan 2005). Para cada una de las especies, se sembraron ~100 semillas, en charolas de germinación con sustrato de peat moss permanentemente humedecido, las cuales se colocaron en una cámara de germinación (Percival, GR36VL8, Perry, USA), con una temperatura constante de 25 °C y un fotoperiodo de 12 h, en el LEFIP-CUCSUR-UDG. Treinta días después de la germinación, las plántulas se llevaron al invernadero del LEFIP-CUCSUR-UDG, donde se trasplantaron a bolsas de plástico de 15 × 22 cm, rellenas hasta la mitad con 500 g de suelo de vivero. Todas las plántulas fueron regadas tres veces por semana durante los ocho meses previos al experimento.

Diseño del experimento. Para iniciar el experimento, el 26 de octubre del 2022, se seleccionaron 48 plántulas de *G. ulmifolia* y 50 de *P. dulce*, con una longitud de tallo entre 50 y 90 cm y una edad de ~13 meses. El diseño experimental consistió de dos factores combinados: la disponibilidad de agua y la defoliación. El factor defoliación, tuvo dos niveles, 1) sin defoliación o control (no se podaron las hojas) y 2) defoliación (se podaron el 100 % de las hojas, simulando un único evento de herbivoría foliar severa al inicio del experimento). El factor disponibilidad de agua, consistió de dos niveles, 1) riego o control (250 ml de agua, o 100 % de agua) y 2) sequía (75 ml, o 30 % de agua), este último simuló un evento extremo de sequía para el área de estudio (Lemoine *et al.* 2016). De esta forma, se tuvo un total de cuatro combinaciones: 1) Riego sin defoliación (control), 2) Riego con defoliación, 3) Sequía sin defoliación y 4) Sequía con defoliación. Por especie se asignaron aleatoriamente 12 plántulas a cada combinación, con excepción de *P. dulce* en 2 y 4 que se le asignaron 13 plántulas (Tabla 1).

A lo largo del experimento la frecuencia de riego se disminuyó paulatinamente, sin que se modificara la cantidad de agua empleada, de la siguiente manera: de la semana 1 a la 10 se regaron las plántulas dos veces por semana; de la semana 11 a la 12, se regó una vez por semana; en la semana 13 no se aplicó riego; y finalmente, de la semana 14 a la 17 se regó dos veces por semana, con lo cual el experimento tuvo una duración de 17 semanas, finalizando el 22 de febrero del 2023. Este método de riego favoreció que las plántulas alcanzaran variación en el potencial hídrico de la hoja (Ψ), permitiendo analizar la respuesta de la conductancia estomática (g_s) de una manera más precisa, donde además de considerar la respuesta de las especies a la disminución de agua disponible en el suelo, se tuvo en cuenta la variación de la temperatura y humedad relativa del invernadero a lo largo del estudio, mantenido constante la cantidad de agua asignada en cada tratamiento. Dentro del invernadero se instaló un sensor de temperatura y humedad relativa (Hobo U23-Pro v2, Onset HOBO, Bourne, MA, USA), programado para registrar y almacenar datos cada hora durante el tiempo que duró el experimento.

Tabla 1. Diseño experimental para evaluar el efecto de la combinación entre el factor disponibilidad de agua y el factor defoliación en plántulas de *Guazuma ulmifolia* (Guaulm) y *Pithecellobium dulce* (Pitdul). Entre paréntesis se indica el número de plántulas por combinación. Las plántulas fueron asignadas aleatoriamente a cada combinación.

	Factor disponibilidad de agua		
	Riego (100 % agua)	Sequía (30 % agua)	
Factor defoliación	SinDefoliación (0% poda)	Guaulm (n = 12)	Guaulm (n = 12)
		Pitdul (n = 12)	Pitdul (n = 12)
	Defoliación (100% poda)	Guaulm (n = 12)	Guaulm (n = 12)
		Pitdul (n = 13)	Pitdul (n = 13)

Variables de respuesta. Para identificar la estrategia de uso de agua de las plántulas, se seleccionaron dos hojas completamente desarrolladas y sanas de tres individuos por especie por tratamiento, a las cuales se les evaluó la conductancia estomática ($gs, \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con un porómetro (AP4, DELTA-T DEVICES, Cambridge, UK), que además estima la temperatura y humedad relativa a nivel de la hoja, y el potencial hídrico foliar (Ψ , MPa) con una cámara de Scholander (Model 600, PMS Instrument, Albany, OR, USA). Las curvas de gs en función de Ψ , se generan con diversos valores de Ψ mínimo y gs máximos (Klein 2014), por lo que las mediciones se realizaron en tres tiempos: al final de la semana 8, 11 y 17. Para registrar los valores máximos de gs y mínimos de Ψ , disminuyendo el impacto de las variaciones ambientales diarias, ajenas a los objetivos del estudio, los registros se hicieron entre las 10:00 y las 12:00 h.

