

La disponibilidad hídrica estacional y topográfica en un bosque seco y húmedo tropical y la variación en la morfología de las plántulas arbóreas

Seasonal and topographical water availability in a tropical dry and moist forest and variation in tree seedling morphology

Lars Markesteijn^{1,2,3}, Lourens Poorter^{1,2} y Estrella Yanguas-Fernández^{1,2}

RESUMEN

La composición y diversidad de especies arbóreas en los bosques tropicales varía considerablemente a lo largo de gradientes de disponibilidad de agua. La presencia de especies depende en gran parte por su habilidad para soportar la sequía. En este estudio evaluamos cambios estacionales en la disponibilidad hídrica del suelo en un bosque seco y húmedo tropical. Analizamos como varía la morfología de las plántulas arbóreas entre bosques y como estas características determinan la supervivencia de las especies a la sequía. A lo largo del año, el bosque seco tiene menor humedad y menores potenciales hídricos del suelo que el bosque húmedo. Dentro de los bosques, la disponibilidad hídrica varía también con la topografía y en general crece desde las cimas a los valles.

Las especies del bosque seco, están bien adaptadas para asegurar la entrada y/o conservación del agua, mediante más biomasa invertida en las raíces, enraizamientos profundos y una transpiración reducida. Las especies del bosque húmedo, están más adaptadas para incrementar la interceptación de luz, mediante áreas foliares grandes, una gran inversión de biomasa en el tejido foliar y altas área foliares específicas. Además aumentan la adquisición de nutrientes y agua por debajo del suelo, gracias a la formación de grandes sistemas radicales con elevada longitud específica de la raíz. Las especies del bosque seco pueden sobrevivir graves sequías, al menos dos veces más largas que las especies del bosque húmedo. Tener una elevada área foliar específica, típicamente relacionada con las especies caducifolias que evitan a la sequía con la caída de su hoja, demostró ser el mejor indicador de la supervivencia de las plántulas.

Palabras claves: Sequía, morfología de plántulas, supervivencia a la sequía, bosques tropicales, Bolivia

ABSTRACT

Species composition and species diversity vary considerably along water availability gradients. The presence of a species depends to great extent on its ability to tolerate drought. In this study we evaluate seasonal changes in soil water availability in a tropical dry and moist forest. We analyse how the seedling morphology of tree species varies between forests and how these characteristics determine species drought survival. Throughout the year the dry forest has lower soil water contents and lower soil water potentials than the moist forest. Within forests soil water availability varies with topography and generally increases from hilltops to valley bottoms.

The variation in water availability between forests is reflected in clear differences in seedling morphology. Dry forest species are well adapted to secure water capture and/or water conservation, with more biomass invested in the roots, deeper rooting and reduced transpiration. Moist forest species are better adapted to increase light interception, with large leaf areas, more biomass invested to the leaf tissue and higher specific leaf areas. Furthermore they increase water and nutrient acquisition below ground through the formation of large root systems with a high specific root length. Dry forest species can survive acute drought at least twice as long as moist forest species. A high specific leaf area, which is typical for deciduous species that avoid drought by shedding their leaves, turned out to be the best predictor of seedling drought survival.

Key words: Drought, seedling morphology, drought survival, tropical forests, Bolivia

¹ Forest Ecology and Forest Management Group Centre for Ecosystem Studies, Wageningen University, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherlands

² Instituto Boliviano de Investigación Forestal, Casilla 6204, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia

³ Forest Ecology and Forest Management Group Wageningen University, P.O. Box 47, 6700 AA Wageningen, The Netherlands, Tel: +31 317 478071, Fax: +31 317 478078, E-mail: Lars.Markesteijn@wur.nl

INTRODUCCIÓN

La composición y diversidad de especies en los bosques tropicales varía considerablemente según la disponibilidad de agua (Gentry, 1988; Poorter *et al.*, 2004; Bongers *et al.*, 2004; Ter Steege *et al.*, 2006). A gran escala, los patrones de distribución de especies cambian a lo largo del gradiente de precipitación (Hall y Swaine, 1981; Swaine, 1996; Engelbrecht *et al.*, 2007), así como las especies varían en la precipitación anual, la duración del periodo seco y el déficit de agua acumulada a los cuales son más abundantes (Bongers *et al.*, 1999). A menor escala, la variación del gradiente topográfico en la disponibilidad hídrica afecta a la presencia de determinadas especies, incluso en ecosistemas relativamente húmedos (Borchert, 1994; Clark, 1999; Valencia *et al.*, 2004). La presencia de especies a lo largo de esta mayor o menor escala de gradiente de disponibilidad hídrica depende en su habilidad para soportar la sequía. Las especies intolerantes a la sequía están asociadas con pendientes relativamente húmedas y valles, mientras que las especies más tolerantes a esta falta de agua están relacionadas con cimas más secas (Harms *et al.*, 2001; Engelbrecht y Kursar, 2003), probablemente por ser desplazadas debido a la competencia por la luz en las zonas más húmedas y sombrías.

Las perspectivas de cambio climático predicen un descenso en las precipitaciones anuales, un incremento en la duración de la estación seca y una mayor variabilidad de las precipitaciones inter-anales en los trópicos (Bawa y Markham, 1995; Hulme y Viner, 1998). Si queremos valorar como las especies responderán a estos cambios en la disponibilidad hídrica, necesitamos primero entender como las especies están adaptadas a la sequía.

La duración del época seca puede variar desde un periodo seco de pocos días como ocurre en bosques perhúmedos, hasta un periodo seco de 8 meses en bosques secos monzónicos (Walter, 1985; Walsh, 1996). Los suelos tienen una capacidad limitada de absorción y almacenaje de humedad, a través de la cual regulan los cambios ambientales, p.ej. en la disponibilidad hídrica (Hillel, 1998). Dentro de los bosques la disponibilidad hídrica del suelo cambia con la topografía, las valles y pendientes se muestran más húmedas que las zonas elevadas. Como resultado las valles y pendientes experimentan una duración de la sequía más corta durante la época seca anual (Daws *et al.*, 2002). Sin embargo, los potenciales hídricos de la primera capa

de suelo en bosques húmedos perennifolios y semi-decíduos tropicales alcanzan valores por debajo de -1.5 MPa. (Veenendaal *et al.*, 1996; Baker *et al.*, 2003). En la agronomía un potencial hídrico de suelo de -1.5 MPa generalmente es aceptado como el valor a partir del cual el agua no es asequible para las plantas (Kramer y Boyer, 1995).

Por consiguiente, las especies son más susceptibles a la sequía en la primera etapa de su ciclo de vida (Gerhardt, 1996) porque las plántulas poseen un limitado acceso al agua, ya que sus pequeños sistemas radicales están limitados a esta capa seca superficial del suelo (Kobe *et al.*, 1995; Poorter y Hayashida-Oliver, 2000; Gilbert, 2001). Así las plántulas y los brinzales afectados por una baja disponibilidad hídrica muestran una disminución del crecimiento y de la supervivencia (Engelbrecht y Kursar, 2003; Bunker y Carson, 2005; Poorter, 2005).

La hipótesis del equilibrio funcional (Brouwer, 1963) plantea que, bajo un régimen de estrés determinado, las plantas maximizan su área superficial para favorecer así el consumo de los recursos más limitantes para el crecimiento y la supervivencia (ver también Poorter y Nagel, 2000). En bosques secos el crecimiento y supervivencia de las plantas será principalmente limitado por la disponibilidad hídrica, mientras que en bosques húmedos la disponibilidad de luz será el factor más limitante. La hipótesis de Brouwer (1963) predice que las plántulas de especies en bosques secos están caracterizadas por una fisonomía la cual las permiten maximizar la captación de agua y/o su almacenamiento, mientras minimizan la pérdida de agua por transpiración. Así, las especies de los bosques secos pueden maximizar la captación o el almacenamiento de agua con una mayor inversión de biomasa en el sistema radical; con el aprovechamiento del suelo más profundo (elevada profundidad del enraizamiento) o con una explotación eficiente de un mayor volumen de suelo (elevado longitud de la raíz específica) (cf. Paz, 2003; Slot y Poorter, 2007; Poorter y Markesteijn, 2008). La pérdida de agua por transpiración se pueden reducir con una disminución del tejido foliar (especies siempre-verdes) o mediante la pérdida de las hojas en la época seca (especies caducifolias) (Reich y Borchert, 1984; Borchert, 1994). Además, las adaptaciones fisiológicas, como un fuerte control estomatal y la tolerancia a bajos potenciales hídricos a nivel de la hoja, promueven la continuación del funcionamiento fisiológico de la planta a baja

disponibilidad hídrica, siendo importante para las especies siempre-verdes de los bosques secos (cf. Tyree et al., 2003; Slot y Poorter, 2007).

Las plántulas de las especies en los bosques húmedos mostraran adaptaciones especializadas para aumentar la intercepción de luz. Las especies de los bosques húmedos pueden captar mas luz mediante una elevación de la superficie de la intercepción (aumento del área foliar); un aumento de la eficacia en la exhibición de la hoja (alta área foliar específica) y una mayor inversión de biomasa en las hojas (elevada fracción de biomasa foliar) (cf. Poorter y Hayashida-Oliver, 2000; Hayashida-Oliver et al. 2002; Paz, 2003).

