

Revista Cubana de
Ciencias Forestales

CFORES

Volumen 9, número 1; 2021

Respuesta ecofisiológica de árboles tropicales ante el cambio climático: sequía y temperatura

Ecophysiological response of tropical trees to climate change: drought and temperature

Resposta ecofisiológica das árvores tropicais às alterações climáticas: seca e temperatura

Alexis Domínguez Liévano^{1*}  <https://orcid.org/0000-0002-4812-5836>

¹Colegio de Postgraduados. México.

*Autor para la correspondencia: adlievano@gmail.com

Recibido:01/09/2020.

Aprobado:11/11/2020.

RESUMEN

Esta revisión ordena los conocimientos precursores y vigentes de la ecofisiología de árboles tropicales, relacionados con los procesos de respuesta ante el cambio climático global, con énfasis en las relaciones hídricas, por el aumento de la temperatura y sequías. La zona intertropical se caracteriza por ser una franja con una exuberante biodiversidad. Ante el escenario actual de cambio climático, el conservar los bosques tropicales resulta de vital importancia por su intervención en el ciclo global del carbono, además de dar las pautas para llevar a cabo las acciones necesarias de restauración en las zonas degradadas por la deforestación, al ser una fuente de captura de carbono y, a su vez, uno de los componentes que ayudarán en la mitigación del cambio climático. La metodología de búsqueda de información se efectuó por relevancia del tema, en pertinencia con investigaciones precedentes y actuales, las que aportaron sólidos argumentos al entendimiento básico de la ecofisiología de árboles tropicales. Es este un tema muy complejo y, aunque se tienen avances, es necesario conocer las respuestas y adaptaciones que han ido desarrollando los árboles a través del tiempo. Se inquirió poseer en contexto, el panorama de algunas especies del trópico, respecto a los mecanismos de supervivencia y la capacidad de soportar cambios drásticos en su área de distribución. Del análisis de revisión, se concluyó que el juicio e importancia que se advierte de la zona tropical, no es nulo, aunque se necesitan más investigaciones para conocer e interpretar el comportamiento de algunos árboles tropicales de valor económico y ecológico para la sociedad, que serán afectados por agentes ambientales propios de su región geográfica, orillándolos a la extinción.



Palabras clave: Déficit hídrico; Estrés hídrico; Estomas; transpiración.

ABSTRACT

This review organizes the existing and current knowledge of the ecophysiology of tropical trees, related to the processes of response to global climate change, with emphasis on water relations, due to the increase in temperature and droughts. The intertropical zone is characterized by a strip with an exuberant biodiversity. Given the current scenario of climate change, the conservation of tropical forests is of vital importance for its intervention in the global carbon cycle, in addition to providing guidelines for carrying out the necessary restoration actions in areas degraded by deforestation, being a source of carbon capture and, in turn, one of the components that will help in mitigating climate change. The methodology of information search was made because of the relevance of the topic, in pertinence with previous and current researches, which contributed solid arguments to the basic understanding of tropical trees ecophysiology. This is a very complex subject and, although there are advances, it is necessary to know the answers and adaptations that trees have developed throughout time. It was inquired to possess in context, the panorama of some species of the tropic, with respect to the mechanisms of survival and the capacity to support drastic changes in its area of distribution. From the review analysis, it can conclude that the knowledge and importance of these studies in the tropical zone is not null. However, more research are needed to know and to understand the behavior of some tropical trees of economic and ecological importance for the society and that, they will be affected by own environmental factors of their geographic region bordering on the extinction.

Keywords: Water deficit; Water stress; Stomas; Transpiration.

RESUMO

Esta revisão organiza o precursor e os conhecimentos atuais da ecofisiologia das árvores tropicais, relacionados com os processos de resposta às alterações climáticas globais, com ênfase nas relações de água, aumento da temperatura e secas. A zona intertropical é caracterizada como uma faixa com uma biodiversidade exuberante. Dado o atual cenário de alterações climáticas, a conservação das florestas tropicais é de importância vital para a sua intervenção no ciclo global do carbono, além de fornecer orientações para a realização das ações de restauração necessárias em áreas degradadas pela deflorestação, sendo uma fonte de sequestro de carbono e, por sua vez, um dos componentes que ajudará a mitigar as alterações climáticas. A metodologia de pesquisa de informação foi baseada na relevância do tema, de acordo com pesquisas anteriores e atuais, que contribuíram com argumentos sólidos para a compreensão básica da ecofisiologia das árvores tropicais. Este é um assunto muito complexo e, embora tenham sido feitos progressos, é necessário conhecer as respostas e adaptações que as árvores têm desenvolvido ao longo do tempo. Foi inquirido para possuir em contexto, o panorama de algumas espécies dos trópicos, no que diz respeito aos mecanismos de sobrevivência e à capacidade de apoiar mudanças drásticas na sua área de distribuição. Da análise da revisão concluiu-se que o juízo e a importância da zona tropical não é nulo, embora seja necessária mais investigação para conhecer e interpretar o comportamento de algumas árvores tropicais de valor económico e ecológico para a sociedade, que serão afetadas por agentes ambientais típicos da sua região geográfica, levando-as à extinção.



Palavras chave: Défice hídrico; Stress hídrico; Estômatos; Transpiração.

INTRODUCCIÓN

El cambio climático por sí sólo es complicado, y no por los alcances sociales o económicos que puedan resultar en las próximas décadas, sino por el aumento de la temperatura en muchas regiones del planeta, fenómeno que se comienza a distinguir. Esto va a originar una de las complicaciones ambientales más preocupantes a la que se enfrentarán los seres humanos. En contraste, es fundamental reflexionar sobre la importancia que tienen los bosques, y más aún, si la mayor parte se encuentra en los trópicos (45 %) (FAO, 2012; Esquivel *et al.*, 2018 Buchhorn *et al.*, 2019).

Los acuerdos y decretos firmados en las convenciones mundiales aún no compensan las alteraciones provocadas a lo largo de los últimos 30 años; al causar numerosas, y desiguales transformaciones en la distribución y abundancia de especies, además del aprovechamiento no legal de la madera, la expansión agrícola y los incendios forestales (naturales y provocados) (Potapov *et al.*, 2017; Fremout *et al.*, 2019; Sage, 2020).

Actualmente, a causa de estos cambios, algunas especies tropicales se encuentran en grave peligro de extinción; tan sólo en las últimas dos décadas se ha perdido cerca del 19 % de estos bosques; de no conmutar esta situación, para el 2040 se espera una reducción más severa, y con ello, la pérdida de muchas especies forestales tropicales (Rodríguez *et al.*, 2010; del-Val y Sáenz, 2017). Thomas *et al.*, (2004) mencionaron que, con un mínimo cambio en el clima, se perderá 18 % de las especies conocidas (animales y vegetales), mientras que, con un cambio mucho mayor, el 35 % de estas especies desaparecerá; cifra crítica para la subsistencia de los organismos presentes en estos ecosistemas (McDowell *et al.*, 2018). Por su parte, el IPCC (2007) dio a conocer en su informe IV, que de aumentar 1,5 a 2,5 °C, aproximadamente, el 20 y 30 % de las especies vegetales y animales se verán en peligro de extinción.

