

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

"EVALUACION ECOFISIOLÓGICA DEL USO DEL AGUA Y  
CRECIMIENTO EN CEDRO ROJO (*Cedrela odorata L.*) EN  
EL ESTADO DE VERACRUZ"

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

**TERESA RUIZ OLVERA**

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA

MEXICO, D. F.

AGOSTO 2004



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de junio del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) **Ruiz Olvera Teresa**, con número de cuenta 89220625, con la tesis titulada: "Evaluación Ecofisiológica del uso del agua y crecimiento en cedro rojo (*Cedrela odorata*) en el estado de Veracruz", bajo la dirección del(a) **Dr. Víctor Luis Barradas Miranda**

Presidente:	Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia
Vocal:	Dra. Pilar Huante Pérez
Secretario:	Dr. Víctor Luis Barradas Miranda
Suplente:	Dr. Martín Ricker Reymann
Suplente:	Dr. Mark Earl Olson

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a, 2 de agosto del 2004

Dr. Juan José Morrone Lupi  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

***A TODOS LOS QUE LUCHAN POR CONSEGUIR VIVIR EN PAZ A PESAR DE  
PERTENECER A UN MUNDO LLENO DE DIFERENCIAS***

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Victor L. Barradas Miranda por haber dirigido este proyecto y por apoyarme hasta el final.

A los miembros del comité tutorial: Dra. Pilar Huante Pérez y Dr. Martin Ricker Reymann por haber aportado ideas que le dieron mayor claridad a esta investigación.

A los miembros del jurado: Dra. Alma Orozco Segovia, y Dr. Mark Earl Olson por haber revisado de manera crítica este trabajo y cuyas acertadas sugerencias lo enriquecieron.

Al M. en C. Juan Alba del Instituto de Genética Forestal de la Universidad de Veracruz, por permitimos tomar mediciones en sus plantaciones de cedro rojo localizadas en Carrizal.

A todos los compañeros del laboratorio de Ecofisiología por el apoyo técnico en el campo y en el laboratorio: Daniel Juárez, Lorena Pacheco, Daniel Degollado, Guadalupe Barajas, Angélica Cervantes, Gustavo Prado, Betzabé Morales, América Plata, Noé Velázquez y Renato Ramos.

A toda mi familia porque siempre han confiado en mí, sobre todo a mis padres por darme todo para lograr mis metas.

A Joel por ser una persona con gran sensibilidad y a quien le debo muchos ratos felices.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo brindado por medio de una beca y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM por otorgarme una beca complementaria.

## INDICE

AGRADECIMIENTOS	I
RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	3
II. HIPÓTESIS	4
III OBJETIVOS	4
IV. ANTECEDENTES	5
a) Importancia del agua en las plantas	5
b) Sistema suelo-planta-atmósfera	6
i) Transpiración	7
ii) Conductividad	9
c) Fotosíntesis	11
d) Eficiencia del uso del agua	13
e) Crecimiento	16
f) Estudios realizados en <i>Cedrela odorata</i>	19
V. SITIO DE ESTUDIO	21
a) Localización	21
b) Topografía y suelo	21
c) Vegetación	21
d) Clima	22
VI. MATERIAL Y MÉTODOS	24
a) Generalidades de <i>Cedrela odorata</i>	24
b) Descripción botánica de <i>C. odorata</i>	24
c) Trabajo de laboratorio	24
i) Material vegetal	24
ii) Medición de variables fisiológicas	25
iii) Estrés hídrico	25
iv) Medición de variables de crecimiento	26
d) Trabajo de campo	27
e) Análisis de resultados	27

VII. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	28
a) Trabajo de laboratorio	28
i) Variables fisiológicas	28
ii) Estrés hídrico	35
iii) Variables de crecimiento	36
b) Trabajo de campo	41
i) Variables fisiológicas	41
iii) Potencial hídrico foliar	46
iv) Variables de crecimiento	48
VIII. CONCLUSIONES	54
IX. RECOMENDACIONES	56
X. REFERENCIAS	57

## RESUMEN

El cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) es una especie procedente de bosques tropicales con importancia económica debido a su madera fina. A pesar de esta importancia, existen pocas investigaciones sobre su fisiología y productividad.

En este estudio se encontró una relación entre el crecimiento y la eficiencia del uso del agua de tres poblaciones de *C. odorata* (La Antigua, Misantla y Catemaco) en el estado de Veracruz, bajo condiciones de laboratorio y en dos sitios en campo; uno con asociación de maíz o papaya y otro con pipián. Se determinaron las siguientes respuestas ecofisiológicas: transpiración (TRP), conductividad estomática ( $g_s$ ), asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $\text{ACO}_2$ ), eficiencia del uso del agua (EUA) y de crecimiento (altura, biomasa, cobertura, diámetro del tallo).