Para analizar el efecto de los tratamientos sobre el crecimiento de las plántulas, un día antes de iniciar el experimento, se seleccionaron al azar cinco plántulas por especie, se cosecharon y se secaron para calcular la biomasa inicial ($\text{Biomasa}_{\text{Inicial}}$). Al finalizar el experimento, las 48 plántulas de *G. ulmifolia* y las 50 de *P. dulce* se cosecharon para calcular la biomasa final ($\text{Biomasa}_{\text{Final}}$), la proporción de biomasa asignada a la Raíz/Tallo y la tasa de crecimiento relativa. Tanto la estimación de la biomasa inicial como final de las plántulas, se calculó separando las raíces de la parte aérea de cada plántula, y posteriormente secando las partes separadas a 65°C durante 72 h en una estufa (Binder, Alemania) y se determinó la biomasa seca utilizando una balanza analítica (Sartorius, ENTRIS224I-1S, Goettingen, Alemania). La tasa de crecimiento relativa (TCR, $\text{g g}^{-1} \text{semana}^{-1}$) (Hunt 1990, Perez-Harguindeguy *et al.* 2013) se calculó como (Ecuación 1):

$$TCR = \frac{\ln \text{Biomasa}_{\text{Final}} - \ln \text{Biomasa}_{\text{Inicial}}}{\text{tiempo}_{\text{Final}} - \text{tiempo}_{\text{Inicial}}} \quad (1)$$

Para calcular el efecto de la interacción Sequía×Defoliación sobre las variables de crecimiento de cada especie (Biomasa, Raíz/Tallo y TCR), se empleó el método descrito en Darling & Côté (2008), Darling *et al.* (2010) y Bansal *et al.* (2013), comparando el tamaño del efecto de los valores observados (Obs) de cada variable de crecimiento con el tamaño del efecto aditivo esperado (Esp). Los valores de crecimiento observados se calcularon como el valor absoluto (Ecuación 2):

$$Obs = \frac{x_{S \times D} - \bar{x}_{\text{control}}}{\bar{x}_{\text{control}}} \quad (2)$$

En donde $x_{S \times D}$ es el valor de la variable de crecimiento de cada plántula en el tratamiento Sequía×Defoliación, \bar{x}_{control} es el valor promedio de la variable de crecimiento en el tratamiento sin ningún factor estresante (Riego × Sin Defoliación).

Para calcular el efecto aditivo esperado (Esp), primero se estimó el efecto independiente (Ind_{tto}) del factor estresante por separado ($\text{Ind}_{\text{Sequía} \times \text{SinDefoliación}}$ y $\text{Ind}_{\text{Riego} \times \text{Defoliación}}$) (Ecuación 3):

$$\text{Ind}_{\text{tto}} = \frac{\bar{x}_{\text{tto}} - \bar{x}_{\text{control}}}{\bar{x}_{\text{control}}} \quad (3)$$

Que estima la disminución de la variable de crecimiento en comparación al control, en donde \bar{x}_{tto} es el valor promedio de la variable en el tratamiento con un solo factor estresante (Sequía o Defoliación). Finalmente, se calculó el tamaño del efecto aditivo esperado para la combinación Sequía×Defoliación (Ecuación 4):

$$\text{Esp} = (\text{Ind}_{\text{Sequía} \times \text{SinDefoliación}} + \text{Ind}_{\text{Riego} \times \text{Defoliación}}) - (\text{Ind}_{\text{Sequía} \times \text{SinDefoliación}} \times \text{Ind}_{\text{Riego} \times \text{Defoliación}}) \quad (4)$$

Que estima la disminución de la variable como el efecto combinado de los factores estresantes.

Análisis de datos. Para identificar la estrategia de uso de agua de las especies de estudio, se realizó una curva por especie de gs (Ψ), para cada curva se ajustó la función teórica (Ecuación 5):

$$g_s = \frac{g_{s\text{max}}}{1 + (\Psi / \Psi_{gs50})^3} \quad (5)$$

Se estimó el óptimo fisiológico de potencial hídrico (Ψ_o) y el potencial hídrico de la hoja cuando disminuye el 50 % de gs [$\Psi_{gs(50)}$] (Klein 2014).

