



POTENCIAL HÍDRICO XILEMÁTICO EN CUATRO ESPECIES ARBUSTIVAS NATIVAS DEL NORESTE DE MÉXICO

XYLEM WATER POTENTIAL IN FOUR NATIVE BROWSE SPECIES FROM NORTHEASTERN MEXICO

Humberto González Rodríguez¹; Israel Cantú Silva¹; Roque Gonzalo Ramírez Lozano^{2*}; Marco Vinicio Gómez Meza³; Marisela Pando Moreno¹; Juan Manuel López Hernández¹.

¹Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Forestales, Apartado Postal 41, Linares N. L., C. P. 67700, MÉXICO.

²Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, Monterrey, N.L. MÉXICO.

Correo-e: roque.ramirezlz@uanl.edu.mx (*Autor para correspondencia).

³Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Economía, Monterrey, N.L. MÉXICO.

RESUMEN

Dado que el estrés hídrico es el principal factor limitante en esta región, el estudio tuvo como objetivo determinar cómo el potencial hídrico xilemático (Ψ) de especies arbustivas nativas tales como *Celtis pallida* (Ulmaceae), *Acacia amentacea* (Leguminosae), *Forestiera angustifolia* (Oleaceae) y *Parkinsonia texana* (Leguminosae) es influido por el contenido de humedad del suelo, la temperatura del aire, la humedad relativa y la precipitación. El estudio se llevó a cabo en un área localizada en el municipio de China, Nuevo León. Usando una bomba de presión tipo Scholander los Ψ fueron estimados a intervalos de 15 días entre enero 15 y septiembre 28 de 2009, en cinco plantas de cada especie a las 06:00 h (pre-amanecer) y 14:00 h (mediodía). En el periodo más húmedo, el Ψ al pre-amanecer varió de -0.30 (*C. pallida*) a -0.90 MPa (*P. texana*); en cambio, en el periodo más seco, el Ψ al pre-amanecer fluctuó de -2.18 (*P. texana*) a -3.94 MPa (*F. angustifolia*). Al mediodía, *P. texana* y *F. angustifolia* tuvieron el mayor (-1.14 MPa) y menor (-3.38 MPa) valor, respectivamente. El contenido promedio de humedad en el suelo en el perfil de profundidad de 0-50 cm explicó entre 82 y 33 % de la variación del Ψ al pre-amanecer. El Ψ del mediodía, los contenidos de humedad del suelo a diferentes profundidades y la humedad relativa se correlacionaron significativamente y positivamente con el Ψ al pre-amanecer; en cambio la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor se correlacionaron negativamente. Dado que *A. amentacea* y *P. texana* mantuvieron altos valores en el Ψ al pre-amanecer y al mediodía bajo condiciones de estrés hídrico, estas especies pueden ser consideradas como especies tolerantes a la sequía.

ABSTRACT

Since water stress is the most limiting factor in this region, the aim of the current study was to establish how the xylem water potential (Ψ) in native shrubs such as *Celtis pallida* (Ulmaceae), *Acacia amentacea* (Leguminosae), *Forestiera angustifolia* (Oleaceae), and *Parkinsonia texana* (Leguminosae) is influenced by soil water content, air temperature, relative humidity, and rainfall. The study was carried out in an area located the municipality of China, state of Nuevo Leon. Using a Scholander pressure bomb the Ψ were estimated at 15 days intervals between January 15 and September 28, 2009 in five different plants per species at 06:00 h (predawn) and 14:00 h (midday). At the wettest period, Ψ oscillated from -0.30 (*C. pallida*) to -0.90 MPa (*P. texana*) at predawn, in contrast, at the driest period, Ψ oscillated from -2.18 (*P. texana*) to -3.94 MPa (*F. angustifolia*) at predawn. At midday, *P. texana* and *F. angustifolia* achieved the highest (-1.14 MPa) and lowest (-3.38 MPa) Ψ values, respectively. Average soil water content at depth profile 0-50cm showed between 82 and 33 % of the variation of Ψ at predawn. Soil water content at different soil depths, and relative humidity were significantly and positively correlated with Ψ at predawn; whereas air temperature and vapor pressure deficit was negatively correlated. *A. amentacea* and *P. texana* maintained high values in Ψ at predawn and midday under water stress conditions, so these species may be considered as drought tolerant species.

Recibido: 20 de septiembre, 2010
Aceptado: 22 de octubre, 2010
doi: 10.5154/r.rchscfa. 2010.09.080
www.chapingo.mex/revistas

PALABRAS CLAVE: *Celtis pallida*, *Acacia amentacea*, *Forestiera angustifolia*, *Parkinsonia texana*, sequía, contenido de humedad en el suelo, potencial hídrico.

KEY WORDS: *Celtis pallida*, *Acacia amentacea*, *Forestiera angustifolia*, *Parkinsonia texana*, drought, soil water content, water potential.

INTRODUCCIÓN

El matorral espinoso tamaulipeco situado en el noroeste de México se caracteriza por una precipitación media anual de 600 mm y una evapotranspiración potencial anual de 2,200 mm. Los árboles y arbustos de esta región crecen en condiciones ambientales adversas, y tienen que ajustar estacionalmente sus características morfo-fisiológicas para enfrentar satisfactoriamente los cambios en la disponibilidad de agua en el suelo (Bucci *et al.*, 2008). Existen adaptaciones que explican estas diferencias y que pueden ser fácilmente relacionadas con la capacidad de mantener el estado hídrico (potencial hídrico el contenido relativo de agua, CRA).

La gran diversidad de arbustos nativos de esta región refleja la plasticidad entre estas especies debido a que han desarrollado mecanismos eficaces para enfrentar un ambiente adverso. Por tanto, árboles pequeños y arbustos han desarrollado atributos morfológicos y fisiológicos característicos para la adaptación a factores ambientales limitantes, especialmente en sitios vulnerables a la sequía. Las estrategias involucran: abscisión prematura de las hojas, área foliar reducida, un extenso sistema radicular más profundo, la acumulación de cera en la epidermis de la hoja, asociada a la reducción de la pérdida de agua por el cierre de los estomas, y la acumulación de solutos orgánicos e inorgánicos (Newton *et al.*, 1991).

El estudio de las especies nativas de esta región ofrece la oportunidad de investigar, desde una perspectiva ecofisiológica, la respuesta de las especies arbustivas a los cambios en la disponibilidad de recursos, en este caso el contenido de humedad del suelo, con el fin de lograr una mejor comprensión de cómo este ecosistema puede mantener la productividad de biomasa. Sin embargo, pocos estudios (Stienen *et al.*, 1989; González *et al.*, 2000, 2004) han tratado de relacionar directamente el estado hídrico de las especies arbustivas nativas a la sequía que se presenta durante el verano en esta región de México. Por tanto, este estudio se realizó con el objeto de evaluar la relación entre los potenciales hídricos de la planta con la disponibilidad de agua en el suelo en cuatro especies de arbustos nativos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el "Rancho Zaragoza" (25° 31' N, 99° 16' W; elev. 200 m) en el municipio de China, Nuevo León, México. El clima es subtropical y semi-árido con un verano cálido. La temperatura media anual del aire y la precipitación es de 22 °C y 500 mm, respectivamente. El principal tipo de vegetación se conoce como el matorral espinoso tamaulipeco o matorral

INTRODUCTION

The Tamaulipan Thornscrub located northeastern Mexico is characterized by an average annual precipitation of 600 mm and a yearly potential evapotranspiration of 2,200 mm. Shrubs and trees from this region grow under adverse environmental conditions, adjusting seasonally their morpho-physiological traits to cope successfully with changes in soil water availability (Bucci *et al.*, 2008). There are adjustments that explain these differences and they can be related to the ability to maintain hydric status (water potential and/or relative water content, RWC).

The great diversity of native shrubs in this region reflects the plasticity among these species due to development of effective mechanisms to confront an adverse environment. Therefore, shrub and tree plants have evolved key morphological and physiological attributes necessary for adaptation to limiting environmental factors, especially in drought-prone sites. Strategies involve: early leaf abscission, limited leaf area, an extensive and deeper root system, epidermal wax accumulation, associated with of water loss reduction by stomatal closure, and accumulation of organic and inorganic solutes (Newton *et al.*, 1991).

The study of native species in this region provides an opportunity to research, from an ecophysiological perspective, the response of shrub species to changes in resource availability, in this case, soil moisture content, in order to gain a better understanding of how such an ecosystem may sustain biomass productivity. However, few studies (Stienen *et al.*, 1989; González *et al.*, 2000, 2004) have attempted to directly relate water status of native shrub species to drought during summer in this region. Thus, this study was conducted to assess the relationship among plants water potentials with soil water availability in four native shrub species.