La población procedente de La Antigua, al ser sometida a diferentes temperaturas en laboratorio, presentó los índices más altos de EUA a los  $20\text{ }^\circ\text{C}$ , con  $9.38\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ . En el sitio con pipián, en el que no había competencia por la luz, a las 13:00 h la EUA de la población procedente de La Antigua fue de  $7.13\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ . Allí, la RFA y la temperatura fueron muy cercanas a las de laboratorio ( $500\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  y  $30\text{ }^\circ\text{C}$ ). La EUA de las poblaciones de La Antigua y Catemaco no presentaron diferencias significativas en el laboratorio.

En contraste, la población de Catemaco alcanzó en campo los valores de EUA más altos ( $10\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ ) a las 13:00 h en el sitio con cultivos de maíz, y no con pipián como la población de La Antigua. En estos casos con valores de EUA más altos, los valores de potencial hídrico foliar correspondientes eran menos negativos.

Además de medir la EUA en función de la temperatura para las dos poblaciones en el laboratorio, se la midió en función de la radiación (RFA a  $30\text{ }^\circ\text{C}$ ). En este experimento los valores de la EUA quedaron muy bajos, no alcanzando los  $3\ \mu\text{mol CO}_2\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ . Además, la población de La Antigua presentó un efecto fotoinhibitorio con intensidades de RFA mayores de los  $600\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ .



En laboratorio, comparado con la población de La Antigua, la población de Catemaco presentó un mayor incremento de la altura y el diámetro del tallo, así como de la biomasa de hojas, tallo y raíz, en condiciones controladas a la edad de un año. Sin embargo, la tasa relativa de crecimiento (TRC) y la tasa de asimilación neta (TAN) fueron menores en la población de Catemaco ( $0.00221 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  y  $0.0000516 \text{ g cm}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , respectivamente), comparado con la población de La Antigua ( $0.00435 \text{ g g}^{-1} \text{ d}^{-1}$  y  $0.000102 \text{ g cm}^{-1} \text{ d}^{-1}$  respectivamente). También en campo fue la población de La Antigua la que presentó mayor crecimiento en altura y diámetro del tallo, comparado con las otras poblaciones bajo condiciones con maíz.

En conclusión, el material genético de La Antigua podría ser recomendado para el establecimiento de plantaciones, cuando las condiciones de sitio son similares a las de su procedencia (más seco), ya que además de tener TRC y TAN más altos, en campo crece más en altura y diámetro del tallo.

## I. INTRODUCCIÓN

*Cedrela odorata* L. es una de las especies forestales tropicales más importantes del país debido a la explotación de su madera fina. *C. odorata* produce en el país un total de 60 mil metros cúbicos de madera, siendo Veracruz la entidad que ocupa el primer lugar a escala nacional produciendo 17,000 m<sup>3</sup>. Los estados que le siguen son Tabasco, Quintana Roo y Puebla. La producción forestal se lleva a cabo principalmente en terrenos ejidales (72.3%), con los terrenos privados en segundo lugar (25.4%) y en último lugar las unidades mixtas (2.2%). La producción forestal maderable de la República Mexicana tiene en gran parte (31.2%) un uso integral (aserrío, postería, leña y carbón) (INEGI, 1995).

Desde hace varios años, se han venido realizando diversas investigaciones sobre el establecimiento y manejo de plantaciones de *C. odorata* con el objeto de generar los conocimientos necesarios para el cultivo de especies forestales con interés económico. El cedro rojo es un árbol que ha mostrado su potencial como fuente de madera para la industria forestal (Patiño, *et al*; 1997). Sin embargo, existe una carencia absoluta de trabajos de investigación orientados hacia la fisiología y la ecología de la planta, en los que no solo puedan obtenerse datos complementarios a las técnicas de propagación, sino también a las de productividad y al desarrollo sustentable de la especie.

Precisamente por lo anterior, es que al realizar un estudio en el que podamos determinar por un lado índices de productividad como el uso eficiente del agua (asimilación de bióxido de carbono/transpiración) y por el otro variables de crecimiento tradicional (altura, diámetro del tallo, cobertura, etc), podremos encontrar una relación entre la productividad y la fisiología de la especie; dicha relación pretenderá contribuir al mejoramiento de plantaciones de *C. odorata* para su posterior comercialización. Por otro lado, una forma de conocer y determinar los mejores individuos para cada sitio es a través de la evaluación ecofisiológica de la progenie de las mismas poblaciones pero en diferentes ambientes, entonces las diferencias del fenotipo serán el resultado de las diferencias en el ambiente y por lo tanto del grado de plasticidad de los individuos bajo las características de estudio.