En este estudio informaremos sobre las observaciones de cambios estacionales de disponibilidad hídrica del suelo en un bosque seco y húmedo tropical en Bolivia. Evaluaremos la variación en la morfología clave de las plántulas arbóreas para explicar como las especies tratan el déficit de agua estacional. Finalmente, evaluaremos como estas características determinan la supervivencia de las especies a la sequía. Siete características fueron seleccionadas por su importancia en la captura de recursos, tanto a nivel de vuelo como de subsuelo. A continuación, las siguientes preguntas serán tratadas; 1) ¿cual es la variación estacional de la disponibilidad hídrica del suelo en un bosque seco y húmedo tropical? 2) ¿como difieren las especies del bosque seco y húmedo tropical en las características morfológicas de las plántulas?, y 3) ¿cuáles son las características morfológicas de las especies que mejor explican la supervivencia a la sequía?

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio fue llevado a cabo en dos tipos de bosque; seco y húmedo, situados en el departamento de Santa Cruz, en las tierras bajas del este de Bolivia. Ambos bosques están situados sobre el Escudo Precámbrico Brasileño en la zona de transición entre el bosque húmedo amazónico al norte y la formación de chaparral del Gran Chaco al sur (Killeen, 1998; Jardim et al., 2003). Estas áreas pertenecen a la red de parcelas permanentes de estudio del Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF) y difieren notablemente

tanto en estructura, como diversidad y composición de especies (M. Peña-Claros, en publicación, M. Toledo, datos no publicados).

El bosque seco (Inpa; 16°07'S, 61°43'W) puede ser clasificado como bosque seco tropical caducifolio. Siendo su temperatura media anual de 24.3°C y su precipitación anual promedio de 1160 mm (datos meteorológicos 1943-2005 de Concepción, situado a 40 km al oeste) con un periodo seco de tres meses (junio-septiembre) donde la evapotranspiración potencial sobrepasa la precipitación (Figura 1a). Esta área de estudio esta ubicada en su mayoría sobre suelos pobres los cuales son clasificados como oxisoles (M. Peña-Claros, datos no publicados.). Este bosque tiene una densidad de 420 individuos ha⁻¹, un área basal de 18.3 m² ha⁻¹, y una riqueza de especies de 34 ha⁻¹ (árboles 10 cm diámetro a la altura de pecho; Villegas et al., en prensa). La altura media del dosel es de 20 m. Casi todas las especies del dosel pierden la hoja durante la época seca, como la mayoría de las especies del subdosel. Las especies mas predominantes son; *Acosmium cardenasii* H.S. Irwin & Arroyo (Fabaceae), *Casearia gossypiosperma Briquet* (Flacourtiaceae), y *Caesalpinia pluviosa DC* (Fabaceae).

El bosque húmedo (La Chonta; 15°47'S, 62°55'W), está clasificado como bosque húmedo tropical semi-perennifolio. Su temperatura promedio anual es de 25.3°C, con una precipitación media anual de 1580 mm (datos meteorológicos 2000-2007 del aserradero La Chonta) y con una época seca de 1 mes (julio) donde la evapotranspiración potencial sobrepasa la precipitación (Figura 1b). Este bosque posee suelos fértiles clasificados como inceptisoles; tienen una elevada capacidad de intercambio de cationes y son especialmente ricos en P y Ca (M. Peña-Claros, datos no publicados.). El bosque de La Chonta tiene una densidad media de 367 individuos ha⁻¹, un área basal de 19.3 m² ha⁻¹, y una riqueza de especies de 59 ha⁻¹ (Peña-Claros et al., en publicación). La altura media del dosel es de 27 m, siendo alrededor del 30% de este dosel caducifolio en la época seca. Las especies más comunes en este bosque son; *Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pav.) J.F. Macbr. (Moraceae), *Ampelocera ruizii Klotzsch* (Ulmaceae) y *Hirtella triandra Sw.* (Chrysobalanaceae).

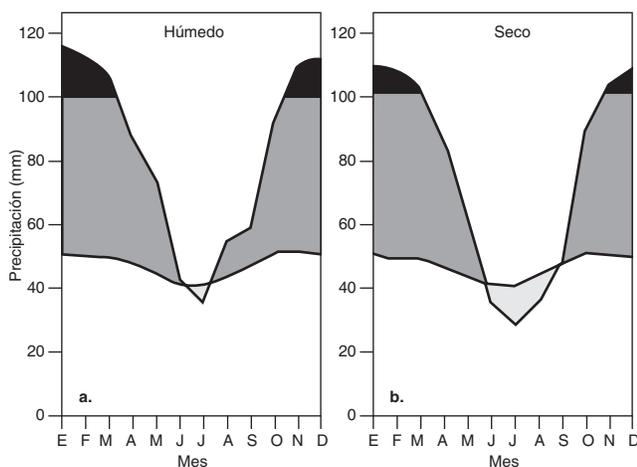


Figura 1. Gráficos climáticos del bosque seco y del bosque húmedo. Las líneas representan la precipitación y la evapotranspiración potencial a lo largo del año (mm m^{-1}). Las áreas negras muestran la precipitación > 100 mm, las áreas en gris oscuro muestran la precipitación < 100 mm, y las áreas de gris claro representan la época en la cual la precipitación < ETP. Fuente: AASANA

Disponibilidad de humedad en el suelo

En ambos bosques se seleccionaron a lo largo del gradiente topográfico 30 sitios de muestreo estratificado al azar; 10 valles, 10 pendientes y 10 cimas. La disponibilidad de humedad del suelo fue evaluada en estos lugares durante un periodo de 7 meses en el año 2007. El muestreo mensual se inició en abril, al final de la estación húmeda, continuándose durante la estación seca hasta la siguiente estación húmeda (noviembre). Las muestras de suelo fueron tomadas, limpiando previamente la capa de hojarasca, mediante una barrena hasta una profundidad de 20 cm, siendo precintadas en bolsas de plástico y transportadas a la estación de campo.

La disponibilidad hídrica del suelo es determinada por dos componentes distintos; la cantidad de agua y la energía relacionada con las fuerzas que mantienen el agua en el suelo (Saxton *et al.*, 1986). Por lo tanto, en este estudio se calculó la disponibilidad de humedad del suelo de dos maneras diferentes; como la humedad gravimétrica del suelo (HS; g agua por g peso suelo seco; en %) y el potencial hídrico del suelo (PHS; estado de energía del agua en el suelo; en MPa). Para medir el potencial hídrico del suelo utilizamos el método del

papel filtro (Fawcett y Coillis-George, 1967; Deka *et al.* 1995). De acuerdo con este método, cada muestra de suelo recolectada fue molida, depositando la mitad de la muestra en un contenedor de plástico hermético, cubriéndola con 3 papeles filtro Whatman n° 42 y rellenando con el resto de la muestra presionando firmemente. Posteriormente, los contenedores fueron sellados con cinta aislante, etiquetados correspondientemente y almacenados de 6 a 7 días. Después de este periodo de incubación los papeles filtro fueron retirados de cada muestra. De los tres filtros, el del medio fue limpiado de restos de suelo y medido su peso fresco (balanza a 0.001 g). Conocida la media del peso seco de los filtros (sobre 0.2 g), el potencial hídrico del suelo fue calculado del contenido de humedad de los papeles filtro (HPF, en g) siguiendo con el procedimiento expuesto por Deka *et al.* (1995) referente a los papeles filtro Whatman n° 42.

$$\begin{aligned} \text{Log}_{10}(-\text{PHS}) &= 5.144 - 6.699 * \text{HFP} & , \text{ si PHS} < -51.6 \text{ kPa} \\ \text{Log}_{10}(-\text{PHS}) &= 2.383 - 1.309 * \text{HFP} & , \text{ si PHS} > -51.6 \text{ kPa} \end{aligned}$$

Después de la extracción de los papeles filtro, el peso fresco del suelo incubado (P_{fresco} en g) fue determinado (balanza a 0.001 g) y el suelo fue secado en una estufa a 105°C durante al menos 48h hasta que el peso seco (P_{seco} , en g) permaneciera constante. El contenido de humedad gravimétrica en el suelo (HS, en %) fue calculado de la siguiente manera;

$$\text{HS} = \frac{P_{\text{fresco}} - P_{\text{seco}}}{P_{\text{seco}}} * 100$$

Especies y selección de plántulas

Se seleccionaron un total de 62 especies de 30 familias; 34 especies en el bosque seco y 37 especies en el húmedo, existiendo 9 especies en común. En la Figura 2 se observan fotografías de las principales especies. La selección se basó en la abundancia relativa de especies en cada bosque, por lo que más del 75 % de todos los árboles mayores de 10 cm de diámetro a la altura de pecho están representados (M. Peña-Claros, datos no publicados.).