Para analizar la variación intra-específica del efecto de los tratamientos de disponibilidad de agua y defoliación sobre las variables de respuesta: biomasa final (Biomasa, g) y proporción de asignación de recurso (Raíz/Tallo), se empleó un modelo lineal de efectos mixtos, donde el efecto fijo fue el tratamiento con cuatro niveles (1-Riego × SinDefoliación; 2-Riego × Defoliación; 3-Sequía × SinDefoliación; 4-Sequía × Defoliación) y como efecto aleatorio, el individuo. Los datos de Biomasa final y la proporción Raíz/Tallo fueron normalizados a través de una transformación con logaritmo natural. La tasa de crecimiento relativa (TCR, g g⁻¹ semana⁻¹), se analizó con pruebas Kruskal-Wallis.

Para determinar por especie si el impacto de la Sequía × Defoliación es aditivo, de sinergia o antagonista, se calculó la diferencia entre el valor Obs – Esp del tratamiento Sequía × Defoliación y los intervalos de confianza al 95%. Cuando el Obs – Esp > 0 y el límite inferior del IC 95 % es mayor que cero, la combinación de Sequía×Defoliación se clasifica como de sinergia, cuando el Obs – Esp < 0 y el límite del IC 95 % es menor que cero, el impacto se clasifica como antagonista, y cuando el IC 95 % cruza la línea de cero el impacto se considera aditivo (Darling *et al.* 2010, Bansal *et al.* 2013). Los análisis estadísticos y cálculos descritos fueron realizados con el software R versión 4.1.2. (R Core Team 2021).

Resultados

Entre octubre del 2021 y febrero del 2022, en el interior del invernadero se registró una temperatura promedio de 20.72 ± 4.61 °C (± DE), una humedad relativa promedio de 66.02 ± 16.28 %, y un déficit de presión de vapor (DPV) promedio de 0.60 ± 0.40 kPa.

A nivel de la hoja, la temperatura promedio fue de 21 °C, con mínima de 19.57 °C y máxima de 23 °C, la humedad relativa promedio fue de 62 %, con mínima de 57.34 % y máxima de 67.16 %, y un déficit de presión de vapor promedio de 0.6 kPa, con mínimo de 0.51 kPa y máximo de 0.73 kPa.

Sensibilidad estomática al potencial hídrico de la hoja. El óptimo fisiológico de potencial hídrico de la hoja (Ψ_o) de las plántulas de *Guazuma ulmifolia* fue de -0.81 MPa, la conductancia estomática disminuyó 50 % cuando el potencial hídrico de la hoja [$\Psi_{gs(50)}$] fue de -1.0 MPa. Por otro lado, el Ψ_o de las plántulas de *Pithecellobium dulce* fue de -0.5 MPa y el $\Psi_{gs(50)}$ fue de -0.69 MPa (Figura 1).

Crecimiento y distribución de biomasa. La tasa de crecimiento relativa (TCR) de *G. ulmifolia* en la combinación de Sequía × Defoliación fue igual a cero y diferente estadísticamente a las otras tres combinaciones ($\chi^2 = 8.58$, GL = 3,

$P < 0.05$) (Figura 2A), mientras que la TCR de *P. dulce* no presentó diferencias significativas entre las cuatro combinaciones ($\chi^2 = 2.89$, GL = 3, $P = 0.40$) (Figura 2B). La biomasa total de *G. ulmifolia* fue menor en la combinación de Sequía×Defoliación y significativamente diferente a las combinaciones Riego × Defoliación y Riego × SinDefoliación ($P < 0.05$) (Tabla 2; Figura 2C). Mientras que *P. dulce* no presentó diferencias significativas en las cuatro combinaciones ($P = 0.11$) (Tabla 2; Figura 2D). La asignación de biomasa (Raíz/Tallo) de *G. ulmifolia*, en las combinaciones de Riego × Defoliación y Riego × SinDefoliación fue mayor a 1, mientras que en Sequía×Defoliación y Sequía×SinDefoliación fue menor de 1 ($P < 0.001$) (Tabla 2; Figura 2E). La proporción Raíz/Tallo en *P. dulce* en Sequía×Defoliación fue diferente significativamente a Riego×Defoliación y Riego×SinDefoliación ($P < 0.05$) (Tabla 2; Figura 2F).