En este estudio se propone determinar las características fisiológicas y de crecimiento de plantaciones de cedro rojo de diferentes procedencias en dos sitios en el estado de Veracruz.

## II. HIPOTESIS

El crecimiento de las diferentes poblaciones de *C. odorata* dependerá de la eficiencia del uso del agua en cada una de ellas.

El desempeño ecológico de las poblaciones de *C. odorata* dependerá de su desempeño fisiológico.

## III. OBJETIVOS

### Objetivo general:

- Determinar las respuestas fisiológicas y de crecimiento en poblaciones de *C. odorata* de diferentes procedencias en condiciones de laboratorio y de campo.

### Objetivos particulares:

- Determinar las tasas de transpiración (TRP), asimilación de bióxido de carbono ( $ACO_2$ ) y eficiencia del uso del agua (EUA) de diferentes poblaciones de plantas jóvenes de *C. odorata*.
- Determinar las variables de crecimiento (altura, diámetro del tallo, cobertura y biomasa) en plantas jóvenes de *C. odorata*.

#### IV. ANTECEDENTES

##### a) Importancia del agua en las plantas

La capacidad competitiva y los patrones de sobrevivencia de los ecosistemas vegetales están determinados en gran medida por la disponibilidad de agua. El agua es importante tanto cuantitativa como cualitativamente, ya que constituye del 80 al 90 % del peso fresco de muchas plantas herbáceas y el 50 % de plantas maderables (Kramer y Boyer, 1995).

El agua es una parte importante del protoplasma, ya que las proteínas y los lípidos que lo constituyen pueden modificar su estructura cuando el contenido de agua baja a un nivel crítico, esto puede llevar a la muerte. Pocas plantas y órganos de plantas pueden enfrentar la deshidratación bajo condiciones de poca humedad en el aire y el suelo. En algunas semillas y esporas, la pérdida de agua no afecta la viabilidad, pero decrece la actividad fisiológica acompañada de una disminución en el contenido de agua en el tejido (Larcher, 1995).

El agua en las plantas, además de ser un constituyente químico del protoplasma, conforma un sistema de hidratación asociado a iones, como disolvente de macromoléculas, llenando los espacios entre las finas estructuras del protoplasma y de la pared celular, como una reserva almacenada en las vacuolas y finalmente, como agua intersticial ya que sirve como medio de transporte en los espacios entre células y en la conducción de elementos del xilema y del floema (Larcher, 1995).

Muchos procesos en las plantas son afectados directa o indirectamente por el suministro de agua, por ejemplo, la elongación del tallo y de la hoja pueden detenerse por el déficit de agua. Por otro lado, un decremento en el contenido de agua inhibe la fotosíntesis y usualmente reduce el índice de respiración y otros procesos enzimáticos (Kramer y Boyer, 1995; Burghardt y Riederer, 2003).

## **b) Sistema suelo-planta-atmósfera**

Las plantas son un puente extenso entre el suelo y el aire, en donde se mantiene un gradiente en el potencial de agua. En primer lugar, las plantas terrestres absorben agua del suelo por medio de las raíces. La absorción del agua se realiza por efecto de una diferencia en el gradiente de concentración de agua entre el suelo y las células de la raíz (pelos radiculares). La concentración de agua en el citoplasma de las células tendrá que ser menor que la que exista en el suelo, para que el flujo de agua se de en dirección de las células sin gasto de energía metabólica, es decir por ósmosis. Sin embargo, algunos autores afirman que la absorción se puede dar de manera activa, utilizando energía metabólica, dicha absorción se puede dar acumulando solutos dentro de la célula o a través de mecanismos no osmóticos (bombeo) (Bidwell, 1993).

El xilema presenta diferentes tipos de células como traqueidas, elementos de vaso, fibras xilemáticas y parénquima xilemático, cuya morfología favorece el ascenso de agua. La forma de explicar dicho ascenso es a partir del modelo de cohesión-tensión el cual establece que la forma impulsora del agua es el gradiente en los potenciales hídricos desde el suelo hasta la atmósfera y a través de la planta. La columna de agua desde la raíz hasta el dosel continúa, ya que el agua se encuentra bajo tensión, debido a la cohesión de las moléculas de agua, este modelo ha sido cuestionado, ya que se sugiere que la columna de agua puede sufrir cavitación (rompimiento de la columna de agua) o embolismo (entrada de aire) (Tyree, 1997; Stiller y Sperry, 2002).

De manera general, se ha dicho que el continuo suelo-planta-atmósfera se genera por la diferencia de presión de succión que existe entre la planta y la atmósfera (ya que esta última por lo general no se encuentra saturada de vapor de agua), encontrando así que el agua fluye de un menor potencial de succión a uno mayor. El potencial de succión del suelo en condiciones normales de agua varía entre 0,1 y 10 atm; en las hojas van de 2 a 15 atm, en tanto que en la atmósfera oscilan entre 100 y 2000 atm, lo cual explica el ascenso de la columna de agua y la dirección del sistema (Milthorpe y Moorby, 1974).