Por cada especie, se excavaron 10 plántulas de primer año a la llegada de la época seca (abril- mayo 2006) para evaluar la morfología del estadio de la plántula justo antes de que fueran expuestas por primera vez a la sequía. Para reducir la probabilidad de que las plántulas recolectadas fueran mayores de una estación de crecimiento, distintos criterios de selección fueron considerados. La altura de la plántula varió según especie (altura

media = 14 cm, rango = 5 – 29 cm), pero nunca excedió los 40 cm. La presencia de restos de semillas o cotiledones fue usada como indicador de un establecimiento de la plántula reciente, en el caso de no encontrar dichos restos, usamos las yemas o cicatrices foliares como marcas morfológicas de la elongación de primer año. Completamos el reconocimiento consultando con expertos locales.

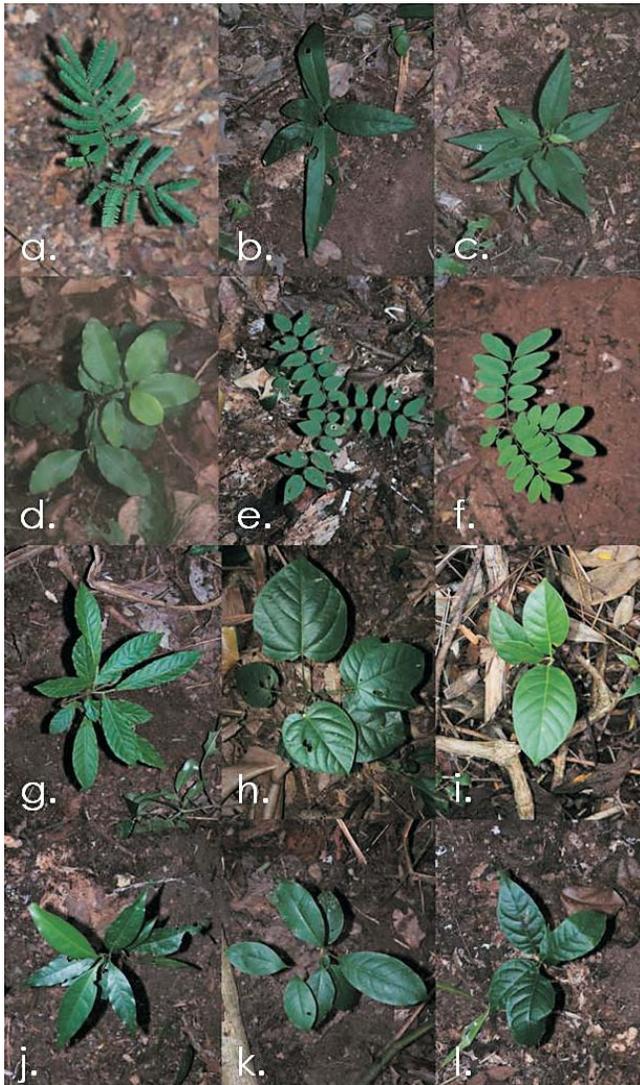


Figura 2. Plántulas de varias especies arbóreas incluidas en este estudio. Especies del bosque seco; a) *Anadenanthera colubrina* (Fabaceae), b) *Capparis prisca* (Capparaceae), c) *Casearia gossypiosperma* (Flacourtiaceae), d) *Erythroxylum daphnites* (Erythroxylaceae), e) *Machaerium acutifolium* (Fabaceae), and f) *Sweetia fruticosa* (Fabaceae). Especies del bosque humedo; g) *Cariniana estrellensis* (Lecythidaceae), h) *Cavanillesia hylogeiton* (Malvaceae), i) *Ficus boliviana* (Moraceae), j) *Licaria triandra* (Lauraceae), k) *Pouteria nemorosa* (Sapotaceae) and l) *Swietenia macrophylla* (Meliaceae).

Las plántulas fueron recolectadas en áreas con condiciones de luz elevada, a lo largo de las vías de arrastre o en claros. Además, todas las plántulas tenían que tener un índice de posición de copa 4 (cf. Dawkins y Field, 1978), significando una exposición de luz directa sobre el 90 a 100% de su copa. Bajo estas condiciones de luz intensa, las plántulas experimentan el mayor déficit de presión de vapor así como el mayor estrés hídrico. Por otra parte, resulta casi imposible encontrar plántulas de especies heliófilas bajo condiciones de sombra. De esta manera, muestreando con una exposición de luz directa sobre la copa, podremos comparar especies heliófilas y efímeras, reduciendo el efecto de variación fenotípica en respuesta a la luz. Para asegurar la independencia genética de nuestras observaciones, no se recolectaron más de 3 plántulas de una especie cerca del mismo árbol madre.

Las excavaciones fueron llevadas a cabo con la ayuda de una pala con la cual el suelo alrededor de las raíces fue cuidadosamente soltado, evitando en la medida de lo posible la pérdida de raíces finas. Para estandarizar las condiciones del suelo, sólo tomamos muestras en suelos margo arenosos relativamente ricos en materia orgánica. La máxima profundidad de enraizamiento (PE) fue medida directamente en el campo. Las plántulas muestreadas fueron guardadas en bolsas de plástico, etiquetadas y transportadas a la estación de campo para su posterior procesamiento.

Características de la plántula

Las plántulas fueron diseccionadas en raíces, tallo, hojas y cotiledones, si estos últimos estuvieran presentes.

El peso fresco de la raíz fue medido y, usando el método de la línea de intersección (Newman, 1966), la longitud total de la raíz (LR; cm) fue estimada. Las hojas fueron digitalizadas mediante escáner (Canon Lide 30) determinando a su vez con la ayuda de un pixel-counting software el área foliar total (AF; cm²) (Van Berloo, 1998). Finalmente, tanto las raíces como hojas fueron secadas en una estufa a 65°C durante 48 horas y medidas de nuevo para la obtención de su peso seco. Con estas mediciones se calcularon el área foliar específica (AFE; área foliar por unidad de peso seco foliar; cm² g⁻¹), fracción de biomasa foliar (FBF; peso seco foliar por unidad de peso seco de la planta; gg⁻¹), longitud específica de raíz (LRE; longitud de raíz por unidad de peso seco de la raíz; cm g⁻¹), fracción de biomasa radical (FBR; peso seco de la raíz por unidad de peso seco de la planta; g g⁻¹).

Las siete características expuestas son funcionalmente importantes por las siguientes razones: área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y fracción de biomasa foliar (FBF) están relacionadas con la intercepción de luz y la transpiración. Respectivamente describen la cantidad de tejido de la planta que intercepta la luz, la eficiencia del posicionamiento foliar, y la cantidad de biomasa invertida en la intercepción. La longitud total de la raíz (LR), longitud específica de la raíz (LER) y la fracción de biomasa de la raíz (FBR) son los equivalentes bajo tierra para AF, AFE y FBF e indican respectivamente, la cantidad de soporte hidráulico, la eficiencia con que la biomasa es invertida en crear una gran superficie de absorción y la inversión de biomasa en la búsqueda de los recursos bajo tierra. La profundidad del enraizamiento (PE) indica a su vez la profundidad de suelo explorada en búsqueda de agua y nutrientes. Las características de las plántulas y sus abreviaciones están resumidas en la Tabla 1.

Experimento de supervivencia a la sequía

36 especies arbóreas fueron seleccionadas para este estudio, 31 de ellos fueron ya incluidos en el experimento de campo descrito anteriormente. En el bosque húmedo (La Chonta) fueron recolectadas 24 especies de semillas y de 16 especies en el bosque seco (Inpa). De las cuales 2 especies, *Gallesia integrifolia* y *Spondias mombin*, fueron recolectas en ambos bosques.

Las semillas fueron germinadas alrededor del 15 por ciento de luz solar en un vivero en Santa Cruz, Bolivia (16°30' S, 68°10' W), en bandejas con una mezcla al 50% de arena de río y 50% de suelo orgánico. Las plántulas jóvenes fueron trasplantadas a tubos plásticos de 200 ml (3 cm ancho x 12 cm largo) conteniendo una mezcla de 50% arena de río, 25% suelo de la capa superior del bosque seco y 25% suelo de la capa superior del bosque húmedo. Las plántulas fueron trasladadas a dos casetas en las instalaciones del IBIF. Las casetas fueron cubiertas con un techo translúcido y además, el techo y paredes fueron cubiertos con una malla de tela de densidad neutral. El nivel de luz en los viveros era cerca del 10% de exposición solar, típica en los pequeños claros del bosque. Siendo este nivel de luz suficientemente alto para las especies pioneras y para las tolerantes a la sombra, (López, 2005) para sobrevivir sin problemas y secarse el suelo si no se riega. Después de un periodo de aclimatación de varias semanas a meses, la primera cosecha fue realizada. Las características de las plántulas fueron medidas de la misma manera descrita anteriormente.