MATERIALS AND METHODS

Research site

This study was carried out at the Zaragoza ranch (25°31' N; 99°16' W; elev. 200 m) municipality of China, state of Nuevo Leon, Mexico. The climate is subtropical and semi-arid with a warm summer. Annual mean air temperature is 22 °C and rainfall 500 mm. The main type of vegetation is known as the Tamaulipan Thornscrub or Subtropical Thornscrub Woodlands (SPP-INEGI, 1986). The dominant soils are deep, dark-gray, lime-clay vertisol, with montmorillonite, which shrink and swell noticeably as soil moisture content varies. Some physical and chemical properties of the soil at profile depths of 0-20 cm and 20-40 cm are shown in Table 1.

CUADRO 1. Algunas propiedades físicas y químicas del suelo a dos perfiles de profundidad en el sitio de estudio.**TABLE 1. Some physical and chemical properties of soil at two depth profiles in the experimental plot.**

Perfil de profundidad del suelo (cm)	Densidad aparente (mg·m ⁻³)	Arena	Limo	Arcilla	Retención de agua (kg·kg ⁻¹)		pH	Conductividad eléctrica (μS·cm ⁻¹)	Materia orgánica (%)
		g·kg ⁻¹			-0.03 (MPa)	-1.2 (MPa)			
0 a 20	1.36	230	490	280	0.279	0.177	8.35	99.41	5.8
20 a 40	1.44	129	470	400	0.292	0.215	8.59	149.83	5.6

espinoso subtropical (SPP-INEGI, 1986). Los suelos dominantes son profundos, de color gris oscuro, vertisoles de textura arcillo-limosa, con montmorillonita, el cual se expande y contrae notablemente conforme el contenido de humedad del suelo varía. Algunas propiedades físicas y químicas del suelo a un perfil de profundidad de 0 a 20 cm y 20 a 40 cm se muestran en la Cuadro 1.

Material vegetal y medición del potencial hídrico

Cinco plantas de las especies arbustivas: *Acacia amentacea* Benth. (Leguminosae; arbusto de hoja caduca; hojas compuestas micrófilas), *Celtis pallida* Torr. (Ulmaceae; arbusto espinoso de hoja perenne, ovalada y de bordes lisos), *Forestiera angustifolia* Torr. (Oleaceae; arbusto de hoja perenne con ramas rígidas y densas) y *Parkinsonia texana* (A. Gray) S. Watson var. *macra* (I. M. Johnst.) Isely (Leguminosae; árbol pequeño caducifolio y espinoso) fueron seleccionadas al azar dentro de una parcela sin disturbio, previamente delimitada del matorral de 20 m x 20 m para la determinación del potencial hídrico xilemático (Ψ , MPa) (González *et al.*, 2004). Las mediciones se llevaron a cabo a intervalos de 15 días (entre el 15 de enero y el 28 de septiembre de 2009) a partir de ramillas terminales recolectadas a las 06:00 h (pre-amanecer, Ψ_{pd}) y a las 14:00 h (mediodía, Ψ_{md}). El potencial hídrico se estimó utilizando la bomba de presión Scholander (Modelo 3005, SoilMoisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA) (Ritchie y Hinckley, 1975). Una ramilla terminal, con hojas completamente expandidas, fue escindida y muestreada de la parte media y sombreada de cada planta. Las mediciones se realizaron 10 a 25 segundos después de recolectar las muestras. La presión suministrada a la cámara fue a una tasa de 0.05 MPa·s⁻¹. Por razones de seguridad y por instrucciones de operación, el límite inferior de la cámara de presión fue de -7.3 MPa.

Variables ambientales

La temperatura del aire (°C) y la humedad relativa (%) se registraron diariamente utilizando un registrador de datos HOBO Pro (Serie HOBO Pro Temp/HR, Forestry Suppliers, Inc., Jackson, MS, EE.UU.). La precipi-

Plant material and water potential measurements

Five plants of the shrub species: *Acacia amentacea* Benth. (Leguminosae; deciduous shrub; mycophyllous compound leaves), *Celtis pallida* Torr. (Ulmaceae; evergreen thorny shrub with oval and smooth-edged leaves), *Forestiera angustifolia* Torr. (Oleaceae; evergreen shrub with stiff and dense branches), and *Parkinsonia texana* (A. Gray) S. Watson var. *macra* (I. M. Johnst.) Isely (Leguminosae; small thorny deciduous tree) were randomly selected from an undisturbed plot, previously delimited (20 m x 20 m) in order to establish the stem water potential (Ψ , MPa) (González *et al.*, 2004). Measurements were obtained, at 15-days intervals (between January 15 and September 28, 2009) from terminal twigs collected at 06:00 h (predawn, Ψ_{pd}) and 14:00 h (midday, Ψ_{md}). Water potential was established using a Scholander pressure bomb (Model 3005, SoilMoisture Equipment Corp., Santa Barbara, CA, USA) (Ritchie and Hinckley, 1975). One terminal twig, with fully expanded leaves, was excised and sampled from the middle and shaded side of each plant. Measurements were performed 10-25 seconds after collecting the samples. Pressure supplied to the chamber was at a rate of 0.05 MPa·s⁻¹. For safety reasons and operating instructions, the lowest limit of the pressure chamber was -7.3 MPa.

Environmental data

Air temperature (°C) and relative humidity (%) were registered daily using a HOBO Pro Data Logger (HOBO Pro Temp/RH Series, Forestry Suppliers, Inc., Jackson, MS, USA). Daily rainfall (mm) was obtained from a Tipping Bucket Rain Gauge (Forestry Suppliers, Inc.). Air temperature and relative humidity were used to calculate vapor pressure deficit (VPD, kPa) (Rosenberg *et al.*, 1983). Gravimetric soil water content (%) on each sampling date was established in soil samples at depths of 0-10, 10-20, 20-30, 30-40, and 40-50 cm using a soil sampling tube (SoilMoisture Equipment Corp.). Gravimetric soil water content was identified by drying soil samples in an oven at 105 °C for 72 hrs, and it was expressed as percentage of dry weight. At each sampling date and soil depth profile, four replicates were used for

tación diaria (mm) se registró utilizando un pluviómetro automatizado con balancín (Forestry Suppliers, Inc.). La temperatura del aire y la humedad relativa se utilizaron para calcular el déficit de presión de vapor (DPV, kPa) (Rosenberg *et al.*, 1983). El contenido gravimétrico de humedad del suelo (%) en cada fecha de muestreo se determinó en muestras de suelo a profundidades de 0 a 10, 10 a 20, 20 a 30, 30 a 40 y 40 a 50 cm mediante el uso de una barrena de suelos (SoilMoisture Equipment Corp.). El contenido gravimétrico de la humedad del suelo se determinó mediante el secado de muestras de suelo en un horno a 105 °C durante 72 horas y se expresó en porcentaje de peso seco. En cada fecha de muestreo y perfil de profundidad del suelo, se utilizaron cuatro repeticiones para cada determinación del contenido de agua del suelo.

Análisis estadísticos

Para detectar diferencias significativas entre los perfiles de profundidad del suelo para el contenido de agua del suelo, se utilizó un diseño completamente al azar de cada fecha de muestreo. Las diferencias fueron validadas mediante la prueba de Tukey ($P = 0.05$) para todas las comparaciones por pares (Wackerly *et al.*, 2002). Dado que para la mayoría de los análisis de la varianza de las fechas de muestreo no mostraron los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas para datos del contenido de humedad del suelo según las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y la de Levene, respectivamente (Brown y Forsythe, 1974; Steel y Torrie 1980), por tanto, la transformación arco-seno de la raíz cuadrada del contenido gravimétrico de humedad del suelo (%) fue empleada para reunir los supuestos de las pruebas. De manera similar, los datos experimentales del Ψ_{pd} y del Ψ_{md} fueron sometidos a un diseño completamente al azar. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se analizaron mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y la de Levene, respectivamente (Brown y Forsythe, 1974; Steel y Torrie, 1980), indicando que los datos del Ψ_{pd} y del Ψ_{md} no presentan una distribución normal. Dado que para la mayoría de las fechas de muestreo el ANOVA no mostró los supuestos de igualdad de varianzas, por tanto, la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis fue empleada (Ott, 1993). Asimismo, se realizaron análisis de regresión (Ott, 1993) entre el Ψ_{md} y el Ψ_{pd} , y entre el Ψ_{pd} con el contenido promedio de humedad del suelo de los cinco perfiles de suelo de cada fecha de muestreo. De acuerdo con los objetivos de este estudio, la relación entre los datos de los potenciales hídricos (Ψ_{pd} o Ψ_{md}) y las variables ambientales prevalecientes (contenido gravimétrico de humedad del suelo, la temperatura media mensual del aire, humedad relativa media mensual, promedio mensual del déficit de presión de vapor y la precipitación mensual) correspondientes a las fechas

each soil water content determination.