La mayoría de las especies forestales tropicales, de bosque primario, no presentan dominancia dentro del dosel forestal característico, al crecer en un área geográfica limitada. No obstante, al albergar una gran diversidad de especies, así como incomparables arquitecturas y morfologías, se puede encontrar una amplia diversidad fisiológica. El desafío ante el cambio climático en las zonas tropicales es enorme, especialmente, por la alta deforestación que persiste en las regiones no protegidas por las instancias correspondientes de los gobiernos, seguido por los cambios de temperatura (Andrade, 2005).

Esto último, llevó a direccionar las investigaciones y enfoques hacia la respuesta en la transpiración, fotosíntesis y desarrollo fisiológico de los árboles, en relación al clima y déficit hídrico. Por ende, Aún falta mucho por investigar y por hacer, por la gran diversidad de especies que se encuentra en estos ecosistemas. Finalmente, no se busca presentar una revisión profunda de los principales mecanismos de respuesta de los árboles tropicales ante el cambio climático. Más bien, definir y revelar un tema basado en la información básica y actual de investigaciones que se han experimentado en las relaciones hídricas, a especies tropicales.



DESARROLLO

Cambio climático y especies tropicales

En los últimos 34 años, los gases de efecto invernadero aumentaron aproximadamente un 70 % a causa las actividades humanas. En el **Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC) (2007)**, dieron a conocer que para el año 2050 se espera a que la temperatura pudiera aumentar entre 1,5 y 2,5° C (**Locatelli et al., 2008**). **Aragão et al., (2009)** por su parte, mencionaron un posible aumento en la temperatura en las regiones tropicales de la amazonia; 0,25 °C cada década durante un periodo de 30 años. Definitivamente, el efecto del cambio climático en el trópico afectará en diferentes escalas: espaciales y temporales. En este contexto, no sólo se esperan y pronostican aumentos en la temperatura; también, modificaciones en la distribución de las precipitaciones durante el estiaje (**Aragão et al., 2009**); llegando a prolongar el riesgo por sequía (**Allen et al., 2010**) con altas posibilidades de incendios forestales (**Nepstad et al., 2004**), huracanes y ciclones, entre otros. De igual manera, se presentarán riesgos de daños en los procesos ecológicos relacionados con la estructura florística y fenológica de las especies tropicales, por los efectos anteriormente señalados (**Fischlin et al., 2009**, **Gutiérrez y Silver, 2018**).

Sequía: relaciones hídricas y conductancia

En los últimos años, el estudio de la fisiología de los árboles tropicales enfocada a entender las relaciones hídricas, registró un crecimiento y desarrollo de técnicas para estudiar los procesos de déficit hídrico. Entre las técnicas utilizadas en este tipo de investigaciones, se encuentran el uso de isótopos estables, así como sondas para medir el flujo de savia (**Andrade, 2005**). Es importante conocer las relaciones hídricas que ocurren en el árbol, porque el brote, crecimiento (primario y secundario) y floración, involucran la expansión celular, y esta se puede inhibir con déficits de agua moderados (**Borchert 1998**), resultando en estrés por sequía e inhibiendo la fotosíntesis, causando daño celular oxidativo (**Lukic et al., 2020**).

Las plantas sobreviven a condiciones de déficit hídrico en la urgencia de evolucionar, permitiéndoles desarrollar mecanismos de respuesta y adaptación que continúan en constante ajuste ecofisiológico con los cambios de temperatura, elevadas concentraciones de CO₂ y déficit hídrico (**Nilsen y Orcutt 1996**). Las adaptaciones que presentan, a menudo, van desde la capacidad de poder absorber y transportar agua, en un nivel morfológico, anatómico y celular; incluyendo, el uso eficiente del recurso hídrico, al buscar ser más tolerantes al estrés por sequía. Otras adaptaciones están enfocadas al desarrollo de metabolismos que les permitan crecer en diferentes ambientes, generalmente áridos; según sea la especie, pueden presentar metabolismo C4 o CAM (**Lüttge 2004**). Las bajas temperaturas y la elevada salinidad del suelo también son factores que propician el déficit hídrico. En esas condiciones, las células experimentan un estrés osmótico, es decir, disminuye la disponibilidad del agua en el citoplasma (**Levitt 1980**). **Gómez et al., (2020)**, modelaron nichos climáticos para dos especies templadas, *Pinus devoniana* y *Abies religiosa*. Los resultados que reportaron sugieren que para el 2060, los nichos climáticos de ambas especies se encontrarán en elevaciones que estén entre los 300 a 500 m más arriba de lo que se encuentran actualmente. De igual forma, la pérdida de la zona de distribución, para ambas especies, podría desaparecer al 46 % a 77 %, viéndose afectados los límites de distribución de estos árboles. Las condiciones de pérdida de hábitat en las zonas templadas son preocupantes, al hablar de una tercera



parte de pérdida en esta región, lleva a la reflexión de la superficie que se perderá en las regiones tropicales. Teniendo en consideración que la pérdida será de manera escalonada y de manera invertida con un desplazamiento regional de especies que soporten los cambios que se aproximan con el aumento de la temperatura y disminución de la precipitación. Al igual que las coníferas, en su momento también se tendrá que requerir la asistencia humana para migrar en altitud en busca de los climas a los que están adaptadas las especies forestales tropicales y templadas (Gómez *et al.*, 2020).

El agua, como recurso vital, es uno de los factores básicos en el crecimiento de todo individuo en el desarrollo de las plantas y, la carencia del líquido, representa un estrés. La mayoría de las plantas desarrollaron respuestas que permiten tolerar y sobrevivir en distintos climas, estos van desde un estrés hídrico leve, con la disminución del potencial hídrico durante el mediodía, hasta aquellas que sobreviven en zonas desérticas (Moreno, 1998); el suelo, la humedad y la cantidad de agua disponible para el sistema radical también es esencial para calcular el balance de agua y su estado en las selvas (Slatyer 1967). Un aspecto importante a considerar, es la capacidad que tienen las raíces para explorar las profundidades del suelo, así como la forma de distribución; dependiendo de la especie, tendrán diferentes formas y capacidad de exploración.

Por ejemplo, Nepstad *et al.*, (2004) investigaron la profundidad de las raíces de algunas especies tropicales en un bosque perennifolio y caducifolio en Brasil, encontraron que las propiedades "evergreen-ness" estaban relacionadas con la profundidad de las raíces y el acceso del agua almacenada en el suelo durante la temporada húmeda; que permite a las especies amortiguar la temporada seca gracias a la extensión de las raíces en el suelo. De igual forma, Borchert (1998) concluyó que la disponibilidad de agua en el suelo en áreas de árboles tropicales en dos estaciones secas consecutivas, muestran que el estado hídrico de los árboles va a variar con la disponibilidad de agua del subsuelo y una variedad de factores bióticos, como la estructura y la vida útil de las hojas, el tiempo de desprendimiento de las hojas, la densidad de la madera y la capacidad de almacenamiento del agua del tallo, y la profundidad y densidad de los sistemas radiculares. Por lo tanto, la capacidad de almacenamiento de agua del tallo (400 20 % de la masa seca) está altamente correlacionada con el grado de desecación durante la sequía.