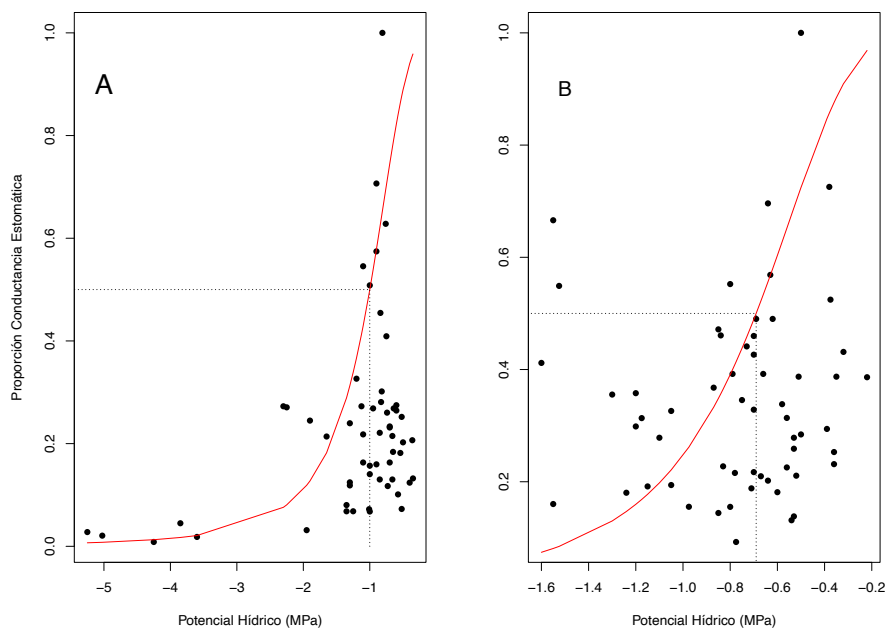


Figura 1. Proporción de la conductancia estomática en función del potencial hídrico de la hoja (Ψ) en plántulas de dos especies forestales del bosque tropical seco: *Guazuma ulmifolia* (A), *Pithecellobium dulce* (B). La curva de la línea roja es la función teórica $g_s = g_{s_{\max}} / 1 + (\Psi / \Psi_{gs50})^3$. La línea punteada negra muestra el valor de Ψ_{gs50} .

El efecto independiente de la sequía y la defoliación. Solo la tasa de crecimiento relativa disminuyó más del 50 % (0.50) como efecto independiente de la sequía o la defoliación. La sequía impactó principalmente la TCR de *G. ulmifolia* (0.57), mientras que la defoliación impactó la TCR de *P. dulce* (0.74) (Tabla 3; Figura 2A y B).

Efecto del estrés combinado de Sequía × Defoliación sobre los parámetros de crecimiento. La sequía y la defoliación demostraron tener un efecto sinérgico negativo en la Tasa de Crecimiento Relativo de las especies estudiadas, lo que resultó en un aumento significativo de su impacto cuando ambos factores estresantes se combinaron (Figura 3A y B). La Biomasa de *G. ulmifolia* y la proporción Raíz/Tallo de *P. dulce* también se vieron afectadas de manera similar. Finalmente, se registró un efecto antagonista en la proporción Raíz/Tallo de *G. ulmifolia* (Figura 3A) y un efecto aditivo en la Biomasa de *P. dulce* (Figura 3B).

Discusión

Estrategias en el uso del agua. La sensibilidad estomática presentada por *Guazuma ulmifolia* ante la disminución del potencial hídrico de la hoja, sugiere que es una especie anisohídrica en comparación con *Pithecellobium dulce* que se comportó como una especie isohídrica. Se ha demostrado que las plántulas anisohídricas crecen más rápido que las iso-

hídricas (Attia *et al.* 2015), tal como se observó en Riego×SinDefoliación (cuando los factores no fueron estresantes) donde la biomasa final y la tasa de crecimiento relativo de *G. ulmifolia* fue 1.9 y 2.6 veces mayor que las de *P. dulce*. Aunque ambas especies son perennifolias, existen diferencias en la morfología de la hoja, que podrían tener un afecto sobre el comportamiento estomático. Por un lado, la hoja de *G. ulmifolia* presenta un denso indumento de pelos estrellados (McVaugh 2001), que podrían incrementar el grosor de la capa limitante adyacente a la hoja (Nobel 1999, Lambers *et al.* 2008), favoreciendo la retención pasiva de partículas de agua. Mientras que *P. dulce* presenta hojas glabras y pulvínulos (Heywood *et al.* 2007), estos últimos podrían estar involucrados en la regulación de la pérdida de agua (Lambers *et al.* 2008). Es posible que exista un acoplamiento entre el espectro de la economía de la hoja (Wright *et al.* 2004) y el continuo iso-anisohídria (Klein 2014), donde *G. ulmifolia*, al ser una especie con una estrategia anisohídrica, podría incurrir en mayor inversión de recursos, lo que derivaría en estructuras foliares para el ahorro de agua en comparación con *P. dulce*, que al ser una especie isohídrica posiblemente desarrolla un tejido foliar de mayor calidad.