Como ya se ha mencionado, este continuo también se da cuando existe una diferencia entre el potencial químico del agua pura y del agua de cualquier parte del sistema de la planta en

las mismas condiciones de presión y temperatura. La pérdida hídrica de las hojas a través de la transpiración origina un potencial en la hoja más bajo que el potencial hídrico del xilema, este más bajo que el de la raíz y el último menor que el del suelo (Salisbury, 1994).

La estimación de los tamaños de las resistencias del flujo ofrecidas por las diferentes vías por donde se mueve el agua se han presentado en varios trabajos, y en estos tratan a la planta como un sistema hidráulico de una serie de resistencias a través de las cuales fluye el agua en respuesta a un gradiente de potencial hídrico similar a la expresión análoga a la ley de Ohm.

La ley de Ohm describe el flujo de una corriente en respuesta a una diferencia de potencial eléctrico. La fórmula que describe este flujo es el siguiente (Fitter, 1987):

$$F = ((\Psi_{rs} - \Psi_{hoja})/R) = (\Delta\Psi_{raiz}/r_{raiz}) = (\Delta\Psi_{tallo}/r_{tallo}) = (\Delta\Psi_{hoja}/r_{hoja})$$

donde F, es la tasa en estado estable del flujo de agua a través de la planta, R es la suma de todas las resistencias,  $\Psi_{rs}$  es el potencial hídrico del suelo a la superficie radical,  $\Psi_{hoja}$  es el potencial hídrico de la hoja,  $\Delta\Psi$  y r representan la diferencia en el potencial hídrico y la resistencia al flujo en diferentes secciones del sistema, respectivamente (Fitter, 1987).

Este sistema análogo incluye potenciales y resistencias en el suelo, tallo y hojas, maneja tanto el intercambio del agua como el almacenaje, es decir, describe el movimiento del agua en el continuo como un flujo a través de una cadena de resistencias. En este análogo, el estoma tiene una influencia importante sobre las resistencias ya que emplea un control tanto en el movimiento del agua a través de todo el sistema, así como en la tasa de transpiración. Por otro lado se sugiere que pueden darse cambios en la resistencia hidráulica como resultado de la concentración de iones, pH y solventes no polares (Zwieniecki, *et al*, 2001).

### ***i) Transpiración***

La transpiración es la salida de agua de las plantas en forma de vapor. Es el proceso dominante en las plantas para mantener el estatus hídrico. Esto también produce un gradiente de energía que

controla en gran medida la absorción y el ascenso de la savia a través del xilema, aunque también se le atribuye un efecto benéfico porque evita el sobrecalentamiento de las hojas, además de que se incrementa la absorción de minerales (Larcher, 1995).

El proceso de transpiración se lleva a cabo a través de las lenticelas, cutícula y estomas de la planta. Sin embargo, la cantidad de agua depositada en la atmósfera a través de la transpiración lenticular y cuticular es insignificante en comparación con la cantidad de agua transpirada por los estomas (Jones, 1992; Bidwell, 1993), aunque esto puede cambiar dependiendo del hábitat donde se sitúe la especie. Aproximadamente de un 90% a un 95% del agua se transpira por los estomas (Daubenmire, 1982).

La cantidad de agua empleada principalmente en la fotosíntesis es muy pequeña comparada con las grandes cantidades de agua transpirada. Se ha encontrado que la velocidad de transpiración de algunas plantas herbáceas es tan grande, que en condiciones favorables el volumen de agua contenido en una sola planta puede renovarse por completo en un solo día (Devlin, 1980).

Las diferentes especies de plantas e incluso variedades distintas de las mismas especies poseen distintos índices de (Tamhane, 1986). En condiciones óptimas de humedad del suelo, la tasa de transpiración alcanza el máximo, pero esto depende de la especie, ya que las plantas tienen diferentes requerimientos de agua, aún en las mismas condiciones ambientales (Schulze, 1976; Daubenmire, 1982).

El proceso de transpiración está bajo el control de la planta aunque impuesto por las condiciones del medio, por lo que representa uno de los puntos de interacción entre los dos, (Bidwell, 1993). Los factores físicos que más influyen en la transpiración son: la disponibilidad de agua, la luz, la humedad del aire, la temperatura de la hoja y del aire y el viento (Jones, 1992). De éstos la disponibilidad de agua es uno de los factores más importante ya que si la absorción del agua realizada por las raíces es menor en comparación con el agua transpirada durante un lapso de tiempo corto, se observan efectos adversos sobre la planta. Si esta situación se prolonga, se origina un déficit hídrico donde la planta alcanza el estrés hídrico, y después de un cierto límite puede provocar su muerte (Sutcliffe, 1979; Devlin, 1980).