Statistical analyses

To detect significant differences among soil depth profiles for soil water content, completely randomized design was used at each sampling date. Differences were validated using Tukey's honestly significant difference (HSD) test and were considered statistically significant at $P=0.05$ for all pair-wise comparisons (Wackerly *et al.*, 2002). In view of the fact that most sampling dates analysis of variance did not show normal distribution assumption and homogeneity of variances for soil water content data according to Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively (Brown and Forsythe 1974; Steel and Torrie 1980), thus, the arcsine transformation of the square root gravimetric soil water content (%) was employed to meet the assumptions of the tests. Likewise, Ψ_{pd} and Ψ_{md} experimental data were subjected to a completely randomized design. The assumptions of normality and homogeneity of variances were tested using Kolmogorov-Smirnov and Levene tests, respectively (Brown and Forsythe, 1974; Steel and Torrie, 1980) showing that Ψ_{pd} and Ψ_{md} data are not normally distributed. Since for most sampling dates ANOVA did not show assumptions of equal variance, thus, Kruskal-Wallis non parametric test was employed (Ott, 1993). Furthermore, regression analyses were performed (Ott, 1993) between Ψ_{md} and Ψ_{pd} and between Ψ_{pd} with the average soil water content in the five soil profiles of each sampling date. According to the objectives of this study, the relationship between water potential data (Ψ_{pd} or Ψ_{md}) and prevailing environmental variables (gravimetric soil water content, mean monthly air temperature, mean monthly relative humidity, monthly mean vapor pressure deficit, and monthly precipitation) according to sampling dates were pooled and Spearman's rank correlation coefficient was performed since the null hypothesis of normality was rejected at $P<0.05$. For these analyses, mean values per species according to each sampling date were considered. All applied statistical methods were performed according to the SPSS® (Statistical Package for the Social Sciences) software package (standard released version 13.0 for Windows, SPSS Inc., Chicago, IL).

RESULTS AND DISCUSSION

Environmental conditions during the experimental period

Maximum and minimum mean air temperatures, relative humidity and cumulative monthly precipitation are shown in Figure 1. Total rainfall recorded at the research site during the study period was 225.8 mm. This amount was quite unusual since May and June, when historical

de muestreo se agruparon y el análisis de correlación de Spearman o por rangos fueron realizados, ya que la hipótesis nula de normalidad fue rechazada a $P < 0.05$. Para estos análisis, los valores promedio por especie correspondiente a cada fecha de muestreo fueron considerados. Todos los métodos estadísticos aplicados fueron de acuerdo con el programa SPSS® (Statistical Package for Social Sciences) paquete de software (versión estándar lanzada 13.0 para Windows, SPSS Inc., Chicago, IL).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Condiciones ambientales durante el periodo experimental

Los promedios máximos y mínimos de la temperatura del aire, humedad relativa y precipitación mensual acumulada se muestran en la Figura 1. La precipitación total registrada en el sitio donde se llevó a cabo la investigación durante el periodo de estudio fue de 225.8 mm. Esta cantidad fue inusual, dado que mayo y junio, que son los meses donde históricamente se presentan lluvias, se comportaron relativamente como meses secos. Las condiciones ambientales erráticas y secas que se observaron durante la mayor parte del periodo experimental podrían estar relacionadas con frecuentes temporadas de condiciones ambientales extremas tales como sequías, siendo típicas de la región noreste de México (González *et al.*, 2000, 2004).

El análisis estadístico muestra que sólo hubo diferencias ($P < 0.05$) entre los perfiles de suelo en cuatro (marzo 1, marzo 28, agosto 14 y agosto 29) de un total de dieciocho fechas de muestreo. Los valores más altos (28 %, $P < 0.001$; Cuadro 2) en el contenido gravimétrico de humedad del suelo a una profundidad de 0 a 10 cm con respecto a las capas por debajo de 10 a 20 cm, se presentaron en agosto 29, el cual coincide con un pico de lluvia. En general, ya que la mayoría del periodo experimental (enero 15 a agosto 14) permaneció seco, el contenido gravimétrico de humedad del suelo en los cinco perfiles de profundidad fluctuó entre 5 y 15 % y, como consecuencia, no se detectaron diferencias significativas.

Variación estacional en el potencial hídrico del xilema

En ocho fechas de muestreo, de un total de dieciocho, los valores en el Ψ_{pd} mostraron diferencias significativas ($P < 0.05$) entre las especies arbustivas estudiadas (Cuadro 3). En general, la tendencia del potencial hídrico del xilema varió entre las especies arbustivas cuando los valores fueron inferiores a -1.5 MPa, en particular en *C. pallida* y *F. angustifolia*, en cuyos casos los valores observados en el Ψ_{pd} estuvieron por debajo de -3.0 MPa. En la fecha de muestreo más húmedo, septiembre 15 y septiembre 28, los valores más altos en

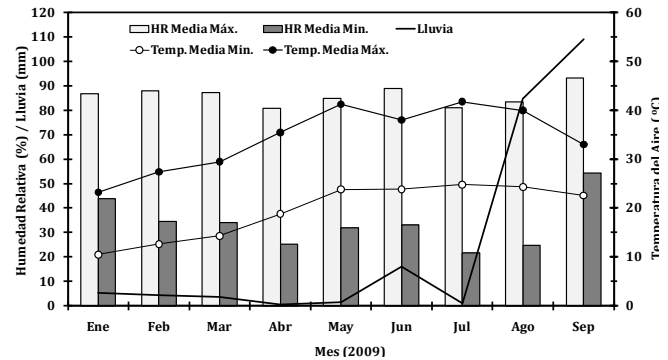


FIGURA 1. Medias máximas y mínimas mensuales para humedad relativa (HR) y temperatura (Temp.) del aire, y precipitación mensual acumulada durante el periodo de estudio en el sitio de investigación.

FIGURE 1. Maximum and minimum mean relative humidity (HR), air temperature (Temp.) and cumulative monthly rainfall during the study period at the research site.

rainfall peaks occurs, behaved relatively as dry months. The erratic and dry environmental conditions observed during most of the experimental period could be related to frequent periods of extreme environmental conditions such as droughts, which are typical in the northeastern region of Mexico (González *et al.*, 2000, 2004).

The statistical analysis shows that, there were only differences ($P < 0.05$) among soil profiles in four (Mar-01, Mar-28, Aug-14, and Aug-29) out of eighteen sampling dates. The highest values (28 %, $P < 0.001$; Table 2) in gravimetric soil water content at 0-10 cm depth with respect to layers below 10-20 cm, occurred on Aug-29, which coincides with a peak rainfall. In general, since most of the experimental period (Jan-15 to Aug-14) remained quite dry, gravimetric soil water content in the five soil depth profiles oscillated between 5 % and 15 % and, consequently, non significant differences were detected.

Seasonal variation in stem water potential

In eight sampling dates, out of eighteen, Ψ_{pd} values were significantly different ($P < 0.05$) among the studied shrub species (Table 3). In general, stem water potential trend varied among shrub species when values were lower than -1.5 MPa, particularly in *C. pallida* and *F. angustifolia*, in these cases the values observed in Ψ_{pd} were below -3.0 MPa. At the wettest sampling date, Sep-15 and Sep-28, the highest Ψ_{pd} values (-0.70 MPa and -0.30 MPa, respectively) were obtained in *C. pallida*, this values were higher than -1.52 and -0.90 MPa, respectively, comparing them to those obtained in *P. texana*. On the other hand, at the driest sampling dates (Apr-29, Jul-13, Jul-30, and Aug-14), when shrub species experienced a severe water stress, the highest Ψ_{pd} values (-1.48 and -1.58 MPa) were observed in *A. amentacea* and *P. texana*, respectively, whereas low (-3.34 and -3.94 MPa)

CUADRO 2. Cuadrados medios del error (CME) y significancia del análisis de varianza para el contenido de humedad del suelo por fecha de muestreo. Para cada fecha de muestreo, los grados de libertad entre y dentro de la fuente de variación fueron 4 y 15, respectivamente. En cada fecha de muestreo, el contenido gravimétrico de humedad del suelo (%) a diferentes perfiles de profundidad del suelo (cm), seguido por letras diferentes (a, b) indica diferencias significativas entre los perfiles de profundidad ($P=0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey para todas las comparaciones por pares.