Córdoba *et al.*, (2011) evaluaron plantas de tres años de edad en condiciones de invernadero, lo interesante fue conocer la distribución de las raíces al someter diferentes niveles de déficit hídrico en el suelo. Como se esperaba, encontraron que efectivamente, la humedad en el suelo determina el número de raíces que se van a formar y que, ante la falta de agua, las plantas mostrarán mecanismos que les permitirán disminuir los efectos de esa escasez y, en general, manifestarán una tendencia a reducir la acumulación de biomasa y la relación parte aérea/raíz, con una mayor cantidad de recursos asignados a este último (Doi *et al.*, 2008); esto es particularmente común, cuando las plantas enfrentan estrés hídrico, como reportaron en algunas especies (Martínez *et al.*, 2002; Baquedano y Castillo, 2007).

Incluso, en condiciones de sequía, hay una reducción significativa de la relación parte aérea/raíz. Es un mecanismo fisiológico que asegura mantener un balance entre la capacidad de absorción de agua y la demanda transpiratoria del follaje (Costa *et al.*, 2004). No obstante, con un déficit hídrico en el suelo, las especies también pueden responder a nivel celular y molecular, esta respuesta se da en torno a modificar la expresión génica, presencia de proteínas con función protectora, participación de



osmolitos en el ajuste osmótico, cierre de estomas, cavitación del xilema, entre otras respuestas que están involucradas en la respuesta al estrés hídrico (Cushman 2001; Shinozaki y Yamaguchi 2007, Scoffoni *et al.*, 2018; Knipfer *et al.*, 2020).

En las especies de *Tectona grandis* (Singh y Srivastava, 1985) y *Eucaliptus globulus* (Kätterer *et al.*, 1995), obtuvieron resultados que no coinciden con los autores anteriormente mencionados. Singh y Srivastava (1985) y Kätterer *et al.*, (1995) hallaron que la cantidad de raíces aumentó después de un período de sequía, sugiriendo que este evento consiguió estimular la formación de raíces. Consecuentemente, la formación de raíces va a estar regulada por la especie tropical y las condiciones de desarrollo bajo las cuales esta, así como por los mecanismos de respuesta ante el déficit hídrico en el suelo y, por supuesto, el tipo de suelo. Finalmente, según el requerimiento de la planta, esta se clasificará en tres tipos: hidrófitas, adaptadas a vivir total o parcialmente en el agua; mesófitas, las cuales crecen en ambientes con un aporte moderado de agua; y xerófitas, adaptadas a los ambientes áridos (Nilsen y Orcutt, 1996).

Una de las herramientas que se están utilizando para comprender de manera práctica los efectos del cambio climático en especies tropicales y que puede apoyar a la toma de decisiones políticas y de conservación ecológica, es el modelado de nicho climático, modelado que busca conocer de la distribución potencial de árboles de interés. Garza *et al.* (2018) determinaron la distribución potencial del hábitat climático contemporáneo y futuro (década centrada en el año 2030) de *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth en la Península de Yucatán, México. Llegando a proyectar que para el año 2030, una pérdida de hábitat climático del 43 % en relación con el contemporáneo, redistribuyéndose hacia el centro de la Península de Yucatán por la modificación de los patrones de brisas marinas al ser más intensas y de mayor alcance al presentarse un clima más cálido.

Por su parte, Navarro *et al.*, (2020) utilizaron variables bioclimáticas para modelar los efectos del cambio climático a menor escala de *Buddleja coriacea*, *Carica candicans*, *Haplorhus peruviana*, *Kageneckia lanceolata* y *Weberbauerella brongniartioides* en sus nichos ecológicos actuales y proyectados a cuatro escenarios futuros de emisiones (2050 y 2070). Demostraron con esta hipótesis que, habrá una posible reducción la población de *B. coriacea* has un 80 % por las variaciones en temperatura y precipitación, mientras, para *Carica candicans*, *Haplorhus peruviana*, *Kageneckia lanceolata* y *Weberbauerella brongniartioides*, dedujeron que las afectaciones a estas especies serán por la actividad antropogénica, fuera de eso, podrán mantenerse e incrementar su dispersión.

Adsorción y transporte de agua

La adsorción y el transporte de agua están relacionados con el almacenamiento de agua en el árbol o los tejidos de este; raíces, tallos, ramas o follaje. De esta manera, la capacitancia, permitirá analizar el movimiento de agua dentro y fuera de los tejidos del árbol, determinando el cambio del contenido de agua del tejido con el cambio en el potencial hídrico (Scholz *et al.*, 2011).

El xilema es el tejido de conducción de agua más eficiente en su transporte, es el medio por el cual las plantas vasculares realizan el movimiento hídrico. El movimiento es a través de una red de conductos especializados a lo largo del árbol. El transporte se realiza a través de una tensión en el xilema y que se conoce como la teoría cohesión-tensión en un estado metaestable (Tyree y Zimmermann 2002).



Por tal motivo, el agua en el xilema es propensa a cavitación, resultando posteriormente en un embolismo (Nardini *et al.*, 2011). Esto es, la consecuencia de la sequía de temporada y el estrés por congelación en el xilema, detectándose incluso en plantas con riego constante (Choat *et al.*, 2012). Por tal motivo, el efecto inmediato que se observa en la cavitación del xilema es el cierre total o parcial del estoma dependiendo de la intensidad y duración de la cavitación, así como, la reducción en la conductancia hidráulica en el xilema y la reducción de la tasa fotosintética (Brodribb 2009) en periodos intensos de sequía (McDowell 2011).

Scholz *et al.*, (2011) combinaron diferentes estudios relacionados con la absorción y transporte de agua, demostraron que el tamaño del árbol y el uso diario del agua almacenada tienen una relación lineal positiva. Además, encontraron que las capacidades específicas, tanto de angiospermas como de coníferas, tiene un valor similar, contrariamente de existir una diferencia marcada en la anatomía de la madera. A pesar de ello, en diferentes ecosistemas y especies, existe una relación positiva entre la producción de biomasa aérea y el uso del agua en el árbol (Meinzer *et al.*, 2001), según sus estudios. Igualmente, evaluaron 20 especies tropicales con diferencias taxonómicas y de arquitectura, encontraron buenas correlaciones entre el diámetro del tronco o área de la albura y el uso del agua (Meinzer *et al.*, 2001).

Una de las ventajas en la distribución, del sistema radical de los árboles, es la capacidad de redistribuir el agua desde profundidades del perfil del suelo a la superficie o zona de captación de los árboles, esta distribución es también de manera lateral y hacia abajo (Scholz *et al.*, 2004). El investigador Dawson (1993), fue pionero en demostrar este mecanismo hidráulico. Además, el proceso de transportar el agua de una zona a otra, ayuda a la supervivencia de las plantas vecinas con raíces poco profundas y evitar la acumulación de sal en la superficie del suelo (Landsberg *et al.*, 2017).

En las especies tropicales, el tipo de bosque va a determinar la profundidad máxima a la que el sistema radical puede llegar, en general va en el orden de 2 a 5 m (Canadell *et al.*, 1996), sin embargo, en bosques del Amazonas se reportaron profundidades de hasta 18 m (Nepstad *et al.*, 1994). No obstante, el hecho de conocer distribución de las raíces en el suelo no significa que tal superficie sea aprovechable en la adsorción de agua y nutrientes. Es por ello, que en los últimos años se continúan realizando trabajos sobre la profundidad a la cual la raíz extrae agua (Andrade *et al.*, 2005; Romero *et al.*, 2005).