La importancia de la transpiración radica en que afecta a la absorción de bióxido de carbono de la atmósfera (que es la materia prima para la realización de la fotosíntesis), ayuda en el transporte de nutrimentos, sirve como medio de enfriamiento de las hojas (Jones, 1992; Salisbury, 1994). Desde el punto de vista ecológico, tanto la liberación de agua como la absorción constituyen factores de gran interés, ya que estos procesos dependen en gran medida del medio ambiente (Devlin, 1980).

La relación entre la absorción de agua y la transpiración en la planta se denomina balance hídrico. Este balance está determinado por el medio ambiente y por la planta, es decir por factores externos e internos. Los aspectos externos consisten en la cantidad de agua disponible para los órganos absorbentes y la intensidad de los factores que estimulan la transpiración. Los aspectos internos del balance del agua dependen en gran parte de las características estructurales y funcionales de los cuerpos de las plantas que tienden a compensar o agravar las limitantes que impone el medio ambiente. La estructura de la planta parece estar más fuertemente influenciada por las condiciones del balance de agua en las cuales se ha desarrollado, que por cualquier otro factor del medio ambiente (Daubenmire, 1982).

Las plantas presentan mecanismos para evitar su desecación y mantener potenciales hídricos altos. Algunos mecanismos que utilizan son: la pérdida de las hojas, almacenamiento de agua en tallos y raíces, cierre estomático o disminución de área foliar (Lambers, *et al*, 1998). A nivel fisiológico el estrés hídrico en las plantas provoca una disminución en la fotosíntesis, aunque en relación con la transpiración pueden tornarse eficientes en el uso del agua, cuando sucede lo contrario implica que se ha entrado en un estado de estrés más severo.

## **ii) Conductividad estomática**

La mayor parte del agua transpirada por la planta se da a partir de los estomas, que se encuentran en la superficie foliar, los cuales se comunican con los espacios intercelulares del mesófilo de la hoja, permitiendo así la salida de vapor de las hojas hacia la atmósfera (Salisbury, 1994). Los estomas son poros microscópicos que están rodeados por dos células epidérmicas llamadas oclusivas o guardas, que son las encargadas del cierre y apertura del poro. Junto a cada célula



guarda suele haber una o varias células epidérmicas modificadas llamadas células subsidiarias (Devlin, 1980; Jones, 1992).

Los movimientos estomáticos tienen lugar como respuesta directa a aumentos o disminuciones del contenido osmótico de las células oclusivas, haciendo que aumente su volumen (se abran) o se tornen flácidas (se cierren). La interacción de los factores ambientales inducen tales variaciones, y entre ellos; la intensidad de luz, la disponibilidad de agua, la temperatura de la hoja y del aire, y la diferencia de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire tienen una mayor influencia sobre este comportamiento (Devlin, 1980; Jones, 1992). Actualmente se acepta que en ciertas especies la transpiración afecta el cierre estomático (Monteith, 1995). Por medio de esta apertura o cierre de los estomas se controla la entrada de  $\text{CO}_2$  y salida de vapor de agua (Salisbury, 1994), por lo tanto, es evidente que los estomas constituyen un mecanismo homeostático que regula tanto la asimilación de  $\text{CO}_2$  como la transpiración (Kramer y Boyer, 1995).

La importancia de la disponibilidad de agua se aplica porque el agua que entra a las células oclusivas permite que éstas se vuelvan turgentes, y la presión ejercida sobre las paredes celulares hace que las paredes más delgadas se abulten hacia afuera, separando así las paredes gruesas del estoma permitiendo que este se abra. Cuando la presión del agua de las células oclusivas disminuye ocurre lo opuesto, las paredes internas más gruesas se acercan cerrándose así el estoma (Devlin, 1980; Esau, 1985).

Por otro lado, es importante mencionar que a medida que la disponibilidad del agua disminuye, el potencial hídrico se reduce causando el cierre de los estomas (Salisbury, 1994). Este patrón de comportamiento completo contribuye a un mecanismo muy efectivo en la protección de la planta contra una transpiración excesiva durante períodos de escasez de agua (Fitter, 1987).

El funcionamiento estomático se mide a partir de la resistencia o la conductividad que presentan los estomas al paso del vapor de agua (Jones, 1992).

La conductividad estomática ( $g_s$ ) que es el inverso de la resistencia estomática ( $r_s$ ), es directamente proporcional al diámetro de la apertura estomática, y representa la facilidad con que el vapor de agua atraviesa los estomas (Percy, 1991), además de estar determinada por los

factores medioambientales, expresando un control regulador empleado por los estomas en la tasa transpiratoria.