40 plántulas por especie fueron utilizadas en el experimento de supervivencia a la sequía (20 plántulas por vivero) (Poorter y Markesteijn, 2008). Las plántulas fueron asignadas a las dos casetas de manera que no se produjeran diferencias significantes en el tamaño promedio de las plántulas. La altura media de las plántulas al comienzo del experimento era 16.2 cm (rango: 4.5 - 32.1 cm). Los tubos que contenían las plántulas fueron regados hasta completar la capacidad de campo después de la cual las plantas no recibieron más agua adicional. Así, nosotros presentamos el peor de los casos en donde las plántulas, con un volumen limitado de suelo, son expuestas a una repentina sequía. Este súbito periodo seco de pocos días, ha sido demostrado que afecta a la supervivencia de las plántulas en el campo (Engelbrecht *et al.*, 2006). El impacto progresivo de la sequía en las plántulas fue evaluado desde el inicio del experimento monitoreando el marchitamiento de la hoja y la supervivencia de la plántula cada dos días durante 36 días. A partir de entonces, las observaciones fueron hechas una cada dos semanas ya que las pocas especies que quedaban mostraban imperceptibles cambios en su marchitamiento.

Análisis de datos

Los cambios estacionales en la humedad del suelo (HS) y potencial hídrico del suelo (PHS) fueron analizados gráficamente (Figura 3), mostrando los valores de la media HS y PHS (\pm ES), de los primeros 20 cm de suelo por mes (abril-octubre). Para obtener una mejor impresión de la variación de HS y PHS en ambos bosques, a lo largo de un gradiente topográfico, se compararon HS y PHS (Ln-transformado) en los meses más secos y más húmedos medidos (abril-agosto) con un ANOVA. El modelo ANOVA incluye HS y PHS como variables dependientes y 'Bosque' (seco y húmedo) y 'Posición topográfica' (valle, pendiente y cima) como factores independientes. Las diferencias entre las posiciones topográficas fueron analizadas con la prueba post-hoc de Student-Newman-Keuls (S-N-K).

Previamente a analizar las diferencias morfológicas de las plántulas entre bosques, se calculó la media aritmética de los 10 valores de cada característica por especies (x) y se aplicó una transformación logarítmica ($\ln(x+1)$) a las medias de AF, AFE, LR, LER y PE para mejorar su normalidad y su homocedasticidad. A las características proporcionales FBF y FBR se aplicó una transformación arcoseno. Las diferencias en valores medios de las características de las plántulas entre bosques se analizaron con una prueba de t para muestras independientes.

Las relaciones univariadas de las características de las plántulas con la supervivencia de la sequía (en días) se analizaron con el análisis de correlación de Pearson. Un análisis de regresión múltiple fue utilizado para evaluar cuáles de las características explicaba mejor la variación en la supervivencia. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa SPSS 15.0 (SPSS Inc., Chicago).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Variación estacional de la disponibilidad de agua en el suelo.

Entrando en la época seca, la precipitación mensual disminuye y la disponibilidad hídrica del suelo baja consecuentemente. Como los suelos absorben y almacenan la humedad, se esperará entonces que la desecación del suelo siga el patrón de la disminución en la precipitación, pero más retrasado.

En los dos bosques la humedad del suelo (HS) y el potencial hídrico del suelo (PHS) cambiaron durante la época seca en línea con esta hipótesis (Figura 3). Las primeras mediciones fueron tomadas en abril de año 2007, al final de la estación húmeda, donde las precipitaciones mensuales eran todavía elevadas pero en claro descenso al comienzo de la época seca (Figura 3).

En la época húmeda HS fue elevada en ambos bosques, seco y húmedo; 33% vs. 50%, decreciendo rápidamente en los sucesivos meses hasta alcanzar su valor más bajo en agosto, pasado el pico de la época seca, donde medimos la media HS siendo de 8% en el bosque seco y 23% en el bosque húmedo. En el bosque húmedo HS recuperó casi su valor inicial en los meses de septiembre y octubre (45%), al inicio de la nueva estación húmeda. En el bosque seco, este proceso de recuperación fue retrasado debido a un mes de septiembre todavía extremadamente seco (8%). Por consiguiente, aquí la recuperación no empezó hasta octubre, no pudiéndose alcanzar los valores iniciales de HS medidos en abril (21%) cuando el muestreo se terminó. Aunque no todos los años deben mostrar el patrón encontrado en el año 2007, nuestros resultados pueden indicar que en general aparte de ser más seco, el bosque seco también se diferencia del bosque húmedo en cuanto a la duración de la sequía.

En general PHS también siguió los cambios estacionales mostrados por la precipitación; PHS fue elevado en

abril, al final de la época húmeda, en ambos bosques (-1.2 MPa vs. -0.3 MPa) y mostró un decrecimiento durante la época seca así como decrecen las precipitaciones mensuales (Figura 3). Pero el PHS mostró un considerable descenso en los primeros meses de la época seca en el bosque seco, mientras que en el bosque húmedo PHS se mantuvo relativamente alto. La diferencia de estos dos patrones nos llevó a un fuerte contraste del PHS en el pico máximo de la época seca; -4.6 MPa en el bosque seco vs. -1.8 MPa en el bosque húmedo y un patrón marcadamente diferente que el mostrado por el HS (Figura 3).

El potencial hídrico del suelo decrece con el decrecimiento del contenido de humedad en el suelo (Jenny, 1980; pero ver Webb y Peart, 2000). Una de las preguntas que nos surge es; ¿por qué entonces son tan diferentes los patrones de HS y PHS?, ¿no deberían mostrar el mismo patrón? Necesitamos resaltar que aunque HS y PHS están relacionados, la relación entre ambos es única para cada suelo y estas dos mediciones describen claramente de diferente manera el estado del agua en el suelo. HS indica la cantidad de agua presente en el suelo, mientras PHS describe el estado de energía del agua en el suelo. Por lo tanto, PHS no es sólo determinada por la cantidad de agua almacenada, sino por todas las fuerzas de cohesión y adhesión a las que el agua está sujeta en el suelo. La mayoría de las fuerzas que determinan PHS son gravitacionales (la gravedad tira el agua hacia abajo), capilares o matriciales (los suelos con diferente textura o composición química poseen distintos efectos adhesivos) y osmóticas (causado por las interacciones del agua con otras concentraciones de iones disueltos en el suelo) (Saxton *et al.* 1986). Por supuesto, la precipitación influye HS y PHS, pero la disponibilidad hídrica también es dependiente del tipo de suelo. Parte de las diferencias en el patrón en PHS comparadas con HS quizás pueden ser explicadas por las diferentes propiedades físicas y químicas del suelo de nuestros bosques. Una de estas diferencias importantes es que en el bosque seco, el suelo posee un mayor contenido de arcillas que en el bosque húmedo (M. Peña-Claros, datos no publicados). Una textura fina del suelo lleva a una mayor capacidad de retención hídrica, por consiguiente un menor PHS. Por lo que en suelos con textura fina, las plantas necesitan trabajar más para obtener la misma cantidad de agua que en suelos de textura gruesa.

¿Varía la disponibilidad de agua con la topografía? Para obtener un mayor entendimiento de cómo los bosques secos y húmedos se diferencian en la

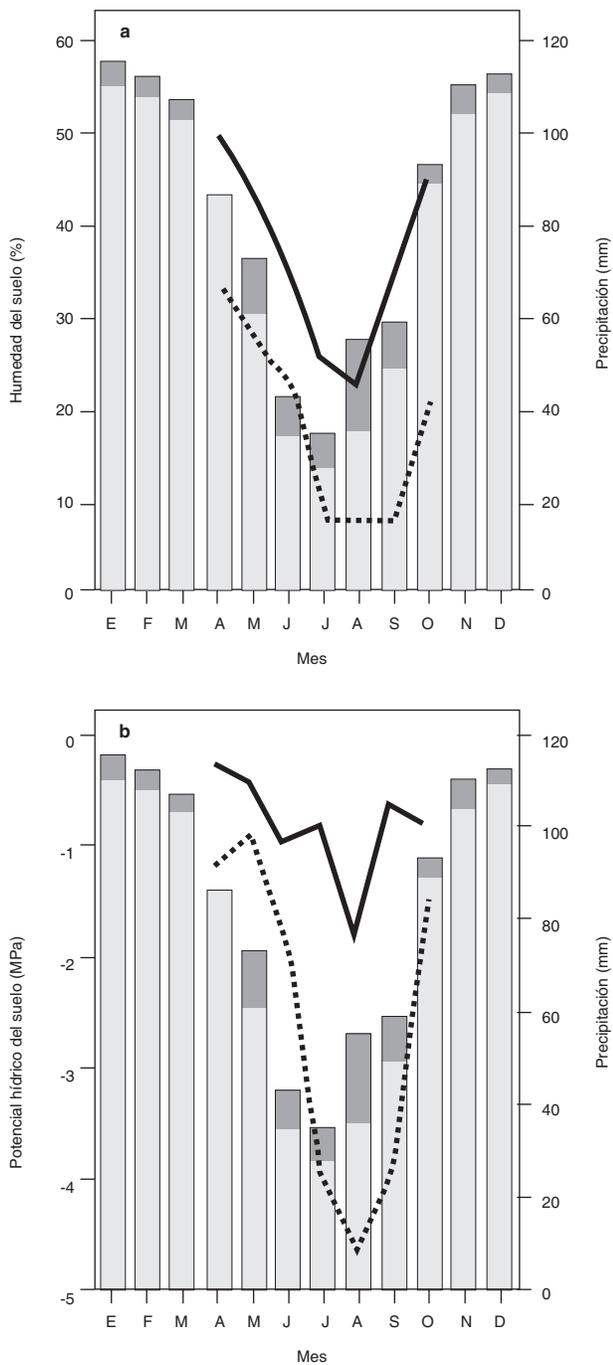


Figura 3. Los cambios en (a) la humedad del suelo (%) y (b) el potencial hídrico del suelo a lo largo de la época seca y la precipitación anual en dos bosques tropicales. Las barras muestran la precipitación media mensual en el bosque seco (gris claro) y el bosque húmedo (gris oscuro), las líneas discontinuas representan los cambios en el bosque seco y las líneas continuas representan los cambios en el bosque húmedo.

disponibilidad estacional de humedad, y también dentro de cada bosque, ejecutamos un ANOVA de dos vías comparando la variación en HS y PHS a lo largo de un gradiente topográfico en los meses extremos; abril (época húmeda) y agosto (época seca).