TABLE 2. Mean squares error (MSE) and significance of analysis of variance for soil water content by sampling date. At each sampling date, degrees of freedom between and within the source of variation were 4 and 15, respectively. At each sampling date, gravimetric soil water content (%) at different soil depth profiles (cm) followed by different letters (a, b) indicates significant differences among depth profiles at $P = 0.05$ according to Tukey's honestly significant difference (HSD) test for all pair-wise comparisons.

Fecha de muestreo (Mes-Día; 2009)	CME	Significancia	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50
Ene-15	0.000281	ns	8.03 a	10.33 a	10.91 a	10.21 a	11.13 a
Ene-30	0.000157	ns	9.31 a	11.23 a	11.65 a	11.92 a	11.75 a
Feb-14	0.000676	ns	9.76 a	10.45 a	11.43 a	11.26 a	11.21 a
Mar-01	0.000163	**	6.96 b	8.92 ab	10.57 a	9.80 a	8.57 ab
Mar-14	0.000867	ns	8.45 a	8.93 a	12.15 a	10.04 a	9.77 a
Mar-28	0.000255	*	6.36 b	8.36 ab	9.98 a	9.09 ab	9.26 a
Abr-16	0.000261	ns	5.86 a	7.96 a	8.48 a	8.63 a	7.87 a
Abr-29	0.000254	ns	5.54 a	7.08 a	7.32 a	6.70 a	6.81 a
May-15	0.000426	ns	5.97 a	6.82 a	7.23 a	7.06 a	7.06 a
May-30	0.000146	ns	9.77 a	8.34 a	9.08 a	10.05 a	9.82 a
Jun-14	0.001348	ns	4.70 a	7.52 a	7.73 a	8.10 a	7.47 a
Jun-29	0.000215	ns	8.56 a	9.09 a	9.32 a	9.09 a	8.89 a
Jul-13	0.000467	ns	5.88 a	7.76 a	7.50 a	8.31 a	7.88 a
Jul-30	0.000394	ns	5.01 a	7.06 a	7.14 a	6.64 a	8.05 a
Ago-14	0.000115	***	5.54 b	6.96 ab	8.40 a	8.74 a	7.95 a
Ago-29	0.001405	***	28.04 a	17.16 b	12.50 b	10.08 b	10.77 b
Sep-15	0.001073	ns	16.32 a	19.90 a	18.35 a	17.81 a	17.87 a
Sep-28	0.002312	ns	24.24 a	22.42 a	20.95 a	20.05 a	18.22 a

Diferencia altamente significativa ($P < 0.001$ y $P < 0.01$); Diferencia significativa ($P < 0.05$); ns= Diferencia no significativa ($P > 0.05$)

el Ψ_{pd} (-0.70 MPa y -0.30 MPa, respectivamente) registrados en *C. pallida*, fueron superiores a -1.52 MPa y -0.90 MPa, respectivamente, a los observados en *P. texana*. Por el contrario, en el más seco de las fechas de muestreo (abril 29, julio 13, julio 30 y agosto 14), cuando las especies arbustivas enfrentaron un severo estrés hídrico, los valores más altos en el Ψ_{pd} (-1.48 y -1.58 MPa) se observaron en *A. amentacea* y *P. texana*, respectivamente, mientras que bajos valores (-3.34 MPa y -3.94 MPa) en el Ψ_{pd} se detectaron en *C. pallida* y *F. angustifolia*, lo que sugiere que las dos últimas especies son más sensibles al déficit hídrico. Se puede inferir que la recuperación de los valores de inicio de respuesta en el Ψ_{pd} en las cuatro especies arbustivas para las fechas de muestreo de agosto 14 a septiembre 28 está relacionada principalmente con los eventos de precipitación (Cuadro 3).

Diferencias significativas ($P \leq 0.05$) fueron detectados en el Ψ_{md} entre las especies arbustivas en sólo siete fechas de muestreo (Cuadro 4). En la fecha de muestreo más húmeda (septiembre 28), cuando el Ψ_{md} fue el más alto y cuando el contenido de agua del suelo en

Ψ_{pd} values were detected in *C. pallida* and *F. angustifolia*, suggesting that the last two species are more susceptible to water deficits. It seems that the recovery of the response values in Ψ_{pd} in the four shrub species for sampling dates from Aug-14 to Sep-28 is related mainly to precipitation events (Table 3).

Significant differences ($P \leq 0.05$) were detected in Ψ_{md} among shrub species in only seven sampling dates (Table 4). At the wettest sampling date (Sep-28), when Ψ_{md} was the highest and when soil water content in the soil layer 0-50 cm was higher than 20 % (Table 2), Ψ_{md} values of the studied species had an average of -1.54 MPa, in contrast, at the driest sampling date (Jul-13), when average soil water was 7 %, *C. pallida*, *A. amentacea* and *P. texana* showed the highest water potential values at midday (-2.10 MPa) regarding *F. angustifolia*, which reached a minimum value (-3.38 MPa) (Table 4). It seems that *P. texana* and *A. amentacea* are examples of shrub species which have adapted to low soil water availability since they tended to maintain high tissue hydration, while adaptation of *C. pallida* and *F. angustifolia* to dry environment seems to rely on strategies allowing

la capa de suelo 0-50 cm fue superior al 20 % (Cuadro 2), los valores en el Ψ_{md} en las especies estudiadas tuvieron un promedio de -1.54 MPa; en cambio, en la fecha de muestreo más seca (julio 13), cuando el contenido de agua en el suelo promedio fue de 7 %, las especies *C. pallida*, *A. amentacea* y *P. texana* mostraron los potenciales hídricos más altos al mediodía (-2.10 MPa) con respecto a *F. angustifolia*, la cual alcanzó un mínimo de -3.38 MPa (Cuadro 4). Parece ser que *P. texana* y *A. amentacea* son ejemplos de especies arbustivas que se han adaptado a la baja disponibilidad de agua del suelo, ya que tienden a mantener una hidratación de los tejidos, mientras que la adaptación de *C. pallida* y *F. angustifolia* con el medio seco parece depender de las estrategias que les permitan hacer frente a la desecación interna y, en consecuencia, presentan valores más bajos en los potenciales hídricos (Gebrekirstos *et al.*, 2006).

En las fechas de muestreo tales como abril 29, mayo 15, junio 14 a agosto 14, una respuesta inusual en el Ψ fue encontrada, sobre todo en las especies arbustivas *C. pallida* y *F. angustifolia*, resultando que el Ψ fue mayor a mediodía que al pre-amanecer. Es difícil especular si esta tendencia pueda reflejar un contenido enriquecedor de solutos en el xilema al momento del

them to cope with internal desiccation and therefore they show lower water potential values (Gebrekirstos *et al.*, 2006).

In sampling dates such as Apr-29, May-15, Jun-14 thru Aug-14, an unusual Ψ response was found, particularly in the shrub species *C. pallida* and *F. angustifolia*, which suggests that Ψ is higher at midday in comparison with predawn. It is tempting to speculate whether this trend could possible reflect a a rich content of solutes in the xylem at the sampling time due to mobilization of cell sap from cells en route to reduce water loss under severe drought. In support of this view, Donovan *et al.* (2003) documented disequilibrium between soil water potential at predawn and plant tissue (leaf and xylem) in diverse mesophytes and xerophytes plants due to apoplastic solute accumulation. These authors concluded that Ψ of the leaf and xylem Ψ can not be related to soil water potential, particularly for woody plants and halophytes, even under well watered conditions. Additionally, accumulation of organic and inorganic solutes may decrease osmotic potential and thus be the driving force of water absorption following a gradient in Ψ from source to sink, which has been well (Liu *et al.*, 2003; De Micco and Aronne, 2008).

CUADRO 3. Valores χ^2 y significancia de la prueba de Kruskal-Wallis y potencial hídrico del xilema al pre-amanecer (Ψ_{pd}) de las especies de plantas arbustivas, en cada fecha de muestreo.

TABLE 3. χ^2 values and significance of Kruskal-Wallis test and (Ψ_{pd}) xylem water potential of native shrubs species at predawn, at each sampling date.