Pero, la absorción y el transporte del agua en los árboles tropicales también se ven afectados por la inundación, ocasionando el cierre estomático y reduciendo la tasa fotosintética. En consecuencia, el movimiento del agua a través de los espacios conductores en el árbol está limitado por la disponibilidad de agua en el suelo y la temporada del año en el trópico. Rojas y Gutiérrez (2011) investigaron las relaciones hídricas de *Enterolobium cyclocarpum* en diferentes horas durante la noche y a lo largo de dos ciclos fenológicos. Con los datos observaron que el potencial hídrico de tallos y raíces gruesas disminuyeron durante el brote temprano del follaje, de -0,3 MPa a -0,55 MPa, lo cual pone en evidencia utilizar las reservas internas de agua para sustentar este proceso. Los autores determinaron que las hojas jóvenes son las principales responsables de evitar la pérdida de agua y de mantener el balance hídrico durante la estación seca, debido a la conductividad estomática baja y la estabilidad de su potencial hídrico (g_s de $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; $\hat{I}^* H_H$ de -0.75 mPa).



Temperatura: efectos en el crecimiento y desarrollo

Actualmente se presentaron investigaciones de grupos de científicos, realmente, poco alentadoras en torno al cambio climático (Trugman *et al.*, 2018; Pesendorfer *et al.*, 2019; Navarro *et al.*, 2020). Los niveles de incremento de la temperatura superficial, en nuestro planeta, cada vez son más alarmantes, producto de las emisiones de gases de efecto invernadero (GEI) (Warrick *et al.*, 1996) y las dificultades que se presentan para su reducción en lo inmediato (IPCC, 1992).

En algunas especies tropicales, los métodos que muestran de respuesta: directas o indirectas, para minimizar daños en los procesos biológicos por los cambios de temperatura, están en función de los niveles óptimos en los que se desarrollan, mediante mecanismos de tolerancia o evasión (Levitt 1980). Pesquisas de dos décadas, han demostrado que la temperatura es uno de los principales factores ambientales que controla el desarrollo y productividad de los árboles, al afectar los procesos fisiológicos de manera temporal o espacial (Sage y Kubien 2007).

De igual forma, la pérdida de turgencia en árboles frondosos y coníferas es producto del estrés hídrico por la falta de movimiento del agua causado por factores ambientales de la región de crecimiento. En Australia, los ambientes estacionales que se presentan han desarrollado en las especies como el eucalipto, el desprendimiento de las hojas como una respuesta al estrés hídrico, el reducir su potencial hídrico y la actividad estomática es una adaptación característica de esa especie. Es por ello, que, estos ecosistemas permiten estudiar los procesos y comportamientos que están involucrados en la interacción ambiente-árbol durante la pérdida de turgencia (Landsberg *et al.*, 2017).

En la península de Yucatán, México, es común que las especies de los bosques tropicales estén expuestas a periodos recurrentes de estrés hídrico por las condiciones ambientales propias del lugar (Hasselquist *et al.*, 2010). Así que las especies que predominan en estos bosques son caducifolias, por su eficiencia en economizar agua en épocas de baja disponibilidad de agua (Murphy y Lugo 1986); las adaptaciones que desarrollaron son; abscisión foliar, disminución en el potencial hídrico y almacenamiento de agua en los órganos (Tyree *et al.*, 2002). La radiación solar por su parte, es uno de los componentes ambientales más importantes que influye sobre la temperatura y la humedad en los ecosistemas (Romo, 2005) y, por consiguiente, en el desarrollo y crecimiento de las plantas. El exceso o ausencia de radiación solar incide directamente en cambios morfológicos en la estructura de la hoja, en especial, el grosor y área foliar (Close *et al.*, 2009; Cruz y López 2010). Se alcanza a observar en periodos continuos y estacionales, dependiendo de la intensidad lumínica a la que estén expuestas las plantas, afectando su crecimiento (Puntieri 2005).

Las especies tropicales adaptadas a la sombra, no son capaces de regular los procesos fisiológicos a cambios tan drásticos como el pasar de ser árboles de sombra a ser árboles de sol. Puesto que las plantas adaptadas a la sombra muestran baja plasticidad, lo que limita a estar expuestas directamente al sol sin que tengan que reducir su respuesta fotosintética para evitar la muerte de las hojas; al exhibir una mayor tendencia a la fotoinhibición que las especies intolerantes, son propensas a presentar un daño de mayor magnitud cuando se exponen a niveles de radiación solar mayor a la acostumbrada (Salisbury y Ross 1992).



Salisbury y Ross (1992) realizaron estudios con una especie herbácea para documentar la respuesta en un ambiente de zona abierta (radiación alta) y bajo dosel (radiación baja). Evaluaron dos clones de *Solidago virgaurea*; los resultados indicaron que el clon de sombra mantuvo una tasa fotosintética más baja, creciendo a alta radiación que el mismo clon creciendo a baja iluminación, debido a la incapacidad que tiene los cloroplastos de estas especies para disipar la energía de excitación a la radiación absorbida (Fitter 2012 y Hale 1987). Como es de esperar, los clones de sol realizan la fotosíntesis con mayor velocidad a alta radiación. Así que, la respuesta para evitar la fotoinhibición está relacionada con reducir la absorción de luz mediante movimientos foliares paraheliotrópicos y marchitamiento (Kozlowski *et al.*, 1991).

CONCLUSIONES

Finalmente, los desafíos que se presentan ante el cambio climático en los ecosistemas tropicales, son grandes, y es uno de los retos que enfrentamos como sociedad en una carrera por revertir las acciones que se han generado en el último par de décadas, al contaminar y sobreexplotar el medio ambiente. Está claro que los recursos tropicales son fundamentales como componentes importantes en la adaptación y conservación de la diversidad biológica.