En ambos boques nuestros resultados muestran marcadas diferencias en HS y PHS a lo largo del gradiente topográfico, pero además las diferencias también aparecen dependientes de la estación (Fig. 4). En la época húmeda, en ambos bosques, los valles tuvieron un mayor HS que las cimas ($F = 15, p < 0.0001$). Las pendientes aparecieron como medianamente húmedas en el bosque seco, pero mostraron un HS similar a los valles en el bosque húmedo. Estas diferencias topográficas desaparecieron en la época seca donde los valles, las pendientes y las cimas obtuvieron el mismo valor bajo de HS ($F = 0.05, p = 0.955$).

Por el contrario, PHS mostró el patrón opuesto. En la época húmeda no se encontraron diferencias significativas (en el bosque seco) o diferencias pequeñas (en el bosque húmedo) ($F = 5.4, p < 0.01$). En la época seca la disponibilidad de hídrica aumenta de cimas (con PHS altos) hasta los valles (con PHS bajas) ($F = 4.7, p < 0.01$), aunque para el bosque húmedo esta tendencia no fue significativa (Figura 4).

Varios estudios han mostrado que la disponibilidad de humedad del suelo varía con la topografía en los bosques tropicales (p.ej. Lescure y Boulet, 1985; Becker, 1988; Webb y Peart, 2000; Daws *et al.* 2002; Takyu *et al.*, 2002). La topografía controla la distribución de agua y la redistribución de sedimentos y solutos sobre el terreno y por consiguiente, tiene efectos pronunciados sobre el microclima y la profundidad de aguas subterráneas (Sollins, 1998). En la parte baja de la pendiente los suelos adquieren materiales y agua de la parte más alta, los cuales son suministrados mediante la escorrentía superficial o escorrentía lateral (Lescure y Boulet, 1985; Lavelle y Spain, 2002). Consiguientemente, las cimas, crestas y las partes altas de las pendientes abruptas a menudo tienen suelos poco profundos con un contenido en arena relativamente alto, mientras que los valles, los cuales reciben los sedimentos de las partes superiores, tienen suelos más profundos con mas alto contenido en arcilla y limo (Lescure y Boulet, 1985; Pachensky *et al.*, 2001, L. Markesteijn, obs. per.) (mirar también Figura 5). La variación topográfica en la textura del suelo puede tener un efecto pronunciado en la relación entre la disponibilidad de humedad en el suelo y el potencial

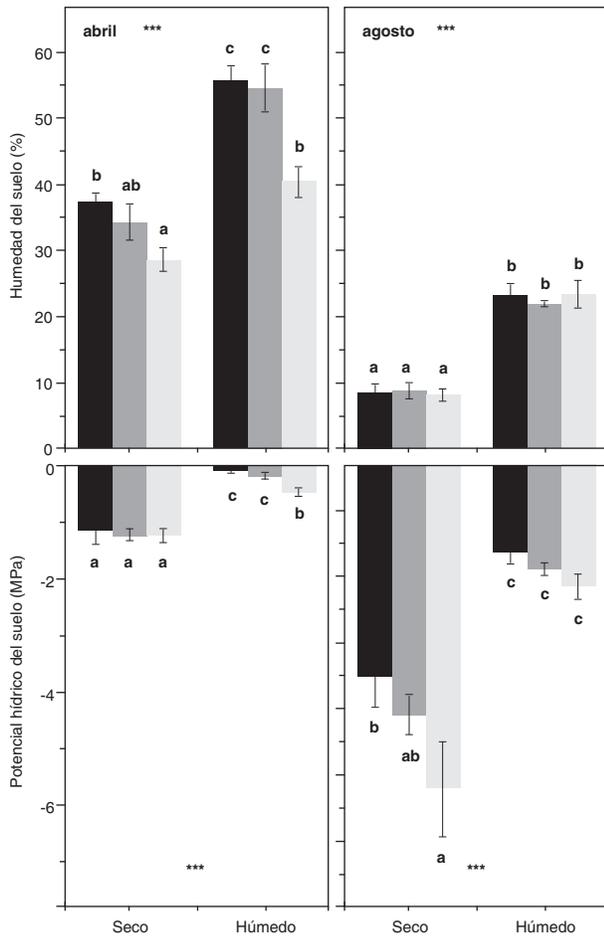


Figura 4. Cambios en disponibilidad de agua a lo largo de un gradiente topográfico en un bosque seco y un bosque húmedo al fin de la época de lluvia (abril) y en la época seca (agosto). Las barras muestran las medias de la humedad del suelo gravimétrica (%) y el potencial hídrico del suelo (MPa) en los primeros 20 cm del suelo en valles (negro), pendientes (gris oscuro) y cimas (gris claro) (± 1 ES). Las diferentes letras dentro de los gráficos indican diferencias significativas entre las posiciones topográficas dentro de los bosques: * $p < 0.001$.**

hídrico del suelo (la llamada curva de retención de agua en el suelo; ej. Figura 5). Con la dependencia de la retención hídrica con la variación topográfica, es posible explicar la relación inversa que encontramos en la humedad del suelo y el potencial hídrico. Lo explicamos con la ayuda de la figura 5 (derivada de Pachensky *et al.*, 2001). Nosotros indicamos anteriormente, que los suelos de textura fina tienen una mayor capacidad de retención de agua que los suelos de textura gruesa. Así, para cualquier contenido de humedad dado, los suelos finos tienen un potencial hídrico del suelo menor que los suelos gruesos, pero esto solo se verifica para suelos que no son ni muy secos ni muy húmedos (Figura

5, sub-cuadrante II.). En suelos húmedos los potenciales de agua pueden ser muy similares para diferentes posiciones topográficas a través de un rango de contenido de humedad del suelo (Figura 5, sub-cuadrante I.). Esto puede explicar por qué en abril los potenciales hídricos del suelo no se diferenciaron substancialmente con la topografía, mientras que si lo hicieron los contenidos de humedad en el suelo (Figura 4). Asimismo, los contenidos de humedad del suelo pueden ser muy similares para un rango de potenciales hídricos del suelo en suelos muy secos (Figura 5, sub-cuadrante III.). Esto puede explicar porque los contenidos de humedad del suelo no se diferenciaron a través de las posiciones topográficas en el bosque seco en el mes de agosto, mientras que si lo hicieron los potenciales hídricos del suelo (Figura. 4) (cf. Panayiotopoulos y Mullins, 1985). Nuestros resultados sugieren que tanto la elección de la metodología como el tiempo elegido en el año para evaluar la disponibilidad hídrica del suelo son cruciales en los bosques estacionales. Diferentes metodologías (humedad del suelo vs. potencial hídrico del suelo) pueden dar al parecer diferentes resultados que podrían llevar a las conclusiones opuestas.