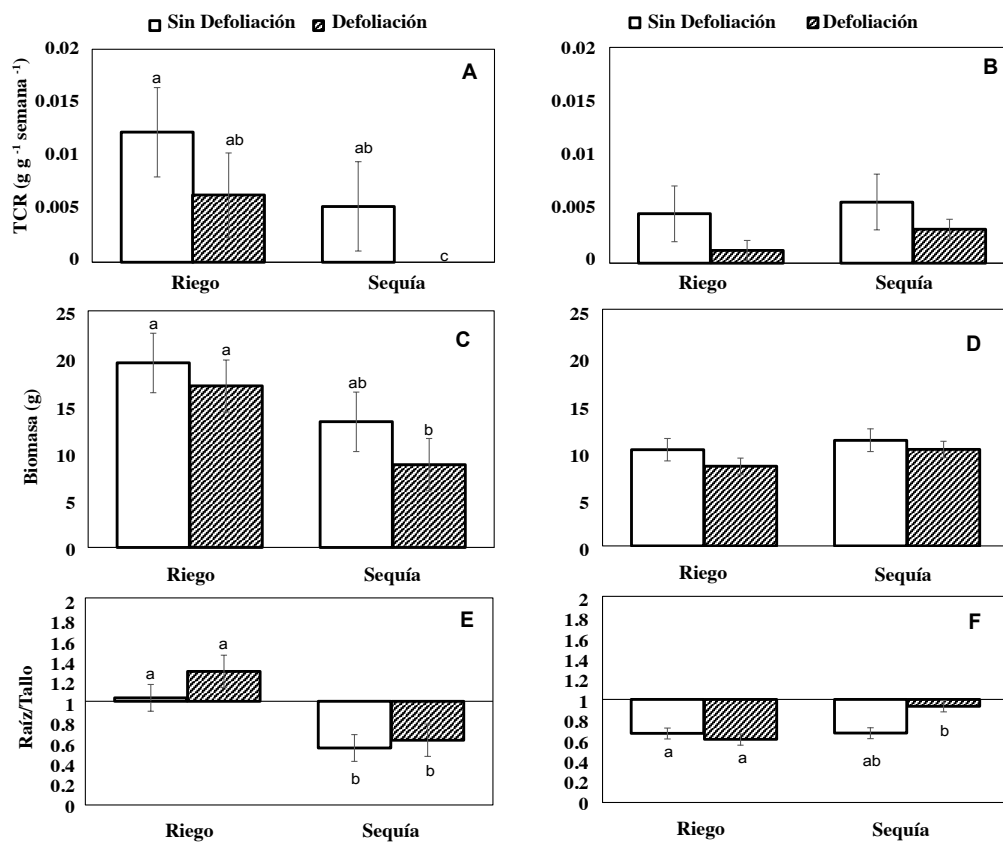


Figura 2. Valor promedio (\pm EE) de la tasa de crecimiento relativa (TCR), biomasa total final (Biomasa) y proporción Raíz-Tallo (Raíz/Tallo), de plántulas de *Guazuma ulmifolia* (A, C, E), y *Pithecellobium dulce* (B, D, F), con dos tratamientos de riego (eje X: Riego versus Sequía), combinados con dos tratamientos de defoliación de la hoja [barras blancas (SinDefoliación), y barras con líneas diagonales (Defoliación)]. Las letras diferentes indican diferencias estadísticas significativas.

Impacto independiente de la perturbación (defoliación) y el estrés (sequía) en el crecimiento. Frente al evento de defoliación severa con riego, la tasa de crecimiento relativo en *P. dulce* (isohídrica) disminuyó 74 % en comparación con el control (Riego×SinDefoliación). Bansal *et al.* (2013) reportaron alta tolerancia a la sequía y alta sensibilidad a la defoliación en una especie de pino, los pinos generalmente tienen un comportamiento isohídrico (Asbjorsen *et al.* 2021), por lo que sugerimos que la alta sensibilidad a la defoliación podría ser un patrón común entre especies isohídricas. Por otro lado, la similitud entre Riego × SinDefoliación y Riego × Defoliación, para la asignación de

Tabla 2. Modelo lineal de efectos mixtos, con el que se evaluó por especie la variación intra-específica de la biomasa total final (Biomasa) y proporción raíz-tallo (Raíz/Tallo) de plántulas de dos especies forestales, en respuesta a los cuatro tratamientos combinados de disponibilidad de agua × defoliación (Riego×SinDefoliación, Riego×Defoliación, Sequía×SinDefoliación y Sequía×Defoliación). El efecto fijo fue el tratamiento con cuatro niveles y como efecto aleatorio, el individuo. Las variables fueron transformadas al logaritmo natural para el análisis.