El conocimiento e importancia que se conoce de estas regiones no es nulo, pero aún se necesitan más investigaciones para conocer y entender el comportamiento de las especies tropicales ante los factores ambientales en los que se encuentran creciendo. El conocer los mecanismos de respuesta y la capacidad de adaptación, ayudará a dimensionar la supervivencia de las especies tropicales y, si estas son capaces de soportar cambios drásticos en la temperatura. Es decir, la plasticidad que presenten las especies del trópico para resistir y mantener su desarrollo ante el escenario en el que se encuentren, determinará su permanencia.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEN, C.D., MACALADY, A.K., CHENCHOUNI, H., BACHELET, D., MCDOWELL, N., VENNETIER, M., KITZBERGER, T., RIGLING, A., BRESHEARS, D.D., HOGG, E.H. (Ted), GONZALEZ, P., FENSHAM, R., ZHANG, Z., CASTRO, J., DEMIDOVA, N., LIM, J.-H., ALLARD, G., RUNNING, S.W., SEMERCI, A. y COBB, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 259, no. 4, pp. 660-684. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0378-1127. DOI 10.1016/j.foreco.2009.09.001. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S037811270900615X>.
- ANDRADE, J.L., 2005. Fisiología ecológica de árboles tropicales: avances y perspectivas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* [en línea], vol. 11, no. 2, pp. 83-91. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 2007-3828, 2007-4018. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=62911202>.
- ANDRADE, J.L., MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G. y SCHNITZER, S.A., 2005. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* [en línea], vol. 19, no. 3, pp. 282-289. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1432-2285. DOI 10.1007/s00468-004-0388-x. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0388-x>.
- ARAGÃO, L.E.O.C., MALHI, Y., METCALFE, D.B., SILVA-ESPEJO, J.E., JIMÉNEZ, E., NAVARRETE, D., ALMEIDA, S., COSTA, A.C.L., SALINAS, N., PHILLIPS, O.L., ANDERSON, L.O., ALVAREZ, E., BAKER, T.R., GONCALVEZ, P.H., HUAMÁN-OVALLE, J., MAMANI-SOLÓRZANO, M., MEIR, P., MONTEAGUDO, A., PATIÑO, S., PEÑUELA, M.C., PRIETO, A., QUESADA, C.A., ROZAS-DÁVILA, A., RUDAS, A., SILVA JR., J.A. y VÁSQUEZ, R., 2009. Above- and below-ground net primary productivity across ten Amazonian forests on contrasting soils. *Biogeosciences* [en línea], vol. 6, no. 12, pp. 2759-2778. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1726-4170. DOI <https://doi.org/10.5194/bg-6-2759-2009>. Disponible en: <https://bg.copernicus.org/articles/6/2759/2009/>
- BAQUEDANO, F.J. y CASTILLO, F.J., 2007. Drought tolerance in the Mediterranean species *Quercus coccifera*, *Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, and *Juniperus phoenicea*. *Photosynthetica* [en línea], vol. 45, no. 2, pp. 229. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1573-9058. DOI 10.1007/s11099-007-0037-x. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0037-x>.
- BERNSTEIN, L., BOSCH, P. y CLIMÁTICO, (IPCC) Panel Intergubernamental sobre Cambio, 2007. Cambio climático 2007 informe de síntesis: Informe del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [en línea]. Ginebra: IPCC. Disponible en: <https://www.ipcc.ch/report/ar4/syr/>.
- BORCHERT, R., 1998. Responses of Tropical Trees to Rainfall Seasonality and its Long-Term Changes. *Climatic Change* [en línea], vol. 39, no. 2, pp. 381-393. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1573-1480. DOI 10.1023/A:1005383020063. Disponible en: <https://doi.org/10.1023/A:1005383020063>.



- BRODRIBB, T., 2009. Xylem hydraulic physiology: The functional backbone of terrestrial plant productivity. *Plant Science* [en línea], vol. 177, pp. 245-251. DOI 10.1016/j.plantsci.2009.06.001. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/222528891_Xylem_hydraulic_physiology_The_functional_backbone_of_terrestrial_plant_productivity.
- CANADELL, J., JACKSON, R.B., EHLERINGER, J.R., MOONEY, H.A., SALA, O.E. y SCHULZE, E.-D., 1996. Maximum Rooting Depth of Vegetation Types at the Global Scale. *Oecologia* [en línea], vol. 108, no. 4, pp. 583-595. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0029-8549. Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/4221458>.
- CHOAT, B., JANSEN, S., BRODRIBB, T.J., COCHARD, H., DELZON, S., BHASKAR, R., BUCCI, S.J., FEILD, T.S., GLEASON, S.M., HACKE, U.G., JACOBSEN, A.L., LENS, F., MAHERALI, H., MARTÍNEZ-VILALTA, J., MAYR, S., MENCUCCINI, M., MITCHELL, P.J., NARDINI, A., PITTERMANN, J., PRATT, R.B., SPERRY, J.S., WESTOBY, M., WRIGHT, I.J. y ZANNE, A.E., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* [en línea], vol. 491, no. 7426, pp. 752-755. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1476-4687. DOI 10.1038/nature11688. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/nature11688>.
- CLOSE, D., RUTHROF, K., TURNER, S., ROKICH, D. y DIXON, K., 2009. Ecophysiology of Species with Distinct Leaf Morphologies: Effects of Plastic and Shadedcloth Tree Guards. *Restoration Ecology* [en línea], vol. 17. DOI 10.1111/j.1526-100X.2007.00330.x. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/43500224_Ecophysiology_of_Species_with_Distinct_Leaf_Morphologies_Effects_of_Plastic_and_Shadedcloth_Tree_Guards.
- CÓRDOBA-RODRÍGUEZ, D., VARGAS-HERNÁNDEZ, J.J., LÓPEZ-UPTON, J. y MUÑOZ-OROZCO, A., 2011. Root growth in young plants of *Pinus pinaster* Gordon in response to soil moisture. *Agrociencia* [en línea], vol. 45, no. 4, pp. 493-506. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1405-3195. Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S1405-31952011000400008&lng=es&nrm=iso&tlng=es.
- COSTA E SILVA, F., SHVALEVA, A., MAROCO, J.P., ALMEIDA, M.H., CHAVES, M.M. y PEREIRA, J.S., 2004. Responses to water stress in two *Eucalyptus globulus* clones differing in drought tolerance. *Tree Physiology* [en línea], vol. 24, no. 10, pp. 1165-1172. ISSN 0829-318X. DOI 10.1093/treephys/24.10.1165. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15294763/>.
- CUSHMAN, J.C., 2001. Osmoregulation in Plants: Implications for Agriculture1. *American Zoologist* [en línea], vol. 41, no. 4, pp. 758-769. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0003-1569. DOI 10.1093/icb/41.4.758. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/icb/41.4.758>.
- DEL-VAL, E. y SÁENZ-ROMERO, C., 2017. Insectos descortezadores (Coleoptera: Curculionidae) y cambio climático: problemática actual y perspectivas en los bosques templados. *TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* [en línea], vol. 20, no. 2, pp. 53-60. [Consulta: 3 marzo 2021]. Disponible en: <https://www.medigraphic.com/cgi-bin/new/resumen.cgi?IDARTICULO=72574>.



DOI, Y., MORI, A.S. y TAKEDA, H., 2008. Adventitious root formation of two Abies species on log and soil in an old-growth subalpine forest in central Japan. *Journal of Forest Research* [en línea], vol. 13, no. 3, pp. 190. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1610-7403. DOI 10.1007/s10310-008-0064-x. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s10310-008-0064-x>.