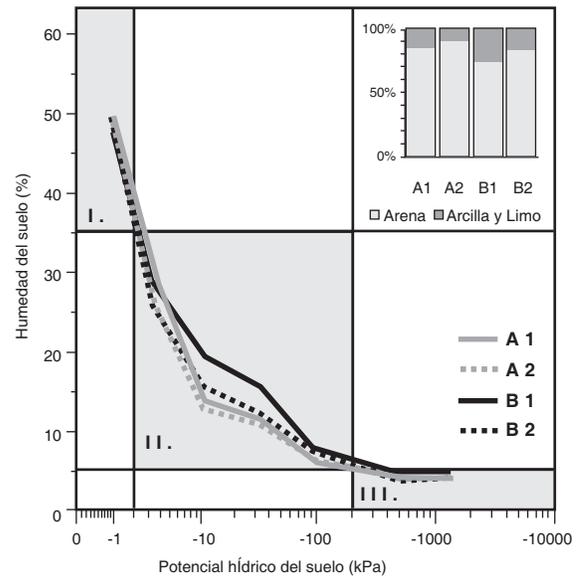


Figura 5. Ejemplo de las curvas de retención hídrica del suelo a lo largo de un gradiente topográfico derivado de un estudio en Maryland, EEUU. Las líneas continuas muestran la relación entre el contenido de agua en el suelo (%) y el potencial hídrico del suelo (kPa) para suelos en la parte alta de la pendiente (líneas grises; A1 y A2) y en la parte baja de la pendiente (líneas negras; B1 y B2). Sub-cuadrantes muestran la retención del suelo en; I.) suelo húmedo, II.) suelo moderadamente húmedo a seco, y III.) suelo seco. La gráfica de barras muestra diferencias en contenido de arena, arcilla y limo de los suelos en cuestión (Datos derivados de la tabla 2 en Pachepsky *et al.*, 2001)

Diferencias morfológicas entre plántulas de bosques secos y húmedos

La morfología de las plántulas difiere entre especies del bosque seco y húmedo (Tabla 1). En las especies del bosque seco se obtuvo una mayor fracción de biomasa radical y profundidad de enraizamiento, pero sin embargo una menor longitud y longitud específica de la raíz. En los bosques húmedos se mostraron con una mayor área foliar, área foliar específica y fracción de biomasa foliar (Tabla 1, Figura 6). Por lo tanto, respecto a la fracción de biomasa radical y la profundidad del enraizamiento, las especies del bosque seco se diferencian de las del húmedo en línea con la hipótesis del equilibrio funcional de Brouwer (1963). Esta hipótesis predice que bajo un régimen de estrés dado, las plantas maximizan su área superficial para favorecer así la captura del recurso más limitante. La disponibilidad hídrica para la planta es menor en bosques secos que en los húmedos (Figura 3 y 4). En los bosques secos, el agua puede ser considerada por lo tanto como el recurso más limitante para el crecimiento y supervivencia de la planta. Que las especies de bosques secos invierten un gran proporción de biomasa en el sistema radical también fue encontrada en especies de hábitats secos en otros estudios (cf. Hoffmann y Franco 2003). Como en la época seca, la disponibilidad del agua en la capa superficial del suelo descendió a valores muy bajos, probablemente no tiene sentido buscar el agua a mayores volúmenes de suelo. En suelos secos, las raíces finas podrían ser más susceptibles a la desecación que las gruesas. Con un profundo enraizamiento, las especies de bosques secos adquieren el agua de capas de suelo más profundas; donde en la época seca el agua es más abundante (Engelbrecht *et al.*, 2005). Los enraizamientos más profundos fueron encontrados en los ecosistemas secos (Canadell *et al.*, 1996; pero mirar Schenk y Jackson, 2002), para plántulas de bosques con largos periodos de sequía (Paz, 2003) y para especies de suelos secos arenosos (Yamada *et al.*, 2005). Esperamos que los sistemas radicales de las especies de bosques secos serían más elaborados, pero en contraste con nuestras expectativas, las especies de bosques secos no desarrollaron raíces más largas ni mostraron un mayor LER. Por lo tanto, no incrementaron su área superficial para favorecer la captura de agua aprovechándose de un mayor volumen de suelo ni la eficiencia. Una elevada inversión de biomasa puede facilitar el engrosamiento de la raíz principal para permitir así a las especies almacenar carbohidratos y agua. Las raíces engrosadas fueron observadas en especies

caducifolias adaptadas a aguantar periodos largos de sequía (Poorter & Markesteijn, 2008). Como en la época seca, la disponibilidad del agua en la capa superficial del suelo descendió a valores muy bajos, probablemente no tiene sentido buscar el agua a mayores volúmenes de suelo. En suelos secos, las raíces finas podrían ser más susceptibles a la desecación que las gruesas. La estrategia preferida en la búsqueda de agua en ecosistemas secos, parece ser mediante la introducción de las raíces a mayor profundidad más que mediante el incremento del volumen de suelo aprovechado. Por lo que las especies de bosques secos redujeron la cantidad de tejido transpiracional (bajo AF y AFE) y por lo tanto la pérdida de agua por transpiración. La reducción en el área foliar específica resulta en una tasa de fotosíntesis más elevada por unidad de área, y por lo tanto, en un uso de agua más eficiente en condiciones de sequía (Van den Boogaard *et al.*, 1995, Hayashida-Oliver *et al.*, 2001).

Esto podría indicar que una baja disponibilidad hídrica necesita una estrategia conservativa más que una estrategia de captura de recursos elevada. Nuestra hipótesis exponía que las plántulas de las especies de bosques húmedos deberían mostrar características relacionadas con la adquisición de luz. En los bosques húmedos el agua no es el mayor recurso limitante, pero si la disponibilidad de luz ya que esta es baja debido a una mayor densidad de vegetación (cf. Coomes y Grubb, 2000, Parker *et al.*, 2005). Las especies de bosques húmedos de hecho, incrementan su intercepción de luz invirtiendo más biomasa en el tejido foliar (elevado FBF), produciendo hojas con mayor área foliar por unidad de biomasa (mayor AFE), resultando en una mayor área foliar (AF). Además, mediante la producción de largos sistemas radicales (elevada LE), las especies de bosques húmedos aumentaron la búsqueda de recursos bajo suelo de una manera más económica (elevada LER). Aparentemente, las especies del bosque húmedo tienen una demanda alta de recursos del subsuelo y realizan una eficiente captura de agua y nutrientes para mantener altas tasas de crecimiento. Si la asimilación de carbono en el bosque húmedo es limitada por la baja disponibilidad de luz, las especies podrían usar más agua en vez del carbono como una fuente de recurso más asequible y económica para la elongación del sistema radical. También fue encontrado que las especies en áreas húmedas de Australia, poseían mayor longitud específica de la raíz que en las áreas más secas (Nicotra *et al.*, 2002; Paz, 2003).

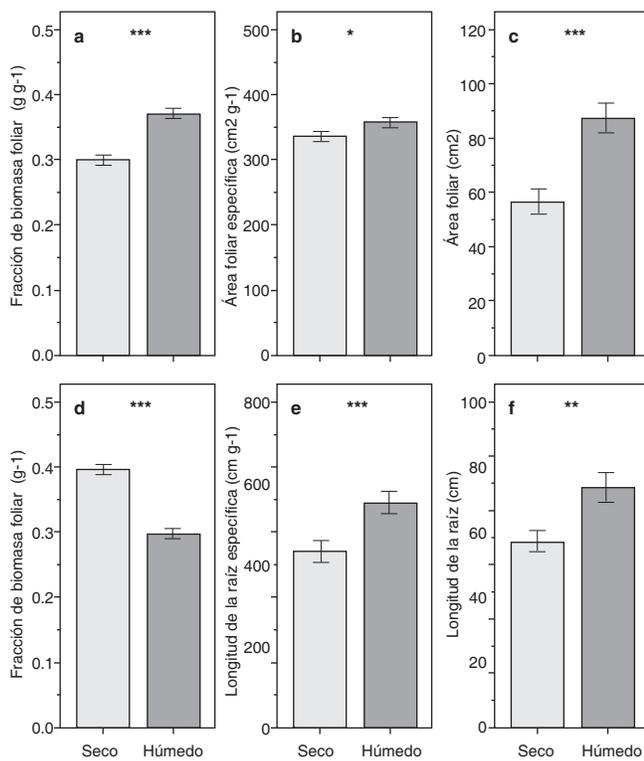


Figura 6. Diferencias en la morfología de las plántulas entre un bosque seco (gris claro) y un bosque húmedo (gris oscuro). Las figuras muestran el promedio (\pm error estándar) de los valores de las siguientes características; a) fracción de biomasa foliar, b) área foliar específica, c) área foliar, d) fracción de biomasa radical, e) longitud de la raíz específica, f) Longitud de la raíz. Diferencias significativas se muestran; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ and * $p < 0.001$.**

Supervivencia de las especies a la sequía
 En el experimento de sequía las especies se diferencian enormemente en su supervivencia en respuesta a la sequía, el tiempo medio de supervivencia hasta que el 50% de las plántulas moría, varió entre especies, desde 9 (*Triplaris americana*) a 180 días (*Amburana cearensis*). Las especies del bosque seco mostraron una media de supervivencia mayor que las especies del bosque húmedo (61.8 vs. 24.7 días) ($t = 2.3$, $df = 17.9$, $p < 0.05$), lo que indica que las especies del bosque seco están mejor adaptadas a soportar un mayor período de sequía (Poorter y Markesteijn, 2008).

Para evaluar como la morfología de las plántulas explica esta supervivencia a la sequía, se analizaron las correlaciones de seis características de las plántulas

con la supervivencia (en número de días) de las especies. La profundidad del enraizamiento no fue incluida, ya que no fue medida en el experimento.