Especie	Variable	GL	F	P
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Biomasa	3	3.90	0.01
	Raíz/Tallo	3	14.53	< 0.0001
<i>Pithecellobium dulce</i>	Biomasa	3	2.10	0.11
	Raíz/Tallo	3	3.45	0.02

Tabla 3. Efecto independiente de la defoliación y la sequía sobre tres parámetros de crecimiento: Biomasa, proporción Raíz/Tallo y la tasa de crecimiento relativa (TCR), de las plántulas de *Guazuma ulmifolia* y *Pithecellobium dulce*. El valor calculado es una proporción.

Especie	Estresor	Biomasa	Raíz/Tallo	TCR
<i>G. ulmifolia</i>	Defoliación	0.12	0.24	0.48
	Sequía	0.31	0.46	0.57
<i>P. dulce</i>	Defoliación	0.17	0.08	0.74
	Sequía	0.09	0.004	0.23

biomasa aérea de *P. dulce*, sugiere que podría ocurrir una respuesta de compensación a la perturbación, a través de la asignación de carbohidratos al tallo para el desarrollo de hojas nuevas, este es una respuesta ampliamente reportada en estudios de defoliación (Zhao *et al.* 2008, Iqbal *et al.* 2012)

En Sequía × SinDefoliación, la tasa de crecimiento relativa de la especie *G. ulmifolia*, fue 57 % menor en comparación a Riego × SinDefoliación. En las especies anisohídricas se espera mayor tolerancia a eventos de sequía moderados (Klein 2014, Attia *et al.* 2015); sin embargo, bajo una condición de estrés hídrico extremo, pueden alcanzar potenciales hídricos críticos, que resultan en daños hidráulicos, reduciendo la tasa de fotosíntesis y de biomasa (Attia *et al.* 2015, Kannenberg *et al.* 2019, Bhusal *et al.* 2020). El valor de Ψ_{gs50} puede ser un buen indicador de la vulnerabilidad hidráulica de la planta (Klein 2014), de esta forma, las plántulas de *G. ulmifolia* que registraron un valor de Ψ_{gs50} próximo a -1 MPa, pueden presentar menor seguridad hidráulica y por lo tanto pueden ser más sensibles a la sequía. Finalmente, al interpretar el resultado de alta asignación de biomasa aérea, en comparación con el tratamiento control, sugiere una respuesta de compensación de asignación de carbohidratos al tejido foliar, pero asociado a la sequía.

Los patrones encontrados reflejan la relación costo-beneficio de las dos estrategias del uso de agua frente a factores estresantes o de perturbación, la especie isohídrica (*Pithecellobium dulce*) fue más sensible a la perturbación por defoliación, mientras que la especie anisohídrica (*Guazuma ulmifolia*) fue más vulnerable al estrés por sequía.

Impacto de la interacción Sequía×Defoliación en el crecimiento. Se ha señalado que la interacción entre la sequía y la defoliación por herbivoría puede resultar en la mortalidad de las plantas (Anderegg *et al.* 2015). Algunos estudios han demostrado que la sinergia entre estos factores afectan directamente la tasa de crecimiento relativa de pastos en China (Zhao *et al.* 2008) y arbustos en norte América (Geisler *et al.* 2022). En este trabajo se reporta que plántulas de *G. ulmifolia* y *P. dulce* la combinación de los factores estresantes magnificaron el impacto negativo del estresor (disponibilidad de agua) y la perturbación (defoliación) sobre la tasa de crecimiento relativo. En el caso de *G. ulmifolia*, mientras que la TCR fue igual a cero en Sequía × Defoliación, el efecto antagonista sobre la proporción Raíz/Tallo, junto con la mayor asignación de biomasa aérea, sugieren que como respuesta a la Sequía × Defoliación, se podría estar movilizando carbohidratos estructurales y no estructurales al tallo. Al igual que otros estudios, donde han documentado que las plantas movilizan los carbohidratos hacia sectores específicos de la planta, como parte de una