ESQUIVEL-MUELBERT, A., BAKER, T.R., DEXTER, K.G., LEWIS, S.L., BRIENEN, R.J.W., FELDPAUSCH, T.R., LLOYD, J., MONTEAGUDO-MENDOZA, A., ARROYO, L., ÁLVAREZ-DÁVILA, E., HIGUCHI, N., MARIMON, B.S., MARIMON-JUNIOR, B.H., SILVEIRA, M., VILANOVA, E., GLOOR, E., MALHI, Y., CHAVE, J., BARLOW, J., BONAL, D., DAVILA CARDOZO, N., ERWIN, T., FAUSET, S., HÉRAULT, B., LAURANCE, S., POORTER, L., QIE, L., STAHL, C., SULLIVAN, M.J.P., TER STEEGE, H., VOS, V.A., ZUIDEMA, P.A., ALMEIDA, E., ALMEIDA DE OLIVEIRA, E., ANDRADE, A., VIEIRA, S.A., ARAGÃO, L., ARAUJO-MURAKAMI, A., ARETS, E., AYMARD C, G.A., BARALOTO, C., CAMARGO, P.B., BARROSO, J.G., BONGERS, F., BOOT, R., CAMARGO, J.L., CASTRO, W., CHAMA MOSCOSO, V., COMISKEY, J., CORNEJO VALVERDE, F., LOLA DA COSTA, A.C., DEL AGUILA PASQUEL, J., DI FIORE, A., FERNANDA DUQUE, L., ELIAS, F., ENGEL, J., FLORES LLAMPAZO, G., GALBRAITH, D., HERRERA FERNÁNDEZ, R., HONORIO CORONADO, E., HUBAU, W., JIMENEZ-ROJAS, E., LIMA, A.J.N., UMETSU, R.K., LAURANCE, W., LOPEZ-GONZALEZ, G., LOVEJOY, T., AURELIO MELO CRUZ, O., MORANDI, P.S., NEILL, D., NÚÑEZ VARGAS, P., PALLQUI CAMACHO, N.C., PARADA GUTIERREZ, A., PARDO, G., PEACOCK, J., PEÑA-CLAROS, M., PEÑUELA-MORA, M.C., PETRONELLI, P., PICKAVANCE, G.C., PITMAN, N., PRIETO, A., QUESADA, C., RAMÍREZ-ANGULO, H., RÉJOU-MÉCHAIN, M., RESTREPO CORREA, Z., ROOPSIND, A., RUDAS, A., SALOMÃO, R., SILVA, N., SILVA ESPEJO, J., SINGH, J., STROPP, J., TERBORGH, J., THOMAS, R., TOLEDO, M., TORRES-LEZAMA, A., VALENZUELA GAMARRA, L., VAN DE MEER, P.J., VAN DER HEIJDEN, G., VAN DER HOUT, P., VASQUEZ MARTINEZ, R., VELA, C., VIEIRA, I.C.G. y PHILLIPS, O.L., 2019. Compositional response of Amazon forests to climate change. *Global Change Biology* [en línea], vol. 25, no. 1, pp. 39-56. ISSN 1365-2486. DOI 10.1111/gcb.14413. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/30406962/>.

FAO, 2012. Global ecological Zones for FAO forest reporting: 2010 update [en línea]. Roma: Forest Resources Assessment Working Paper 179. Disponible en: <http://www.fao.org/3/ap861e/ap861e00.pdf>.

FISCHLIN, A., AYRES, M., KARNOSKY, D., KELLOMÄKI, S., LOUMAN, B., ONG, C., PLATTNER, G.K., SANTOSO, H., THOMPSON, I., BOOTH, T.H., MARCAR, N., SCHOLLES, B., SWANSTON, C. y ZAMOLODCHIKOV, D., 2009. Future environmental impacts and vulnerabilities. En: R. SEPPÄLÄ, A. BUCK y P. KATILA (eds.), *Adaptation of forests and people to climate change: a global assessment report*. :53-100 [en línea]. Helsinki, Finland: IUFRO International Union of Forest Research Organizations, [Consulta: 3 marzo 2021]. ISBN 978-3-901347-80-1. Disponible en: <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/20166>.

FITTER, A.H. y HAY, R.K.M., 2012. *Environmental Physiology of Plants* [en línea]. S.l.: Academic Press. ISBN 978-0-08-054981-1. Disponible en: https://books.google.com/cu/books/about/Environmental_Physiology_of_Plants.html?id=NLY4R2vx4JcC&redir_esc=y.



- FREMOUT, T., THOMAS, E., GAISBERGER, H., VAN MEERBEEK, K., MUENCHOW, J., BRIERS, S., GUTIERREZ-MIRANDA, C.E., MARCELO-PEÑA, J.L., KINDT, R., ATKINSON, R., CABRERA, O., ESPINOSA, C.I., AGUIRRE-MENDOZA, Z. y MUYS, B., 2020. Mapping tree species vulnerability to multiple threats as a guide to restoration and conservation of tropical dry forests. *Global Change Biology* [en línea], vol. 26, no. 6, pp. 3552-3568. ISSN 1365-2486. DOI 10.1111/gcb.15028. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32020698/>.
- GARZA-LÓPEZ, M., ORTEGA-RODRÍGUEZ, J.M., ZAMUDIO-SÁNCHEZ, F.J., LÓPEZ-TOLEDO, J.F., DOMÍNGUEZ-ÁLVAREZ †, F.A., SÁENZ-ROMERO, C., GARZA-LÓPEZ, M., ORTEGA-RODRÍGUEZ, J.M., ZAMUDIO-SÁNCHEZ, F.J., LÓPEZ-TOLEDO, J.F., DOMÍNGUEZ-ÁLVAREZ †, F.A. y SÁENZ-ROMERO, C., 2018. MODIFICACIÓN DEL HÁBITAT PARA *Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (TZALAM) POR EL CAMBIO CLIMÁTICO. *Revista fitotecnia mexicana* [en línea], vol. 41, no. 2, pp. 127-135. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0187-7380. DOI 10.35196/rfm.2018.2.127-135. Disponible en: http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S0187-73802018000200127&lng=es&nrm=iso&tlng=es.
- GÓMEZ-PINEDA, E., SÁENZ-ROMERO, C., ORTEGA-RODRÍGUEZ, J.M., BLANCO-GARCÍA, A., MADRIGAL-SÁNCHEZ, X., LINDIG-CISNEROS, R., LOPEZ-TOLEDO, L., PEDRAZA-SANTOS, M.E. y REHFELDT, G.E., 2020. Suitable climatic habitat changes for Mexican conifers along altitudinal gradients under climatic change scenarios. *Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America* [en línea], vol. 30, no. 2, pp. e02041. ISSN 1051-0761. DOI 10.1002/eap.2041. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/31758621/>.
- GUTIÉRREZ DEL ARROYO, O. y SILVER, W.L., 2018. Disentangling the long-term effects of disturbance on soil biogeochemistry in a wet tropical forest ecosystem. *Global Change Biology* [en línea], vol. 24, no. 4, pp. 1673-1684. ISSN 1365-2486. DOI 10.1111/gcb.14027. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29265556/>.
- GUZMÁN, M.A.N., CHIPANA, C.A.J. y APAZA, J.M.I., 2020. Modelamiento de nichos ecológicos de flora amenazada para escenarios de cambio climático en el departamento de Tacna - Perú. *Colombia forestal* [en línea], vol. 23, no. 1, pp. 51-67. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 2256-201X. DOI 10.14483/2256201X.14866. Disponible en: <https://revistas.udistrital.edu.co/index.php/colfor/article/view/14866>.
- HALE, M.G., ORCUTT, D.M. y THOMPSON, L.K., 1987. *The Physiology of Plants Under Stress* [en línea]. S.l.: Wiley. ISBN 978-0-471-88997-7. Disponible en: https://books.google.com/cu/books/about/The_Physiology_of_Plants_Under_Stress.html?id=WHHwAAAAMAAJ&redir_esc=y.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE, INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. WORKING GROUP I., WORLD METEOROLOGICAL ORGANIZATION, 1992. *Climate Change 1992* [en línea]. S.l.: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-43829-2. Disponible en: https://books.google.com/cu/books/about/Climate_Change_1992.html?id=6ERV_5M4wRsC&redir_esc=y.