La gran variabilidad en el tamaño y la frecuencia de estomas que existe en diferentes especies, la edad de la hoja, los cambios estacionales, etc., corresponden a diferencias que afectan a la conductividad estomática (Jones, 1992). En adición a las diferentes expresiones genotípicas, la conductividad máxima ( $g_{max}$ ) es fuertemente afectada por las condiciones de crecimiento y los cambios de edad de la hoja (Jones, 1992).

Por otro lado, el aparato estomático presenta un fotorreceptor (flavonoide) que le permite responder al flujo fotónico de radiación fotosintéticamente activa (RFA) que incide en las hojas y puede estimular o inhibir el fotorreceptor. El flavonoide favorece el flujo de iones  $K^+$  hacia el interior de las células guardas, generando un gradiente de concentración de solutos entre el protoplasma de las células y su entorno, originando un flujo al interior, esto aumenta su turgencia provocando la apertura de los estomas (Mansfield, 1986; Shimazaki *et al.*, 1986).

### c) Fotosíntesis

Quizás la característica de significado ecológico más importante las plantas es su capacidad de aprovechar la energía solar para fijar bióxido de carbono atmosférico y formar moléculas orgánicas más complejas. Este proceso es el que proporciona la mayor cantidad de energía a nivel biósfera.

El efecto neto de la fotosíntesis es el reemplazo de un mol de agua por un mol de  $CO_2$  que es reducido al nivel de azúcar ( $C_6H_{12}O_6$ ). Muchas de las reacciones individuales toman lugar en organelos especializados llamados cloroplastos dentro de las células del mesófilo de la hoja. Estos están provistos de una doble membrana y contiene una red de vesículas llamadas tilacoides (Larcher, 1995).

La fotosíntesis puede estar explicada en tres fases: 1) reacciones luminosas, en donde la energía radiante es absorbida y usada para generar compuestos de alta energía como el ATP y NADPH los cuales finalmente son requeridos para el intercambio gaseoso; 2) reacciones oscuras,

en las que se incluye la reducción bioquímica de  $\text{CO}_2$  y azúcares usando compuestos de alta energía generados en las reacciones luminosas y 3) suministro de  $\text{CO}_2$  ambiental al sitio de reducción en el cloroplasto (Geiger y Servaites, 1994).

El intercambio gaseoso entre las células y el ambiente toma lugar por difusión y flujo de masas. Por cada gramo de glucosa formado, se requieren 1.47 g de  $\text{CO}_2$  lo cual es aproximadamente la cantidad contenida en 2500 litros de aire (Larcher, 1995).

El transporte de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  se describen por la ley de difusión de Fick:

$$dm/dt = -D(A)(dc/dx)$$

el índice de difusión (cantidad desplazada,  $dm$ , en un intervalo de tiempo,  $dt$ ) depende de la constante de difusión,  $D$ , que aumenta cuando aumenta el gradiente de concentración  $dc/dx$ , en dirección de la difusión,  $x$ , y al aumentar el área,  $A$ . La constante de difusión depende tanto de la sustancia como del medio en donde esta difunde; por ejemplo, en el aire el  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  pueden difundir alrededor de  $10^4$  veces más rápido que en el agua. La ley de Fick se puede aplicar al intercambio gaseoso en plantas de una manera más simplificada:

$$J = \Delta C / \Sigma r$$

El flujo de difusión ( $J$ ) aumenta al aumentar el gradiente de concentración ( $\Delta C$ ) entre el ambiente y el sitio de reacción en la célula y se reduce cuando existen factores que ponen resistencia a la difusión ( $\Sigma r$ ).  $\Sigma r$  incluye las constantes de difusión, las resistencias en interfaces y las dimensiones espaciales involucradas en este proceso (Ehleringer y Monson, 1993).

La difusión de  $\text{CO}_2$  va a estar controlada en gran medida por la apertura estomática, sin embargo, el intercambio gaseoso puede verse afectado por numerosos factores externos, como pueden ser la concentración de  $\text{CO}_2$ , la luz, la temperatura y el suministro de agua y nutrientes, además la entrada de  $\text{CO}_2$  se limita por la baja en el potencial hídrico cuando los estomas se cierran por ese efecto.

De acuerdo con la influencia de factores climáticos ambientales (luz, temperatura, y humedad del aire) y factores del suelo (agua y suministro de nutrientes), el patrón de comportamiento en la toma de  $\text{CO}_2$  puede tomar dos formas: a) curvas de saturación, en las que se llega a una asíntota cuando se aumenta la temperatura, la radiación o el suministro de  $\text{CO}_2$  externo; o b) curvas óptimas, en las que invariablemente se expresa la sensibilidad a los cambios en los factores externos. La extensión del intervalo óptimo es una medida de la flexibilidad ecofisiológica de algunas especies. La fotosíntesis responde a cambios de temperatura y radiación con curvas óptimas muy características (Kramer y Boyer, 1995).