Fecha de muestreo (Mes-Día; 2009)	χ^2	Significancia	Ψ_{pd} (MPa)			
			C. pallida	A. amentacea	F. angustifolia	P. texana
Ene-15	14.73	**	-2.60	-1.85	-2.86	-1.77
Ene-30	7.14	ns	-1.91	-1.71	-2.34	-1.79
Feb-14	1.60	ns	-2.09	-2.11	-2.36	-2.20
Mar-01	2.38	ns	-2.02	-1.88	-2.34	-1.60
Mar-14	3.58	ns	-1.86	-1.10	-1.32	-1.34
Mar-28	11.87	**	-2.66	-2.06	-1.40	-1.26
Abr-16	5.77	ns	-1.92	-2.52	-2.10	-1.60
Abr-29	11.27	**	-3.34	-1.48	-2.98	-1.58
May-15	5.48	ns	-2.86	-2.20	-3.08	-1.98
May-30	3.39	ns	-1.40	-2.16	-1.46	-1.78
Jun-14	7.37	ns	-3.64	-2.32	-2.90	-2.14
Jun-29	2.63	ns	-2.42	-2.62	-2.54	-2.16
Jul-13	9.28	*	-2.88	-2.02	-3.55	-1.76
Jul-30	9.92	*	-2.86	-2.16	-3.68	-2.44
Ago-14	11.46	**	-2.82	-2.64	-3.94	-2.18
Ago-29	1.82	ns	-1.70	-2.10	-1.74	-1.70
Sep-15	11.71	**	-0.70	-0.72	-0.82	-1.52
Sep-28	15.78	***	-0.30	-0.62	-0.68	-0.90

Diferencia altamente significativa (*** $P \leq 0.001$ and ** $P \leq 0.01$); Diferencia significativa (* $P \leq 0.05$); ns = Diferencia no significativa ($P > 0.05$).

CUADRO 4. Valores de χ^2 y significancia de la prueba de Kruskal-Wallis y potencial hídrico del xilema al mediodía (Ψ_{md}) de las especies de plantas arbustivas, en cada fecha de muestreo.**TABLE 4. χ^2 values and significance of Kruskal-Wallis test and (Ψ_{md}) xylem water potential of native shrubs species at midday, at each sampling date.**

Fecha de muestreo (Mes-Día; 2009)	χ^2 Significancia		Ψ_{md} (MPa)			
			C. pallida	A. amentacea	F. angustifolia	P. texana
Ene-15	13.99	**	-2.83	-2.20	-2.88	-2.05
Ene-30	12.42	**	-2.40	-2.16	-3.20	-2.16
Feb-14	12.60	**	-1.90	-2.22	-3.14	-2.39
Mar-01	7.75	ns	-2.14	-2.24	-3.25	-2.12
Mar-14	5.72	ns	-2.04	-2.12	-2.10	-1.32
Mar-28	10.53	*	-3.15	-2.28	-2.05	-1.76
Abr-16	7.22	ns	-2.62	-2.26	-3.04	-2.00
Abr-29	3.71	ns	-2.86	-2.16	-2.58	-2.12
May-15	1.85	ns	-2.80	-2.66	-2.60	-2.62
May-30	7.03	ns	-1.74	-2.76	-1.60	-2.18
Jun-14	4.76	ns	-2.20	-2.14	-2.22	-1.76
Jun-29	7.70	ns	-2.00	-2.38	-2.36	-1.78
Jul-13	9.30	*	-2.12	-2.14	-3.38	-2.04
Jul-30	10.88	*	-1.86	-1.82	-2.96	-2.18
Ago-14	4.86	ns	-2.02	-2.46	-2.84	-2.08
Ago-29	12.73	**	-1.58	-1.96	-2.18	-1.98
Sep-15	4.50	ns	-1.54	-1.40	-1.73	-1.60
Sep-28	2.19	ns	-1.52	-1.68	-1.44	-1.52

Diferencia altamente significativa (** $P \leq 0.01$); Diferencia significativa (* $P \leq 0.05$); ns = Diferencia no significativa ($P > 0.05$).

muestreo debido a la movilización del fluido citoplasmático de las células encaminado para reducir la pérdida de agua en condiciones de sequía severa. En este sentido, Donovan *et al.* (2003) documentó un desequilibrio entre el potencial hídrico del suelo al pre-amanecer y el del tejido vegetal (hojas y xilema) en diversas plantas mesófitas y xerófitas, y esto pudo ser debido a la acumulación apoplástica de solutos. Dichos autores concluyeron que el Ψ de la hoja y el Ψ del xilema al pre amanecer, no pueden relacionarse con el potencial hídrico del suelo, en particular en plantas leñosas y halófitas, incluso bajo condiciones de óptima humedad en el suelo. Además, la acumulación de solutos orgánicos e inorgánicos puede disminuir el potencial osmótico y, por tanto, ser la fuerza motriz de absorción de agua que sigue un gradiente en el Ψ de la fuente al sumidero gradiente, el cual ha sido documentado (Liu *et al.*, 2003; De Micco y Aronne, 2008).

Se encontró una relación lineal ($P < 0.001$) y positiva entre el Ψ_{md} y el Ψ_{pd} (pendiente = 0.433, Figura 2).

There was a highly significant ($P < 0.001$) and positive linear relationship between Ψ_{md} and Ψ_{pd} (slope=0.433; Figure 2). This would mean that an increase in Ψ_{pd} of -1.0 MPa will induce an increase of 0.433 MPa in Ψ_{md} . According to least-square statistics, Ψ_{pd} showed about 45 % of the total seasonal variability in Ψ_{md} . For the four shrub species, Spearman's correlation coefficient values ($P < 0.01$) between Ψ_{pd} and Ψ_{md} were 0.596, 0.626, 0.607, and 0.628 for *C. pallida*, *A. amentacea*, *F. angustifolia*, and *P. texana*, respectively.

Soil-plant water relations

Between 82 % (*C. pallida*) and 33 % (*P. texana*) of the variability from xylem water potential depended of the average soil water content in soil layer 0-50 cm ($P < 0.001$) (Table 5).

In addition, it was found that at gravimetric soil water content values above 17 %, Ψ_{pd} values were high, on the contrary below this threshold value, water potentials decline gradually. In fact, least-squares esti-

CUADRO 5. Coeficientes de mínimos cuadrados ($n = 18$) para el potencial hídrico del xilema (Ψ_{pd}) en relación al contenido promedio de humedad en el suelo en cuatro especies arbustivas nativas del noreste de México. Error estándar estimado (EEE), valores de P y valores del coeficiente de determinación (R^2) ajustado.

TABLE 5. Least-squares coefficients ($n=18$) for xylem water potential at predawn (Ψ_{pd}) in relation to the average soil water content in four native shrub species, northeastern Mexico. Estimated standard error (ESE), P values and adjusted coefficient of determination (R^2) values are provided.

Especie Arbustiva	Estadísticos de mínimos cuadrados						
	Intercepto del eje y			Pendiente del modelo de regresión			R^2 Ajustado
	β_0	EEE	Valor P	β_1	EEE	Valor P	
<i>C. pallida</i>	7.692	1.267	<0.001	-13.409	1.509	<0.001	0.821
<i>A. amentacea</i>	3.939	0.690	<0.001	-7.795	1.605	<0.001	0.571
<i>F. angustifolia</i>	5.825	1.110	<0.001	-9.970	1.745	<0.001	0.651
<i>P. texana</i>	2.466	0.312	<0.001	-3.558	1.158	0.007	0.332

Esto podría significar que un aumento en el Ψ_{pd} de -1.0 MPa inducirá un incremento de 0.433 MPa en el Ψ_{md} . De acuerdo a los estadísticos de mínimos cuadrados, el Ψ_{pd} explicó alrededor del 45 % de la variabilidad estacional total en el Ψ_{md} . Para las cuatro especies de plantas arbustivas, los valores del coeficiente de correlación de Spearman ($P < 0.01$) entre el Ψ_{pd} y el Ψ_{md} fueron de 0.596, 0.626, 0.607 y 0.628 para *C. pallida*, *A. amentacea*, *F. angustifolia* y *P. texana*, respectivamente.

Relaciones hídricas suelo-planta

Entre el 82 % (*C. pallida*) y el 33 % (*P. texana*) de la variabilidad explicada del potencial hídrico xilemático al pre-amanecer dependió del contenido promedio de humedad del suelo en la capa 0-50 cm del suelo ($P < 0.001$) (Cuadro 5). Además, se observó que valores gravimétricos en el contenido de agua del suelo por encima del 17 %, los valores en el Ψ_{pd} eran altos, y por debajo de este umbral los potenciales hídricos disminuyeron gradualmente. De hecho, los estimadores de mínimos cuadrados indicaron que el mejor modelo ajustado para relacionar el Ψ_{pd} en función del contenido promedio de agua en el suelo (ASWC) en la profundidad del suelo 0 a 50 cm, corresponde a una función matemática exponencial ($\Psi_{pd} = b_0 e^{ASWC \cdot b_1}$; donde $\Psi_{pd} = -\Psi_{pd}$). La Figura 3 describe esta relación para las cuatro especies arbustivas estudiadas. Dado que la mayor parte del período de estudio fue muy seco, los datos en el Ψ_{pd} se concentraron entre 6 y 12 % del contenido gravimétrico de humedad del suelo (Figura 3). Un patrón similar ha sido previamente descrito en arbustos deciduos (González *et al.*, 2000, 2004).