Los análisis de correlación de Pearson mostraron que de las seis características, tres resultaron significativamente correlacionadas con la supervivencia. De estas tres, la fracción de biomasa foliar mostró una correlación negativa con la supervivencia, mientras que la correlación de la área foliar específica (AFE) y la fracción de biomasa radical (FBR) resultaron positivas (Tabla 1). Por consiguiente, esto implica que las especies con mejor supervivencia a la sequía invierten más biomasa en la producción de la raíz (alto FBR) y menos biomasa en la producción de las hojas, es decir, menos por unidad de biomasa de la planta (baja FBF) y menos por unidad de área foliar (alta AFE). Con una regresión múltiple hacia adelante se analizó cuáles de las seis características eran las mejores indicadores de la supervivencia de las especies a la sequía. El análisis resultó en un modelo en el que dos de las características explicaron el 60% de la variación en la supervivencia. El área específica foliar fue introducida primero, explicando cerca de 53% de la variación (Coeficiente estandarizado de regresión; $\beta = 0.525$, $p < 0.001$). La fracción de biomasa foliar explicó un 8% adicional de la variación de la supervivencia (Coeficiente estandarizado de regresión; $\beta = -0.327$, $p < 0.05$).

Como cabía esperar, las especies que invirtieron menos biomasa en las hojas (reducción de la transpiración) y más en el sistema radical (incremento del almacenamiento de agua y carbohidratos) mostraron estar mejor adaptados a la supervivencia de sequías pronunciadas. Una elevada área foliar específica resultó ser el mejor indicador de la supervivencia a la sequía entre especies lo cual parece en contradicción con nuestra hipótesis. En un estudio más elaborado, en el cual evaluamos más características de las plántulas, la abscisión de la hoja resultó ser la mejor estrategia de supervivencia a la sequía (Poorter y Markesteijn, 2008). Tener una elevada área foliar específica es típico para las especies caducifolias y permite incrementar la tasa fotosintética eficientemente para establecer una mayor tasa de crecimiento en su reducida época de crecimiento (Antuñez *et al.*, 2001; Eamus y Prior, 2001; Ruiz-Robledo y Villar, 2005; Markesteijn y Poorter, in press). Entre especies siempre-verdes el área específica no tuvo influencia en la supervivencia a la sequía.

Tabla 1. Diferencias en características de las plántulas entre bosques. Abreviaciones de las características como fueron usadas en el texto, sus valores medios (+ error estándar) y las estadísticas del t test son mostradas. Los coeficientes de Pearson muestran las correlaciones entre las características de las especies y la supervivencia a la sequía (Poorter y Markesteijn, 2008); ^{ns} p > 0.05, * p < 0.05, ** p < 0.01 y * p < 0.001.**

Característica	Abreviación	Media por bosque		Prueba de t			Pearson r	
		Bosque seco	Bosque húmedo	t	df	Sig.		
Área foliar (cm ²)	AF	56.8 ± 4.78	87.5 ± 5.29	-5.9	69	***	0.06	ns
Área foliar específica (cm ² g ⁻¹)	AFE	335 ± 7.86	357 ± 7.63	-2.5	69	*	0.53	***
Fracción de biomasa foliar (g g ⁻¹)	FBF	0.30 ± 0.01	0.37 ± 0.01	-6.3	69	***	-0.50	**
Longitud de raíz (cm)	LR	57.3 ± 3.32	73.8 ± 4.33	-2.8	69	**	-0.22	ns
Longitud específica de raíz (cm g ⁻¹)	LER	434 ± 27.7	553 ± 27.8	-4.0	69	***	-0.31	ns
Fracción de biomasa radical (g g ⁻¹)	FBR	0.40 ± 0.01	0.30 ± 0.01	8.9	69	***	0.49	**
Profundidad de enraizamiento (cm)	PE	16.7 ± 0.41	13.6 ± 0.30	6.2	68	***		

CONCLUSIONES

Los bosques secos y húmedos se diferencian substancialmente en la disponibilidad hídrica del suelo a varias escalas. Entre bosques, los secos tienen menores contenidos de humedad en el suelo y menores potenciales hídricos del suelo por un tiempo más largo que los bosques húmedos. Dentro de cada bosque, la disponibilidad hídrica del suelo varía con la topografía, y crece desde las cimas a los valles, probablemente debido a las diferencias del tipo de suelos. La variación entre bosques en la disponibilidad de agua en el suelo esta reflejado en claras diferencias en la morfología de las plántulas de las especies del bosque seco y húmedo. Las especies del bosque seco están adaptadas para captar y conservar el agua, mediante raíces profundas y gruesas y un área foliar reducida. Las especies del bosque húmedo están mejor adaptadas para incrementar la intercepción de luz la adquisición de nutrientes y agua por debajo del suelo. Estas especies tienen mayores áreas foliares, tejido foliar, área foliar específica y los sistemas radicales son más largos y finos. Con una reducción de la transpiración y un incremento del almacenamiento de agua y carbohidratos, las especies del bosque seco son más capaces de sobrevivir a la sequía que las especies del bosque húmedo. Una alta área foliar específica, típica para las especies caducifolias demostró ser el mejor indicador de la supervivencia de las plántulas.

AGRADECIMIENTOS

Quisiéramos expresar nuestra gratitud al Instituto Boliviano de Investigación Forestal (IBIF) por apoyarnos en nuestros estudios. Antes de todo deseamos reconocer a José Iraipi-Vaca por su gran conocimiento de los bosques y por su ayuda incondicional a través de nuestros estudios durante los últimos años. Además agradecemos a don Wicho (Ángel) Méndez, don Ricardo Méndez, don Juan Carlos Álvarez, Turian Palacios, Nelson Temo y Peter van Buuren por su ayuda en la recolección y medición de datos. Agradecemos a Inpa Parket Ltda. y La Chonta por permitirnos llevar a cabo en sus respectivos bosques nuestros estudios. Este estudio ha sido realizado gracias a la beca concedida por la escuela de graduación, 'Production Ecology and Resource Conservation' (PE&RC) del Universidad de Wageningen, Países Bajos, a LM y LP.

BIBLIOGRAFÍA

- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: Are there general patterns? *The Journal of Ecology*. 84: 597-608.
- Antuñez, I., E.C. Retamosa & R. Villar. 2001. Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia*. 128: 172-180.
- Baker, T. R., D. Burslem & M.D. Swaine. 2003. Associations between tree growth, soil fertility and water availability at local and regional scales in Ghanaian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 19: 109-125.
- Bawa, K.S. y A. Markham. 1995. Climate change and tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*. 10: 348-349.
- Bongers, F., L. Poorter & W.D. Hawthorne. 2004.. The forests of Upper Guinea: gradients in large species composition. En: Poorter, L. (Ed.). *Biodiversity of West African forests: an ecological atlas of woody plant species*. CABI, Wallingford. pp. 41-52.
- Bongers, F., L. Poorter, R.V. Rompaey & M.P.E. Parren. 1999. Distribution of twelve moist forest canopy tree species in Liberia and Cote d'Ivoire: response curves to a climatic gradient. *Journal of Vegetation Science*. 10: 371-382.
- Borchert, R. 1994. Soil and Stem Water Storage Determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*. 75: 1437-1449.
- Brouwer, R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek aan Landbouwgewassen*, 31-39.
- Bunker, D.E. y W.P. Carson. 2005. Drought stress and tropical forest woody seedlings: effect on community structure and composition. *Journal of Ecology*. 93: 794-806.
- Canadell, J., R.B. Jackson, J.B. Ehleringer, H.A. Mooney, O.E. Sala & E.D. Schulze. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale, *Oecologia*. 108: 583-595.
- Clark, D.B. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*. 80: 2662-2675.
- Comita, L. S., R. Condit & S.P. Hubbell. 2007. Developmental changes in habitat associations of tropical trees. *Journal of Ecology*. 95: 482-492.
- Coomes, D.A. y P.J. Grubb. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*. 70: 171-207.
- Craine, J.M. 2002. Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology*. 165: 85-100.
- Dawkins, H.C. y D.R.B. Field. 1978. A long-term surveillance system for British woodland vegetation. Department of Forestry, Oxford University, Oxford, UK.
- Daws, M.I., C.E Mullins, D.F.R.P. Burslem, S.R. Paton & J.W. Dalling. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*. 238: 79-89.
- Deka, R.N., M. Wairiu, P.W. Mtakwa, C.E. Mullins, E.M. Veenendaal, E. M. & J. Townend. 1995. Use and accuracy of the filter-paper technique for measurement of soil matric potential. *European Journal of Soil Science*. 46: 233-238.
- De Wit, C.T. 1959. Potential photosynthesis of crop surfaces. *Netherlands Journal of Agricultural Science*. 7:141
- Eamus, D. y L. Prior. 2001. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: Comparisons among phenologies. *Advances in Ecological Research*. 32:113-197.
- Engelbrecht, B.M.J., L.S. Comita, R- Condit, T.A. Kursar, M.T. Tyree, B.L. Turner & S.P. Hubbell. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*. 447: 80-82.
- Engelbrecht, B. M. J., J.W. Dalling, T.R.H. Pearson, R.L. Wolf, D.A. Gálvez, T. Koehler, M.T. Tyree, y T.A. Kursar. 2006. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*. 148: 258-269.
- Engelbrecht, B.M.J. y T.A. Kursar. 2003. Comparative drought-resistance of seedlings of 28 species of co-occurring tropical woody plants. *Oecologia*. 136: 383-393.
- Engelbrecht, B.M.J., T.A. Kursar & M.T. Tyree. 2005. Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest, *Trees*. 19: 312-321.
- Evans, G.C. 1972. *The quantitative analysis of plant growth*. Studies in Ecology Vol.1 University of California Press, Berkeley