#### **d) Eficiencia del uso del agua**

El término de eficiencia del uso del agua (EUA) tiene varias connotaciones. Los hidrólogos lo definen como el volumen de agua usado productivamente en transpiración, evaporación y crecimiento. Los ingenieros en irrigación lo definen como la razón en el incremento de volumen de agua desde el sistema de raíz hasta el dosel, suministrada por irrigación. Finalmente, los fisiólogos de plantas y los agrónomos definen EUA como la relación entre la asimilación de  $\text{CO}_2$  y la transpiración, aunque también lo determinan como la razón de materia seca producida por unidad de agua transpirada (Eamus, 1991). Aunque la definición del uso eficiente del agua puede variar entre autores, la salida de agua puede expresarse en unidades de masa o moles y la asimilación puede ser expresada en términos de asimilación de  $\text{CO}_2$ , productividad o crecimiento en peso seco.

De manera similar, la pérdida de agua puede ser expresada en términos de transpiración de agua o evaporación total. La productividad por unidad de transpiración (eficiencia en la transpiración) se puede medir de mejor manera si se considera que una proporción significativa de la evaporación del agua ocurre directamente del suelo, por tanto la eficiencia de la transpiración se determinaría por el cociente productividad/evaporación total (Jones, 1992).

Existen muchos factores que influyen sobre la apertura estomática y por ende en la conductividad. La luz es un factor que puede determinar la conductividad estomática; las

concentraciones bajas de CO<sub>2</sub> pueden provocar apertura en algunas especies incluso en la oscuridad, esto quiere decir que los estomas responden a niveles intercelulares de CO<sub>2</sub> pero no a concentraciones de CO<sub>2</sub> en la superficie de la hoja y en el poro estomático (Long, *et al*, 1994).

La humedad atmosférica también puede provocar cierre estomático si la concentración de vapor en el ambiente supera la de los espacios intercelulares. Cuando un gradiente pronunciado de vapor induce el cierre, el CO<sub>2</sub> en la hoja se agota, lo que a su vez provoca la apertura del estoma (Salisbury, 1994).

Las temperaturas elevadas (30 a 35° C) por lo común provocan el cierre de los estomas. Esto puede deberse a una respuesta indirecta al estrés hídrico, o a un aumento en la tasa respiratoria provocada por un incremento en el CO<sub>2</sub> intercelular. En algunas plantas, sin embargo, las temperaturas elevadas provocan la apertura de los estomas (Salisbury, 1994).

El estrés hídrico usualmente afecta la conductividad estomática y la actividad fotosintética en la hoja. Si los estomas se cierran durante las etapas en las que hay estrés de agua, el uso eficiente del agua puede incrementarse (se gasta menos agua por CO<sub>2</sub> fijado), sin embargo, si el estrés es severo, el uso del agua decrece (Kramer y Boyer, 1995).

Los valores absolutos de EUA varían ya que existen diferencias entre especies y claramente están relacionados a la ruta fotosintética que presentan. Las plantas CAM son altamente eficientes en la producción de materia seca, les siguen las C<sub>4</sub> que son aproximadamente dos veces más eficientes que las C<sub>3</sub> (Jones, 1992).

El uso del agua puede variar dependiendo del sitio y la estación de la que se trate. Esto refleja un complejo entre la planta y los factores ambientales. Algunos factores ambientales como la radiación fotosintéticamente activa (RFA), la temperatura del aire, la temperatura de la hoja y la humedad relativa pueden provocar cambios en la apertura estomática y por lo tanto en la transpiración. Por ejemplo, se sabe que a intensidades de RFA con valores de 200 W m<sup>-2</sup> o 400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> produce una apertura máxima de estomas (Jones, 1992), en tanto que temperaturas extremas del aire provocan cierre estomático (Devlin, 1982; Fanjul y Barradas, 1985; Ramos-Vázquez y Barradas, 1998; Barradas *et al*, 2004). En cuanto a la humedad del aire se sabe que los estomas se cierran conforme aumenta la diferencia de la presión de vapor hoja-aire (Fanjul y Barradas, 1985; Ramos-Vázquez y Barradas, 1998; Barradas *et al*, 2004).

Dado que el uso del agua puede determinarse a partir del cociente asimilación de  $\text{CO}_2$ /transpiración, es necesario poner énfasis tanto en la conductividad estomática como en las relaciones hídricas de la planta, ya que pueden ser determinantes para entender el intercambio gaseoso que las plantas llegan a tener.