- KÄTTERER, T., FABIÃO, A., MADEIRA, M., RIBEIRO, C. y STEEN, E., 1995. Fine-root dynamics, soil moisture and soil carbon content in a Eucalyptus globulus plantation under different irrigation and fertilisation regimes. *Forest Ecology and Management* [en línea], vol. 74, no. 1, pp. 1-12. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0378-1127. DOI 10.1016/0378-1127(95)03529-J. Disponible en: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/037811279503529J>.
- KNIPFER, T., BAMBACH, N., HERNANDEZ, M.I., BARTLETT, M.K., SINCLAIR, G., DUONG, F., KLUEPFEL, D.A. y MCELDRONE, A.J., 2020. Predicting Stomatal Closure and Turgor Loss in Woody Plants Using Predawn and Midday Water Potential. *Plant Physiology* [en línea], vol. 184, no. 2, pp. 881-894. ISSN 1532-2548. DOI 10.1104/pp.20.00500. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32764130/>.
- KOZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J. y PALLARDY, S.G., 2012. *The Physiological Ecology of Woody Plants* [en línea]. S.l.: Academic Press. ISBN 978-0-323-13800-0. Disponible en: https://books.google.com.cu/books/about/The_Physiological_Ecology_of_Woody_Plant.html?id=iSTOcsNbVxMC&redir_esc=y.
- LANDSBERG, J., WARING, R. y RYAN, M., 2017. Water relations in tree physiology: where to from here? *Tree Physiology* [en línea], vol. 37, no. 1, pp. 18-32. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0829-318X. DOI 10.1093/treephys/tpw102. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw102>.
- LEVITT, J., 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, radiation, salt, and other stresses* [en línea]. S.l.: Academic Press. ISBN 978-0-12-445502-3. Disponible en: https://books.google.com.cu/books/about/Responses_of_Plants_to_Environmental_Str.html?id=AYTwAAAAMAAJ&redir_esc=y.
- LOCATELLI, B., KANNINEN, M., BROCKHAUS, M., COLFER, C.J.P., MURDIYARSO, D. y SANTOSO, H., 2008. Facing an uncertain future: how forest and people can adapt to climate change [en línea]. S.l.: CIFOR. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISBN 978-979-1412-75-9. Disponible en: <http://agritrop.cirad.fr/547010/>. Monde
- LUKIĆ, N., KUKAVICA, B., DAVIDOVIĆ-PLAVŠIĆ, B., HASANAGIĆ, D. y WALTER, J., 2020. Plant stress memory is linked to high levels of anti-oxidative enzymes over several weeks. *Environmental and Experimental Botany* [en línea], vol. 178, pp. 104-166. DOI 10.1016/j.envexpbot.2020.104166. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/342419266_Plant_stress_memory_is_linked_to_high_levels_of_anti-oxidative_enzymes_over_several_weeks.
- LÜTTGE, U., 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*, vol. 93, no. 6, pp. 629-652. ISSN 0305-7364. DOI 10.1093/aob/mch087.
- MARCEL BUCHHORN, BRUNO SMETS, LUC BERTELS, MYROSLAVA LESIV, NANDIN-ERDENE TSENDBAZAR, MARTIN HEROLD y STEFFEN FRITZ, 2019. Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 2: epoch 2015: Globe [en línea]. 1 octubre 2019. S.l.: Zenodo. [Consulta: 3 marzo 2021]. Disponible en: <https://zenodo.org/record/3243509>.



- MCDOWELL, N., ALLEN, C.D., ANDERSON-TEIXEIRA, K., BRANDO, P., BRIENEN, R., CHAMBERS, J., CHRISTOFFERSEN, B., DAVIES, S., DOUGHTY, C., DUQUE, A., ESPIRITO-SANTO, F., FISHER, R., FONTES, C.G., GALBRAITH, D., GOODSMAN, D., GROSSIORD, C., HARTMANN, H., HOLM, J., JOHNSON, D.J., KASSIM, A.R., KELLER, M., KOVEN, C., KUEPPERS, L., KUMAGAI, T., MALHI, Y., MCMAHON, S.M., MENCUCCINI, M., MEIR, P., MOORCROFT, P., MULLER-LANDAU, H.C., PHILLIPS, O.L., POWELL, T., SIERRA, C.A., SPERRY, J., WARREN, J., XU, C. y XU, X., 2018. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests. *The New Phytologist*, vol. 219, no. 3, pp. 851-869. ISSN 1469-8137. DOI 10.1111/nph.15027.
- MEINZER, F.C., GOLDSTEIN, G. y ANDRADE, J.L., 2001. Regulation of water flux through tropical forest canopy trees: Do universal rules apply? *Tree Physiology* [en línea], vol. 21, no. 1, pp. 19-26. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0829-318X. DOI 10.1093/treephys/21.1.19. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/treephys/21.1.19>.
- NARDINI, A., SALLEO, S. y JANSEN, S., 2011. More than just a vulnerable pipeline: xylem physiology in the light of ion-mediated regulation of plant water transport. *Journal of Experimental Botany*, vol. 62, no. 14, pp. 4701-4718. ISSN 1460-2431. DOI 10.1093/jxb/err208.
- NEPSTAD, D., LEFEBVRE, P., SILVA JÚNIOR, U., TOMASELLA, J., SCHLESINGER, P., SOLORZANO, L., MOUTINHO, P. y GUERRERO, J., 2004. Amazon drought and its implications for forest flammability and tree growth: A basin-wide analysis. *Global Change Biology* [en línea], vol. 10. DOI 10.1111/j.1529-8817.2003.00772.x. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/37679454_Amazon_drought_and_its_implications_for_forest_flammability_and_tree_growth_A_basin-wide_analysis.
- NEPSTAD, D.C., DE CARVALHO, C.R., DAVIDSON, E.A., JIPP, P.H., LEFEBVRE, P.A., NEGREIROS, G.H., DA SILVA, E.D., STONE, T.A., TRUMBORE, S.E. y VIEIRA, S., 1994. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. *Nature* [en línea], vol. 372, no. 6507, pp. 666-669. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1476-4687. DOI 10.1038/372666a0. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/372666a0>.
- POTAPOV, P., HANSEN, M.C., LAESTADIUS, L., TURUBANOVA, S., YAROSHENKO, A., THIES, C., SMITH, W., ZHURAVLEVA, I., KOMAROVA, A., MINNEMEYER, S. y ESIPOVA, E., 2017. The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances*, vol. 3, no. 1, pp. e1600821. ISSN 2375-2548. DOI 10.1126/sciadv.1600821.
- PUNTIERI, J., 2005. Variaciones Intra-Específicas en el crecimiento primario de *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* [en línea], vol. 40, no. 1-2, pp. 73-84. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/262704195_Variaciones_Intra-Especificas_en_el_crecimiento_primario_de_Nothofagus_dombeyi_Nothofagaceae
- RODRÍGUEZ, J.A.C. y MATA, L.L., 2010. Cambios ontogénicos en la morfología de plántulas de *Manilkara zapota*: análisis de sus implicaciones ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* [en línea], vol. 81, no. 1, pp. 81-86. [Consulta: 3 marzo