- Fawcett, R. G. y N. Collis-George. 1967. A filter-paper method for determining the moisture characteristics of soil. *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. 7: 162–167.
- Fitter, A.H. 1985.. Functional significance of root morphology and root system architecture. In: *Ecological interactions in soil*. En: A.H. Fitter, D.J. Atkinson, R.D. J. y U.M. B.(Eds.), Vol. Special Publication of the British Ecological Society No. 4. Blackwell, Oxford. UK. pp. 87-106.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75: 1-34.
- Gerhardt, K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management*. 82: 33-48.
- Gilbert, G.S. 2001. Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panamá. *Oecologia*. 127:509-516.
- Givnish, T. J. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva fennica*. 36: 703.
- Hall, J.B. y M.D. Swaine. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest: forest vegetation in Ghana Junk, La Haya, Holanda.
- Harms, K.E., R. Condit, S.P. Hubbell & R.B. Foster. 2001. Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology*. 89: 947-959.
- Hayashida-Oliver, Y., R. Boot & L. Poorter. 2001. Influencia de disponibilidad de agua y luz en el crecimiento y la morfología de plantines de *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Bertholletia excelsa*. *Ecología en Bolivia*. 35:51-60.
- Hillel, D. 1998. *Environmental soil physics: fundamentals, applications, and environmental considerations*. Academic Press. , San Diego. EEUU. 709 p.
- Hoffmann, W.A., y A.C. Franco. 2003. Comparative growth analysis of tropical forest and savanna woody plants using phylogenetically independent contrasts. *Journal of Ecology*. 91: 475–484.
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*. 24: 519-570.
- Huante, P., E. Rincon & M. Gavito. 1992. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees-Structure and Function*. 6: 77-82.
- Hulme, M. y D. Viner. 1998. A climate change scenario for the tropics. *Climatic Change*. 39: 145-176.
- Iljin, W. S. 1957. Drought resistance in plants and physiological processes. *Annual Review of Plant Physiology*. 8: 257-274
- Jardim, A., T.J. Killeen & A. Fuentes. 2003. *Guía de los árboles y arbustos del bosque seco chiquitano, Bolivia* Editorial FAN, Santa Cruz de la Sierra. Bolivia
- Jenny, H. 1980. *The soil resource: origin and behavior*. Springer-Verlag. Berlin. Alemania.
- Killeen, T. J., A. Jardim, F. Mamani, and N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803-827.
- Kobe, R.K., S.W. Pacala, J.A. Silander Jr. & C.D. Canham. 1995. Juvenile Tree Survivorship as a Component of Shade Tolerance. *Ecological Applications*. 5: 517-532.
- Kramer, P. J. y J.S. Boyer. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, Inc., San Diego. EEUU. 495 p.
- Lavelle, P. y A.V. Spain. 2002. *Soil ecology*. Springer-Verlag. Berlin. Alemania. 688 p.
- Lescure, J. P. y R. Boulet. 1985. Relationships between soil and vegetation in a tropical rain forest in French Guiana. *Biotropica*. 17: 155-164.
- Lopez, V. 2005. Supervivencia y crecimiento en dos condiciones de luz para especies arbóreas de bosque seco y bosque húmedo. Tesis de Licenciatura Universidad Autónoma Gabriel René Moreno. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Markesteyn, L. y L. Poorter. En Prensa. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*.
- Milthorpe, F. L. y E.J. Spencer. 1957. Experimental studies of the factors controlling transpiration: III. The interrelations between transportation rate, stomatal movement, and leaf water content. *Journal of Experimental Botany*. 8: 413-437.
- Newman, E.I. 1966. A method of estimating the total length of root in a sample. *The Journal of Applied Ecology*. 3: 139-145.

- Nicotra, A.B., N. Babicka & M. Westoby. 2002. Seedling root anatomy and morphology: An examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*. 130: 136-145.
- Panayiotopoulos, K.P. y C.E. Mullins. 1985. Packing of sands. *European Journal of Soil Science*. 36: 129-139.
- Pachepsky, Y. A., D.J. Timlin & W.J. Rawls. 2001. Soil water retention as related to topographic variables. *Soil Science Society of America Journal*. 65: 1787-1795.
- Parker, G., C. Tinoco-Ojanguren, A. Martínez-Yrizar & M. Maass. 2005. Seasonal balance and vertical pattern of photosynthetically active radiation within canopies of a tropical dry deciduous forest ecosystem in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 21: 283-295.
- Paz, H. 2003. Root/Shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica*. 35: 318-332.
- Phillips, O. L., P.N. Vargas, A.L. Monteagudo, A.P. Cruz, M.E.C. Zans, W.G. Sanchez, M. Yli-Halla & S. Rose. 2003. Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*. 91:757-775.
- Poorter, H. y O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂. *Australian Journal of Plant Physiology*. 27: 595-607.
- Poorter, L. 2005. Resource capture and use by tropical forest tree seedlings and their consequences for competition. En: D.F.R.P. Burslem, M.A. Pinard y S.E. Hartley (Eds.). *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University Press, Cambridge. Reino Unido. pp. 35-64.
- Poorter, L. y Y. Hayashida-Oliver. 2000. Effects of seasonal drought on gap and understorey seedlings in a Bolivian moist forest. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 481-498.
- Poorter, L. y L. Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*. 40: 321-331.
- Potts, M. D., P.S. Ashton, L.S. Kaufman & J.B. Plotkin. 2002. Habitat patterns in tropical rain forests: A comparison of 105 plots in northwest Borneo. *Ecology*. 83: 2782-2797.
- Raynaud, X. y P. Leadley. 2004. Soil characteristics play a key role in modeling nutrient competition in plant communities. *Ecology*. 85: 2200-2214.
- Reich, P.B. y R. Borchert. 1984. Water Stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *The Journal of Ecology*. 72: 61-74.
- Ruiz-Robledo, J. y R. Villar. 2005. Relative growth rate and biomass allocation in ten woody species with different leaf longevity using phylogenetic independent contrasts PICs. *Plant biology*. 7: 484-494.
- Saxton, K. E., W.J. Rawls, J.S. Romberger & R.I. Papendick. 1986. Estimating generalized soil-water characteristics from texture. *Soil Science Society of America Journal*. 50: 1031-1036.
- Schenk, H.J. y R.B. Jackson. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Ecology*. 90: 480-494.
- Slot, M. y L. Poorter. 2007. Diversity of tropical tree seedling responses to drought. *Biotropica*. 39: 683-690.
- Sollins, P. 1998. Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology*. 79: 23-30.
- Swaine, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Journal of Ecology*. 84:419-428.
- Ter Steege, H., N.C. Pitman, O.L. Phillips, J. Chave, D. Sabatier, A. Duque, J.F. Molino, M.F. Prevoist, R. Spichiger & H. Castellanos. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*. 443: 444-447.
- Tobin, M.F., O.R. Lopez & T.A. Kursar. 1999. Responses of tropical understorey plants to a severe drought: tolerance and avoidance of water stress. *Biotropica*. 31: 570-578.
- Tyree, M.T., B.M.J. Engelbrecht, G. Vargas & T.A. Kursar. 2003. Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama: relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*. 132: 1439-1447.
- Vaadia, Y., Raney, F. C. & Hagan, R. M. 1961. *Plant Water Deficits and Physiological Processes*. Annual Reviews in Plant Physiology. 12: 265-292.

- Valencia, R., R.B. Foster, G. Villa, R. Condit, J.C. Svenning, C. Hernandez, K. Romoleroux, E. Losos, E. Magar & H. Balslev. 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*. 92: 214-229.
- Van Berloo, J. 1998. *Pixels, Image analysis 1.3*, Vol. 1. Wageningen University, Wageningen, Holanda.
- Walsh, R. P. D. 1996. Climate. En: P. W. Richards (Ed.), *The tropical rain forest: An ecological study*, 2^{do} edition. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. pp. 159–205.
- Walter, H. 1985. *Vegetation of the earth, and ecological systems of the geo-biosphere*. 2do edition. Heidelberg Science Library. Heidelberg. Alemania.
- Webb, C.O., y D.R. Peart. 2000. Habitat associations of trees and seedlings in a Bornean rain forest. *Journal of Ecology*. 88: 464-478.
- Wright, S. J., J.L. Machado, S.S. Mulkey & P. Smith. 1992. Drought acclimation among tropical forest shrubs *Psychotria*, *Rubiaceae*. *Oecologia*. 89: 457–463.
- Yamada, T., E. Suzuki, T. Yamakura & S. Tan. 2005. Tap-root depth of tropical seedlings in relation to species-specific edaphic preferences. *Journal of Tropical Ecology*. 21:155-160.