Relación entre el potencial hídrico del xilema y variables del ambiente

A excepción de *P. texana*, el Ψ_{pd} de todas las especies arbustivas estudiadas mostró una correlación significativa ($P < 0.01$) y positiva con el contenido de humedad del suelo para cada perfil de suelo, con el con-

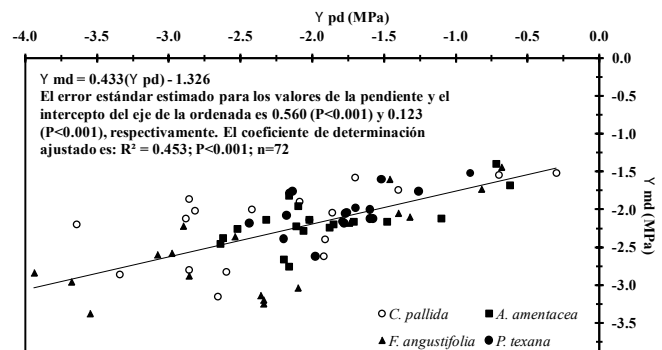


FIGURA 2. Relación entre el potencial hídrico del xilema al mediodía (Ψ_{md}) y al pre-amanecer (Ψ_{pd}) en cuatro especies arbustivas nativas. La ecuación de regresión, el error estándar estimado para la pendiente y para el valor del intercepto del eje de la ordenada, el coeficiente de determinación ajustado (R^2), valores de P , y el número de observaciones (n) se proporcionan dentro de la figura.

FIGURE 2. Relationship between xylem water potential at midday (Ψ_{md}) and predawn (Ψ_{pd}) in four native shrub species. Regression equation, standard errors estimated for the slope and y-axis intercept values, adjusted coefficient of determination (R^2), P value, and number of observations (n) are provided inside the plot.

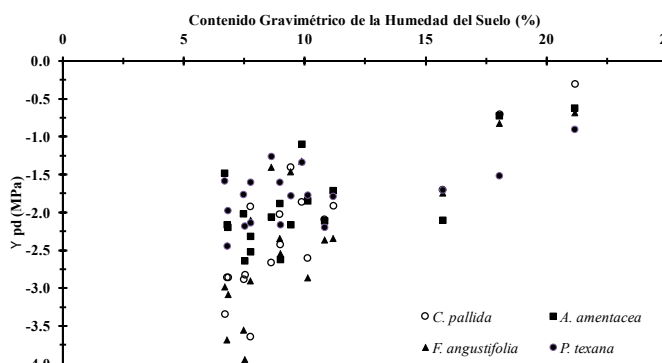


FIGURA 3. Relación del potencial hídrico al pre-amanecer (Ψ_{pd}) en cuatro especies arbustivas con el contenido gravimétrico promedio de humedad del suelo para el perfil de profundidad del suelo de 0 a 50 cm.

FIGURE 3. (Ψ_{pd}) xylem water potentials at predawn in four shrub species as a function of the average gravimetric soil water content in soil depth profile of 0 to 50 cm.

CUADRO 6. Coeficientes de correlación de Spearman (n = 18) del potencial hídrico del xilema al pre-amanecer en relación al contenido de humedad del suelo, temperatura media mensual del aire, humedad relativa, déficit de presión de vapor, y precipitación en cuatro especies arbustivas nativas.

TABLE 6. Spearman's correlation coefficient values (n=18) of xylem water potential at predawn in relation to soil water content, mean monthly air temperature, relative humidity and vapor pressure deficit, and rainfall in four native shrub species.

Variable ambiental	Especie Arbustiva			
	<i>C. pallida</i>	<i>A. amentacea</i>	<i>F. angustifolia</i>	<i>P. texana</i>
Contenido de humedad del suelo				
Profundidad de 0 a 10 cm	0.862***	0.442 ^{ns}	0.730***	0.314 ^{ns}
Profundidad de 10 a 20 cm	0.775***	0.576*	0.741***	0.392 ^{ns}
Profundidad de 20 a 30 cm	0.832***	0.584*	0.807***	0.486*
Profundidad de 30 a 40 cm	0.861***	0.528*	0.736***	0.332 ^{ns}
Profundidad de 40 a 50 cm	0.839***	0.571*	0.706***	0.306 ^{ns}
Total	0.867***	0.487*	0.746***	0.327 ^{ns}
Temperatura del Aire	-0.433 ^{ns}	-0.495*	-0.562**	-0.389 ^{ns}
Humedad Relativa	0.534*	0.691**	0.599**	0.468*
Déficit de Presión de Vapor	-0.555*	-0.698**	-0.644**	-0.439*
Precipitación	0.453 ^{ns}	0.417 ^{ns}	0.439 ^{ns}	0.408 ^{ns}

Diferencia altamente significativa (***) $P \leq 0.001$ y ** $P \leq 0.01$; Diferencia significativa (*) $P \leq 0.05$; ns = Diferencia no significativa ($P > 0.05$).

tenido promedio de la humedad del suelo en el perfil de profundidad de 0 a 50 cm del suelo y con la humedad relativa media. En cambio, esta relación fue más débil en *A. amentacea* con respecto a *C. pallida* y *F. angustifolia*. Sin embargo, no se encontró ($P > 0.05$) que existiera una relación significativa con la precipitación (Cuadro 6). El déficit de presión de vapor se correlacionó ($P < 0.05$) negativamente con el Ψ_{pd} en todas las especies arbustivas, mientras que la temperatura media del aire fue significativa y negativamente correlacionada ($P < 0.05$) con el Ψ_{pd} sólo en *A. amentacea* y *F. angustifolia*. Con respecto a las variables ambientales y el Ψ_{md} , no se encontraron correlaciones.

Bajo un contenido adecuado de agua en el suelo ($\geq 17\%$), el patrón diurno contrastante de los cambios en el Ψ entre los valores al pre-amanecer y al mediodía observado entre agosto 29 y septiembre 28 en las especies arbustivas estudiadas estuvo fuertemente influido por el curso diario de los componentes de la demanda evaporativa atmosférica (temperatura del aire, humedad relativa y déficit de presión de vapor). De hecho, los valores del déficit de presión de vapor de septiembre 15 al pre-amanecer y al mediodía fueron 0.726 y 3.950 MPa, respectivamente, mientras que en septiembre 28 fueron 0.144 y 2.317 kPa, respectivamente. Se ha documentado que existe una relación significativa y negativa entre el Ψ y la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor observada por González et al. (2000) en *Acacia berlandieri*, por González et al. (2004) en *Havardia pallens*, *Acacia rigidula*, *Eysenhartia texana*, *Diospyros texana*, *Randia rhagocarpa* y *Bernardia myricaefolia*, y por González et al. (2009) en *Bumelia celastrina*, *Condalia hookeri*, *Cordia boissieri* y *Diospyros texana*, especies que prosperan en el noreste de

mates indicated that the best fitted model to relate Ψ_{pd} as a function of average soil water content (ASWC) in soil profile depth of 0 to 50 cm the 0-50 soil depth corresponds to an exponential ($\Psi_{pd} = b_0 e^{ASWC \cdot b_1}$; where $\Psi_{pd} = -\Psi_{pd}$) mathematical function. Figure 3 describes this relationship for the four studied shrub species. Since most of the studied period was quite dry, Ψ_{pd} data was concentrated between 6 and 12 % of gravimetric soil water content (Figure 3). A similar relationship pattern has been previously described in deciduous shrubs (González et al., 2000, 2004).

Relationship between xylem water potential and environmental variables

With the exception of *P. texana*, Ψ_{pd} in the studied shrub species showed a significant ($P < 0.01$) and positive correlation with soil water content at each studied soil profile, with the average soil water content in soil depth profile of 0 to 50 cm, and with mean relative humidity. However, this relationship was weaker in *A. amentacea* with respect to *C. pallida* and *F. angustifolia*. In contrast, non-significant ($P > 0.05$) relationships was found for rainfall (Table 6). Vapor pressure deficit was significant ($P < 0.05$) and negatively correlated with Ψ_{pd} in all shrub species, meanwhile mean air temperature was significant ($P < 0.05$) and negatively correlated with Ψ_{pd} only in *A. amentacea* and *F. angustifolia*. With respect to environmental variables and Ψ_{md} , non correlations were found at all.