Sequía y defoliación sobre plántulas del bosque tropical seco

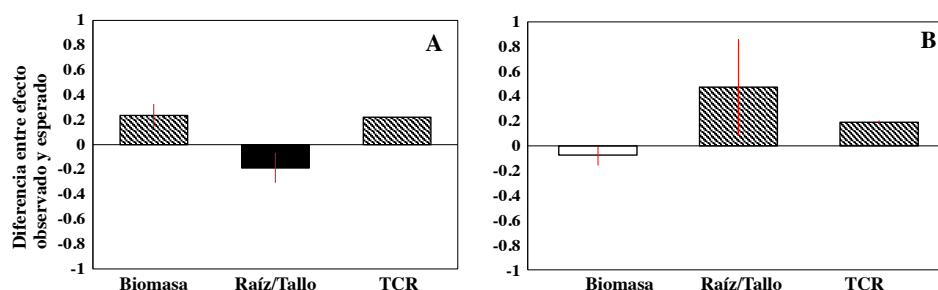


Figura 3. Efecto combinado de la Sequía×Defoliación en parámetros de crecimiento de plántulas de *Guazuma ulmifolia* (A) y *Pithecellobium dulce* (B). Las barras muestran el promedio de la diferencia del tamaño del impacto entre el efecto Observado (Obs) y el efecto aditivo Esperado (Esp) de la combinación Sequía×Defoliación en la biomasa total final (Biomasa), la proporción raíz-tallo (Raíz/Tallo) y la tasa de crecimiento relativa (TCR), la línea roja a un intervalo de confianza del 95 %. Barras con líneas diagonales indican que el efecto es de sinergia, las barras negras el efecto es antagonista y las barras blancas el efecto es aditivo.

respuesta de sobre compensación frente a la perturbación (García & Eubanks 2019). Por otro lado, la TCR de *P. dulce* fue igual en las cuatro combinaciones, y la proporción Raíz/Tallo en Sequía × Defoliación alcanzó valores cercanos a 1, por lo que no hay una respuesta evidente de sobre compensación frente a la defoliación.

Finalmente, los valores bajos de TCR pueden ser un buen predictor de muerte inminente (Pommerening & Muszta 2015), por lo que la especie anisohídrica podría ser más vulnerable al efecto combinado de sequía y defoliación en comparación con la especie isohídrica.

Durante el primer año de vida de *Guazuma ulmifolia* y *Pithecellobium dulce*, la disminución del 70 % de riego (simulando una sequía extrema para el área de estudio) junto con un evento de defoliación severo, afectó el crecimiento de las dos especies demostrando la alta vulnerabilidad de las plántulas a la interacción de los dos factores estresantes.

Recomendamos estudiar el impacto de otros estresores y perturbaciones comunes de los bosques tropicales estacionalmente secos, como el uso de fuego, herbicidas y el desmonte, tanto en condiciones controladas como en campo, en diferentes etapas de vida de las especies para identificar las edades, o fase de desarrollo de mayor tolerancia a la interacción de estresores, y así mejorar las estrategias en el manejo de los recursos naturales.

Agradecimientos

Los autores agracen a Abel Verduzco por la colecta de las semillas y a Edwin Torres por la producción y cuidado de plántulas. También, se agradece a los revisores anónimos y al editor de sección de Botanical Sciences por sus comentarios enriquecedores al documento.

Literatura citada

- Anderegg WR, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, Hood S, Lichstein JW, Macalady AK, McDowell N, Pan Y, Raffa K, Sala A, Shaw DD, Stephenson NL, Tague C, Zeppel M. 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* **208**: 674-683. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13477>
- Asbjornsen H, McIntire CD, Vadeboncoeur MA, Jennings KA, Coble AP, Berry ZC. 2021. Sensitivity and threshold dynamics of *Pinus strobus* and *Quercus* spp. in response to experimental and naturally occurring severe droughts. *Tree Physiology* **41**: 1819-1835. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab056>
- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M. 2015. Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany* **66**: 4373-4381. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/erv195>