- 2021]. ISSN 1870-3453. Disponible en:
<https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=3672774>.
- RODRÍGUEZ, J.P., ROJAS, S.F. y HERNÁNDEZ, D.G., 2010. Libro Rojo de los Ecosistemas Terrestres de Venezuela. Caracas, Venezuela: Provita, Shell Venezuela, Lenovo. ISBN 978-980-6774-05-6.
- ROJAS JIMÉNEZ, K.O. y GUTIÉRREZ SOTO, M.V., 2011. Relaciones hídricas en árboles del bosque tropical seco: el caso de *Enterolobium cyclocarpum*. En: Accepted: 2018-08-16T14:29:36Z, Revista Forestal Mesoamericana Kurú (Costa Rica), Vol. 8(20), pp.1-8 [en línea], vol. 8, no. 20. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 2215-2504. Disponible en: <http://www.kerwa.ucr.ac.cr/handle/10669/75366>.
- ROMERO-SALTOS, H., STERNBERG, L. da S.L., MOREIRA, M.Z. y NEPSTAD, D.C., 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *American Journal of Botany*, vol. 92, no. 3, pp. 443-455. ISSN 0002-9122. DOI 10.3732/ajb.92.3.443.
- ROMO REÁTEGUI, M., 2005. Efecto de la luz en el crecimiento de plantulas de *Dipteryx micrantha* Harms «Shihuahuaco» transplantadas a sotobosque, claros y plantaciones. *Ecología Aplicada* [en línea], vol. 4, no. 1-2, pp. 1-8. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1726-2216. Disponible en: http://www.scielo.org.pe/scielo.php?script=sci_abstract&pid=S1726-22162005000100001&lng=es&nrm=iso&tlng=es.
- SAGE, R., 2019. *Global Change Biology: A Primer*. *Global Change Biology* [en línea], vol. 26. DOI 10.1111/gcb.14893. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/gcb.14893>.
- SAGE, R.F. y KUBIEN, D.S., 2007. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* [en línea], vol. 30, no. 9, pp. 1086-1106. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1365-3040. DOI <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-3040.2007.01682.x>.
- SALISBURY, F.B. y ROSS, A.W., 1992. *Plant Physiology, Hormones and Plant Regulators: Auxins and Gibberellins*. 4th ed. S.I.: Wadsworth Publishing, Belmont.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MOREIRA, M.Z., STERNBERG, L.S.L. y MEINZER, F.C., 2004. Redistribución hidráulica de agua del suelo por árboles de sabanas neotropicales. *Fisiología ecológica en plantas: mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas* [en línea], [Consulta: 3 marzo 2021]. Disponible en: <https://repositorio.usp.br/item/002485781>.
- SCHOLZ, F.G., PHILLIPS, N.G., BUCCI, S.J., MEINZER, F.C. y GOLDSTEIN, G., 2011. Hydraulic Capacitance: Biophysics and Functional Significance of Internal Water Sources in Relation to Tree Size. En: F.C. MEINZER, B. LACHENBRUCH y T.E. DAWSON (eds.), *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function* [en línea]. Dordrecht: Springer Netherlands, *Tree Physiology*, pp. 341-361. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISBN 978-94-007-1242-3. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-94-007-1242-3_13.



- SHINOZAKI, K. y YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K., 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany* [en línea], vol. 58, no. 2, pp. 221-227. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 0022-0957. DOI 10.1093/jxb/erl164. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jxb/erl164>.
- SINGH, K.P. y SRIVASTAVA, S.K., 1985. Seasonal variations in the spatial distribution of root tips in teak (*Tectonia grandis* Linn. f.) plantations in the Varanasi Forest Division, India. *Plant and Soil* [en línea], vol. 84, no. 1, pp. 93-104. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1573-5036. DOI 10.1007/BF02197870. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/BF02197870>.
- SLATYER, R.O., 1967. *Plant-water relations*. New York: Academic Press.
- THOMAS, C.D., CAMERON, A., GREEN, R.E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L.J., COLLINGHAM, Y.C., ERASMUS, B.F.N., DE SIQUEIRA, M.F., GRAINGER, A., HANNAH, L., HUGHES, L., HUNTLEY, B., VAN JAARSVELD, A.S., MIDGLEY, G.F., MILES, L., ORTEGA-HUERTA, M.A., TOWNSEND PETERSON, A., PHILLIPS, O.L. y WILLIAMS, S.E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* [en línea], vol. 427, no. 6970, pp. 145-148. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1476-4687. DOI 10.1038/nature02121. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/nature02121>.
- TRINIDAD, T.M., HERNÁNDEZ, J.J.V., OROZCO, A.M. y UPTON, J.L., 2002. Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia* [en línea], vol. 36, no. 3, pp. 365-376. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISSN 1405-3195. Disponible en: <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=7110988>.
- TRUGMAN, A.T., ANDEREGG, L.D.L., WOLFE, B.T., BIRAMI, B., RUEHR, N.K., DETTO, M., BARTLETT, M.K. y ANDEREGG, W.R.L., 2019. Climate and plant trait strategies determine tree carbon allocation to leaves and mediate future forest productivity. *Global Change Biology* [en línea], vol. 25, no. 10, pp. 3395-3405. ISSN 1365-2486. DOI 10.1111/gcb.14680. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/gcb.14680>.
- TYREE, M.T., VARGAS, G., ENGELBRECHT, B.M.J. y KURSAR, T.A., 2002. Drought until death do us part: a case study of the desiccation-tolerance of a tropical moist forest seedling-tree, *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch. *Journal of Experimental Botany* [en línea], vol. 53, no. 378, pp. 2239-2247. ISSN 0022-0957. DOI 10.1093/jxb/erf078. Disponible en: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/12379791/>.
- WARRICK, R.A., AZIZUL HOQ BHUIYA, A.K. y MIRZA, M.Q., 1996. The Greenhouse Effect and Climate Change. En: R.A. WARRICK y Q.K. AHMAD (eds.), *The Implications of Climate and Sea-Level Change for Bangladesh* [en línea]. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 35-96. [Consulta: 3 marzo 2021]. ISBN 978-94-009-0241-1. Disponible en: https://doi.org/10.1007/978-94-009-0241-1_2.



Conflicto de intereses:

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

Contribución de los autores:

Alexis Domínguez Liévano: Concepción de la idea, búsqueda y revisión de literatura, confección de instrumentos, aplicación de instrumentos, recopilación de la información resultado de los instrumentos aplicados, análisis estadístico, confección de tablas, gráficos e imágenes, confección de base de datos, asesoramiento general por la temática abordada, redacción del original (primera versión), revisión y versión final del artículo, corrección del artículo, coordinador de la autoría, traducción de términos o información obtenida, revisión de la aplicación de la norma bibliográfica aplicada.



Esta obra está bajo una licencia de Creative Commons Reconocimiento-NoComercial 4.0 Internacional.

Copyright (c) 2021 Alexis Domínguez Liévano