Under adequate soil water content ($\geq 17\%$), the contrasting diurnal pattern of changes in Ψ between predawn and midday values observed between Aug-29 and Sep-28 in the studied shrub species was strongly influenced by the daily course of atmospheric evaporative demand components (air temperature, relative humidity and vapor pressure deficit). In fact, on Sep-15 predawn

México. Esta relación causa-efecto sugiere que, bajo una alta disponibilidad de humedad del suelo, las especies arbustivas estudiadas mostraron valores máximos en el Ψ al pre-amanecer y mínimos a mediodía, seguida de una recuperación posterior en el Ψ durante la noche debido principalmente a la baja demanda evaporativa. Si se asume que al pre-amanecer (06:00) los valores en el Ψ representan un verdadero equilibrio (lo suficientemente cercano) con el potencial hídrico del suelo (no determinado en este estudio), las diferencias detectadas en esta hora del muestreo entre las especies arbustivas bajo condiciones de alto contenido de agua del suelo registrado en septiembre 15 y septiembre 28 (Cuadro 3) podrían ser explicadas por la resistencia entre el sustrato de la raíz y por la superficie de la raíz y la resistencia hidráulica de la planta (raíz, tallo y hojas). Sin embargo, se ha reportado que algunas especies arbustivas como *Chrysothamnus nauseosus* y *Sarcobatus vermiculatus* han mostrado un desequilibrio antes del pre-amanecer (Donovan *et al.*, 2003). Al mediodía, las diferencias detectadas entre las especies arbustivas (Cuadro 4) podrían deberse a las diferencias fisiológicas entre ellas, ya que las condiciones ambientales fueron las mismas (Stienen *et al.*, 1989; Castro-Díez *et al.*, 2000; Bussotti *et al.*, 2002). Se ha señalado que las especies leñosas que prosperan en los principales ecosistemas de tipo Mediterráneo en el mundo se caracterizan por diferentes niveles de adaptación a las condiciones de sequía estacional. En este sentido, las especies de estos ecosistemas muestran características anatómicas de la madera tales como la porosidad y tipo de elementos de traqueidas imperforadas y tamaño y frecuencia de vasos que permiten una alta eficiencia de transporte cuando el agua está disponible, asegurando mantener paralelamente una hidráulica durante los períodos de sequía (De Micco *et al.*, 2008). Además, se ha documentado que las relaciones firmes entre la conductancia de la hoja, el potencial hídrico al pre-amanecer y las resistencias hidráulicas específicas de las hojas son coherentes con el papel de los estomas en la regulación del estado hídrico de la planta (Tognetti *et al.*, 2000). El mejoramiento en la hidráulica de la hoja está directamente relacionado con el aumento de la tolerancia de las plantas al estrés por sequía. Las adaptaciones anatómicas de la hoja exhibida por varias capas de parénquima en empalizada, alta frecuencia de tricomas y estomas y diámetro de los vasos del xilema, se han asociado a la capacidad de soportar estreses ambientales hiperáridos. Del mismo modo, algunos rasgos de las raíces se han relacionado con la conductancia hidráulica radicular y con las variables de intercambio gaseoso foliar. Las especies con gran longitud de raíz mostraron una baja conductividad hidráulica por longitud de raíz, pero de alta conductividad hidráulica específica. Por tanto, la variabilidad observada en las propiedades hidráulicas de la raíz y el intercambio gaseoso de la hoja sugiere me-

and midday vapor pressure deficits were 0.726 and 3.950 kPa, respectively, while on Sep-28 were 0.144 and 2.317 kPa, respectively. In this regard, it has been documented that a significant and negative relationship between Ψ and air temperature and vapor pressure deficit was detected by González *et al.* (2000) in *Acacia berlandieri*, González *et al.* (2004) in *Havardia pallens*, *Acacia rigidula*, *Eysenhardtia texana*, *Diospyros texana*, *Randia rhagocarpa*, and *Bernardia myricaefolia*, and González *et al.* (2009) in *Bumelia celastrina*, *Condalia hookeri*, *Cordia boissieri*, and *Diospyros texana* growing in northeastern Mexico. This cause-effect relationship suggests that under high soil moisture availability, the shrub species studied showed maximum Ψ values at predawn and a minimum at midday, followed by a subsequent recovery in Ψ over night due mainly to low evaporative demand. If it is assumed that at predawn (06:00), Ψ values represent a true equilibrium (close enough) with soil water potential (not determined in this study), the differences detected at this sampling hour between shrub species under high soil water content registered on Sep-15 and Sep-28 (Table 3) could be explained by the resistance between the rooting medium and the root surface and plant (root, stem and leaf) hydraulic resistance. However, it has been reported that some shrubs species such as *Chrysothamnus nauseosus* and *Sarcobatus vermiculatus* have exhibited predawn disequilibrium (Donovan *et al.*, 2003). At midday, the differences detected among shrub species (Table 4) could be explained by the physiological differences among them, as the environmental conditions were the same (Stienen *et al.*, 1989; Castro-Díez *et al.*, 2000; Bussotti *et al.*, 2002). It has been pointed out that woody species populating mediterranean-type ecosystems in the world are characterized by different levels of adaptation to the seasonal drought conditions. In this regard, species of these ecosystems show anatomical wood features such as porosity and type of imperforate tracheary elements and vessel frequency and size allowing high efficiency of transport when water is available, while maintaining hydraulic safety during drought periods (De Micco *et al.*, 2008). In addition, it has been documented that strong relationships between leaf conductance, water potential at predawn, and specific leaf hydraulic resistance are consistent with the role of stomata in regulating plant water status (Tognetti *et al.*, 2000). Improvement in leaf hydraulics is directly related to the improvement of plant tolerance to drought stress. Leaf anatomical adaptations exhibited by multi-layered palisade mesophyll, highest trichome, stomatal frequencies and xylem vessel diameter have been associated to the ability to withstand hyper-arid environmental stresses. Similarly, root features have been related with root hydraulic conductance and leaf gas exchange variables. Species with high specific root length showed a low hydraulic conductance per root length but high specific hydraulic conductance.

canismos importantes para entender la coexistencia de especies en ecosistemas que son limitados por la escasez de agua (Kolb y Sperry, 1999; Da Silva y Dillenburg, 2007; Muñoz *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2010). Otros estudios han demostrado que el mantenimiento de la tasa fotosintética y la conductancia estomática a bajo potencial hídrico foliar no sólo dependen del grado de ajuste osmótico, sino también de la interacción entre el ajuste osmótico y la fracción de agua apoplástica o del módulo de elasticidad (Maury *et al.*, 2000). Por lo tanto, la evaluación de la variabilidad del estado hídrico del xilema en arbustos nativos de los matorrales del noreste de México adaptados a las condiciones de sequía, representa un paso importante en la evaluación de algunas características ecofisiológicas de las plantas para los estudios de estrés hídrico.

CONCLUSIONES

Acacia amentacea y *Parkinsonia texana* mostraron los valores más altos del potencial hídrico del xilema al pre-amanecer y al mediodía bajo condiciones de estrés hídrico, indicando que estas especies podrían ser consideradas como especies adaptadas a la sequía; en cambio *Forestiera angustifolia* y *Celtis pallida*, las cuales obtuvieron potenciales hídricos menores, no podrían ser tolerantes a la sequía, y por tanto estarán en una situación de desventaja fisiológica en condiciones de escasez de agua. El decremento gradual en el potencial hídrico xilemático al pre-amanecer y al mediodía para las cuatro especies arbustivas mostró una notable respuesta a las tendencias del contenido de agua del suelo y a la precipitación. Los componentes de la demanda evaporativa tales como la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor influyeron negativamente en los valores del potencial hídrico del xilema en todas las especies. En cambio, los valores del potencial hídrico del xilema se acrecentaron conforme el contenido de agua del suelo y la humedad relativa aumentan. Las especies de plantas estudiadas fueron capaces de explotar fuentes de humedad del suelo de las capas más profundas del suelo a fin de mantener los requerimientos mínimos de agua para satisfacer las adaptaciones fisiológicas y morfológicas (evidenciada por el enrollamiento, abscisión y retención de hojas) para evitar el daño por desecación.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la asistencia técnica prestada por Joel Bravo Garza, Tilo Gustavo Domínguez Gómez y Manuel Hernández Charles. Asimismo agradecen también al propietario del "Rancho Zaragoza" su disposición para llevar a cabo este estudio. Esta investigación fue financiada por la Universidad Autónoma de Nuevo León (proyecto PAICYT CN133-05) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (proyecto P-52666533).