- Bach CE. 1994. Effects of herbivory and genotype on growth and survivorship of sand-dune willow (*Salix cordata*). *Ecological Entomology* **19**: 303-309. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1994.tb00246.x>
- Bansal S, Hallsby G, Löfvenius MO, Nilsson MC. 2013. Synergistic, additive and antagonistic impacts of drought and herbivory on *Pinus sylvestris*: leaf, tissue and whole-plant responses and recovery. *Tree Physiology* **33**: 451-463. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt019>
- Barton KE, Shiels AB. 2020. Additive and non-additive responses of seedlings to simulated herbivory and drought. *Biotropica* **52**: 1217-1228. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12829>
- Becklin KM, Kirkpatrick HE. 2006. Compensation through rosette formation: the response of scarlet gilia (*Ipomopsis aggregata*: Polemoniaceae) to mammalian herbivory. *Canadian Journal of Botany* **84**: 1298-1303. DOI: <https://doi.org/10.1139/b06-099>
- Bhusal N, Lee M, Han AR, Han A, Kim HS. 2020. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters. *Forest Ecology and Management* **465**: 118099. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118099>
- Brodribb TJ, McAdam SA. 2011. Passive origins of stomatal control in vascular plants. *Science* **331**: 582-585. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1197985>
- Brodribb TJ, Powers J, Cochard H, Choat B. 2020. Hanging by a thread? Forests and drought. *Science* **368**: 261-266. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- Darling ES, Côté IM. 2008. Quantifying the evidence for ecological synergies. *Ecology Letters* **11**: 1278-1286. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01243.x>
- Darling ES, McClanahan TR, Côté IM. 2010. Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. *Conservation Letters* **3**: 122-130. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2009.00089.x>
- Ferraro DO, Oesterheld M. 2002. Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* **98**: 125-133. DOI: <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980113.x>
- Garcia LC, Eubanks MD. 2019. Overcompensation for insect herbivory: a review and meta-analysis of the evidence. *Ecology* **100**: e02585. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.2585>
- Geisler M, Buerki S, Serpe MD. 2022. Herbivory Amplifies Adverse Effects of Drought on Seedling Recruitment in a Keystone Species of Western North American Rangelands. *Plants* **11**: 2628. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants11192628>
- Heywood VH, Brummitt RK, Culham A, Seberg O. 2007. *Flowering plant families of the world* (Vol. 88). Ontario: Firefly books. ISBN 978-1554072064
- Hunt R. 1990. *Basic Growth Analysis*. London: Unwin Hyman. ISBN 0-04-445372-8.
- Iqbal N, Masood A, Khan NA. 2012. Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. *Photosynthetica* **50** 161-170. DOI: [10.1007/s11099-012-0029-3](https://doi.org/10.1007/s11099-012-0029-3)
- Kannenber SA, Novick KA, Phillips RP. 2019. Anisohydric behavior linked to persistent hydraulic damage and delayed drought recovery across seven North American tree species. *New Phytologist* **222**: 1862-1872. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15699>
- Klein T. 2014. The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology* **28**: 1313-1320. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12289>
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL. 2008. *Plant physiological ecology*. New York: Springer. ISBN 978-0-387-78341 -3
- Lemoine NP, Sheffield J, Dukes JS, Knapp AK, Smith MD. 2016. Terrestrial Precipitation Analysis (TPA): A resource for characterizing long-term precipitation regimes and extremes. *Methods in Ecology and Evolution* **7**: 1396-1401. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12582>
- McVaugh R. 2001. *Ochnaceae to Loasaceae*. Flora Novo-Galiciana. Volume 3. United State of America: The University of Michigan Herbarium. ISBN: 0-9620733-5-0
- Nobel PS. 1999. *Physicochemical & environmental plant physiology*. United Kingdom: Academic press. ISBN: 978-0-12-374143-1

- Pennington TD, Sarukhán J. 2005. *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. México: Universidad Nacional Autónoma de México. ISBN: 9789703216437
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, Ray P, Enrico L, Pausas JG, de Vos AC, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson JG, Thompson K, Morgan HD, ter Steege H, van der Heijden MGA, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti MV, Conti G, Staver AC, Aquino S, Cornelissen JHC. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **61**: 167-234. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Pommerening A, Muszta A. 2015. Methods of modelling relative growth rate. *Forest Ecosystems* **2**: 1-9. DOI: <https://doi.org/10.1186/s40663-015-0029-4>
- Tekin E, Diamant ES, Cruz-Loya M, Enriquez V, Singh N, Savage VM, Yeh PJ. 2020. Using a newly introduced framework to measure ecological stressor interactions. *Ecology Letters* **23**: 1391-1403. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13533>
- Wisdom MJ, Vavra M, Boyd JM, Hemstrom MA, Ager AA, Johnson BK. 2006. Understanding ungulate herbivory-episodic disturbance effects on vegetation dynamics: knowledge gaps and management needs. *Wildlife Society Bulletin* **34**: 283-292. DOI: [https://doi.org/10.2193/0091-7648\(2006\)34\[283:UUHDEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0091-7648(2006)34[283:UUHDEO]2.0.CO;2)
- Wright IJ, Reich P, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827. DOI: <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zhao W, Chen SP, Lin GH. 2008. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology* **196**: 85-99. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9336-3>

Editor de sección: Joel Flores

Contribuciones de los autores: KRO, administración del proyecto, diseño del trabajo experimental, análisis de datos, redacción, revisión y edición del manuscrito. MAMA, trabajo experimental, colecta de datos. IMC, trabajo experimental, colecta de datos. RCG, redacción, revisión y edición del manuscrito. SZA, redacción, revisión y edición del manuscrito.

Entidades Financiadoras: Consejo Nacional de Humanidades Ciencias y Tecnología (CONAHCYT Ciencia de Frontera 2019-428228) México.

Conflictos de interés: Los autores declaramos que no existe ningún conflicto de intereses financieros, personales ni en cuanto a la presentación de la información y resultados de este artículo.