Thus, the variability observed in root hydraulic properties and leaf gas exchange suggests important mechanisms for understanding species coexistence in water-limited ecosystems (Kolb and Sperry, 1999; Da Silva and Dillenburg, 2007; Muñoz *et al.*, 2008; Hernández *et al.*, 2010). Other studies have shown that maintenance of photosynthetic rate and stomatal conductance at low leaf water potentials not only depends on the extent of osmotic adjustment, but also on the interaction between osmotic adjustment and apoplastic water fraction or bulk elastic modulus (Maury *et al.*, 2000). Thus, assessing the variability of xylem water status in native shrubs in woodlands of northeastern Mexico adapted to drought conditions represents, an important step in the evaluation of some plant ecophysiological traits for water stress studies.

CONCLUSIONS

Acacia amentacea and *Parkinsonia texana* achieved the highest values from xylem water potential at predawn and midday under water stress conditions indicated that these species could be considered as drought adapted species; on the other hand, *Forestiera angustifolia* and *Celtis pallida* which acquired lower water potentials, may not be suitable to drought and thus, may be in a physiological disadvantage under limited water shortage.

The gradual decrease in xylem water potential at predawn and midday for the four shrub species showed a considerable response to soil water content and precipitation trends.

Evaporative demands components such as air temperature and vapor pressure deficit negatively influenced xylem water potentials values in all species, conversely, xylem water potentials values augmented as soil water content and relative humidity increased.

Plant species were able to exploit soil moisture sources from deeper soil layers in order to maintain minimum water requirements for physiological or morphological adaptations (evidenced by leaf folding, abscission and retention) to avoid desiccation injury.

ACKNOWLEDGMENTS

Valuable technical assistance provided by Joel Bravo Garza, Tilo Gustavo Domínguez Gómez, and Manuel Hernández Charles is gratefully recognized. The authors appreciate and wish to thank too the land owner of the "Zaragoza Ranch" to carry out this study. This research was funded by Universidad Autónoma de Nuevo León (PAICYT grant CN133-05) and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (grant P-52666533).

End of English Version

LITERATURA CITADA

- BROWN, M. B.; FORSYTHE, A. B. 1974. Robust tests for the equality of variances. *Journal of the American Statistical Association* 69: 364–367.
- BUCCI, S. J.; SCHOLZ, F. G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, C. F.; ZHANG, Y.; HAO, G. Y. 2008. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 20: 233–245. Doi:10.1590/S1677-04202008000300006
- BUSSOTTI, F.; BETTINI, D.; GROSSONI, P.; MANSUINO, S.; NIBBI, R.; SODA, C.; TANI, C. 2002. Structural and functional traits of *Quercus ilex* in response to water availability. *Environmental and Experimental Botany* 47: 11–23. Doi:10.1016/S0098-8472(01)00111-3
- CASTRO-DÍEZ, P.; PUYRAVAUD, J. P.; CORNELISSEN, J. H. C. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plants species and types. *Oecologia* 124: 476–486. Doi:10.1007/PL00008873.
- DA SILVA, L. G. R.; DILLENBURG, L. R. 2007. Water relations of tree species growing on a rock outcrop in the “Parque Estadual de Itapuá”, RS. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 703–711. Doi:10.1590/S0100-84042007000400015.
- DE MICCO, V.; ARONNE, G. 2008. Twig morphology and anatomy of Mediterranean trees and shrubs related to drought tolerance. *Botanica Helvetica* 118: 139–148. Doi:10.1007/s00035-008-0860-0
- DE MICCO, V.; ARONNE, G.; BAAS, P. 2008. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees - Structure and Function* 22: 643–655. Doi:10.1007/s00468-008-0222-y.
- DONOVAN, L. A.; RICHARDS, J. H.; LINTON, M. J. 2003. Magnitude and mechanism of disequilibrium between predawn plant and soil water potentials. *Ecology* 84: 463–470. Doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0463:MAMODB]2.0.CO;2.
- GEBREKIRSTOS, A.; TEKETAY, D.; FETENE, M.; MITLÖHNER, R. 2006. Adaptation of five co-occurring tree and shrub species to water stress and its implication in restoration of degraded lands. *Forest Ecology and Management* 229: 259–267. Doi:10.1016/j.foreco.2006.04.029
- GONZÁLEZ, H. R.; CANTÚ-SILVA, I.; GÓMEZ-MEZA, M. V.; RAMÍREZ LOZANO, R. G.; PANDO-MORENO, M.; MOLINA-CAMARILLO, I. A.; MAITI, R. K. 2009. Water relations in native trees, northeastern Mexico. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology* 2: 133–141.
- GONZÁLEZ, H. R.; CANTÚ-SILVA, I.; GÓMEZ-MEZA, M. V.; RAMÍREZ-LOZANO, R. G. 2004. Plant water relations of thornscrub shrub species, northeastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 58: 483–503. Doi:10.1016/j.jaridenv.2003.12.001.
- GONZÁLEZ, R. H.; CANTÚ, S. I.; GÓMEZ, M. M. V.; JORDAN, W. R. 2000. Seasonal plant water relationships in *Acacia berlandieri*. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 343–357. Doi:10.1080/08903060050136450.
- HERNÁNDEZ, E. I.; VILAGROSA, A.; PAUSAS, J. G.; BELLOT, J. 2010. Morphological traits and water use strategies in seedlings of Mediterranean coexisting species. *Plant Ecology* 207: 233–244.
- KOLB, K. J.; SPERRY, J. S. 1999. Transport constraints on water use by the Great Basin shrub, *Artemisia tridentata*. *Plant Cell and Environment* 22: 925–935. Doi:10.1046/j.1365-3040.1999.00458.x.
- LIU, M. Z.; JIANG, G. M.; LI, Y. G.; NIU, S. L.; GAO, L. M.; DING, L.; PENG, Y. 2003. Leaf osmotic potentials of 104 plant species in relation to habitats and plant functional types in Hunshandak Sandland, Inner Mongolia, China. *Trees - Structure and Function* 17: 554–560. Doi:10.1007/s00468-003-0277-8.
- MAURY, P.; BERGER, M.; MOJAYAD, F.; PLANCHON, C. 2000. Leaf water characteristics and drought acclimation in sunflower genotypes. *Plant and Soil* 223: 153–160. Doi:10.1023/A:1004849509673.
- MUÑOZ, M. R.; SQUEO, F. A.; LEÓN, M. F.; TRACOL, Y.; GU-TIÉRREZ, J. R. 2008. Hydraulic lift in three shrub species from the Chilean coastal desert. *Journal of Arid Environments* 72: 624–632. Doi:10.1016/j.jaridenv.2007.09.006.
- NEWTON, R. J.; FUNKHOUSER, E. A.; FONG, F.; TAUER, C. G. 1991. Molecular and physiological genetics of drought tolerance in forest species. *Forest Ecology and Management* 43: 225–250. Doi:10.1016/0378-1127(91)90129-J.
- OTT, L. 1993. An introduction to statistical methods and data analysis (2nd Edn). Duxbury Press. Boston, Massachusetts, USA p. 775.
- RITCHIE, G. A.; HINCKLEY, T. M. 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research* 9: 165–254. Doi:10.1016/S0065-2504(08)60290-1
- ROSENBERG, N. J.; BLAD, B. L.; VERMA, S. B. 1983. Microclimate; the biological environment (2nd Edn). John Wiley & Sons. New York, USA pp. 170–172.
- SPP-INEGI. 1986. Síntesis geográfica del estado de Nuevo León. Secretaría de Programación y Presupuesto, Instituto Nacional de Geografía e Informática, México (in Spanish).
- STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach (2nd Edn). McGraw-Hill Book Company. New York, USA 632 p.
- STIENEN, H.; SMITS, M. P.; REID, N.; LANDA, J.; BOERBOOM, J. H. A. 1989. Ecophysiology of 8 woody multipurpose species from semiarid northeastern Mexico. *Annales des Sciences Forestières* 46: 454–458.
- TOGNETTI, R. R.; MINNOCCI, A.; PEÑUELAS, J.; RASCHI, A.; JONES, M. B. 2000. Comparative field water relations of three Mediterranean shrub species co-occurring at a natural CO₂ vent. *Journal of Experimental Botany* 51: 1135–1146.
- WACKERLY, D. D.; MENDENHALL, W.; SCHEAFFER, R. L. 2002. Estadística Matemática con Aplicaciones (6ª Edición). Editorial Thomson International. México 872 p.