Asamaa y Sober, (2000) encontraron una relación entre la conductividad hidráulica ( $L$ ) con la sensibilidad estomática dada por los niveles de agua en la hoja. En algunas especies  $L$  se correlaciona positivamente con una fotosíntesis máxima, conductividad estomática y sensibilidad estomática al incremento en el potencial de agua, pero la correlación es negativa cuando los estomas son sensibles al decremento en el potencial de agua en la hoja. La correlación entre la conductividad hidráulica y las características estomáticas se pueden deber a otros mecanismos fisiológicos como el incremento que se da con una señal química (ácido abscísico, ABA), cuando hay un déficit de agua en el suelo o cuando el potencial hídrico o de la hoja o de la raíz disminuye, por tanto, la conductividad estomática disminuye cuando hay adición de ABA.

Cuando el suministro de agua en el suelo y conductividad hidráulica en la planta son óptimos, el potencial hídrico de la hoja está determinado por la transpiración. El potencial hídrico alcanzado con ciertas tasas de transpiración, depende también de la estructura de los tejidos y la capacidad de éstos para conducir el agua. Cuando la disponibilidad de agua en el suelo decrece, la relación entre el potencial de agua y transpiración se torna más complicada, porque cuando hay un ligero cambio en la disponibilidad de agua en el suelo, en la planta suceden innumerables cambios, por ejemplo, el potencial hídrico de la planta variará de acuerdo a las condiciones ambientales y de suministro de agua durante el día (Schulze, 1991).

La influencia del  $\text{CO}_2$  sobre el índice de asimilación y la conductividad estomática es bien conocida, dado que cuando aumenta la concentración de  $\text{CO}_2$ , disminuye la transpiración y la conductividad, asumiendo que el incremento en la asimilación de  $\text{CO}_2$  se verá reflejada por un incremento en el crecimiento, por lo tanto se podría hablar de una EUA alta. Sin embargo, pueden darse procesos diferentes, en donde una elevada concentración de  $\text{CO}_2$  puede incrementar su asimilación, aunque este efecto sea a corto plazo (Eamus, 1991).

### **e) Crecimiento**

El crecimiento en las plantas es la característica más obvia de su actividad metabólica y se define como el incremento irreversible en tamaño y peso. El crecimiento puede determinarse en función del contenido de agua, de los productos de la fotosíntesis y de la disponibilidad de nutrientes (Kramer y Boyer, 1995). Para el primer caso, debe distinguirse el aumento en el contenido de agua de los efectos reversibles de hidratación y deshidratación, los cuales afectan el tamaño de la célula pero no el crecimiento (Larcher, 1995).

En las plantas maderables los mayores requerimientos internos para el crecimiento son el suministro de carbohidratos, nitrógeno y alrededor de una docena de elementos minerales. Los carbohidratos translocados a las regiones meristemáticas se convierten en celulosa, lignina, compuestos pécticos y lípidos en las paredes celulares y los aminoácidos y amidas son incorporados dentro de las reacciones enzimáticas del protoplasma. Pequeñas cantidades de lípidos se incorporan en las membranas celulares y en grandes cantidades conforman la suberina, cutina y cubierta cerosa de hojas, tallos y frutos (Kozłowski y Pallardy, 1997).

El transporte adecuado de metabolitos al tejido meristemático, para ser usados como sustrato respiratorio y en la construcción de materiales es esencial para el crecimiento de las plantas. En árboles adultos, el transporte rápido de compuestos requerido para crecer ocurre simultáneamente en dirección ascendente y descendente. La asignación de metabolitos se da a través de raíces y brotes, cambium y desarrollo de flores, frutos y conos y semillas, dicha asignación está estrechamente ligada a esas estructuras (Fitter, 1987).

El control del crecimiento vegetativo involucra una estrecha interdependencia entre raíces y brotes. Las raíces dependen de las hojas por los fotosintatos y reguladores de crecimiento, incluyendo auxinas y giberelinas. Los brotes, en su caso dependen de las raíces para el suministro de agua y nutrientes minerales y ciertas hormonas como las citocininas. Las raíces también juegan un papel esencial en el metabolismo del N. Por ejemplo, el crecimiento de brotes requiere de compuestos nitrogenados suministrados por las raíces. (Kozłowski y Pallardy, 1997).

La asignación de biomasa en las plantas se determina también a partir del balance de carbono dado por la fotosíntesis. Por otro lado, se sabe que el 6% de la materia seca en la planta consiste de elementos (nutrientes) que no son derivados de la fotosíntesis. Sin embargo, parte del  $\text{CO}_2$  que se asimila podría asociarse con la correspondiente toma de nutrientes que mantienen cierta concentración en las plantas (Garnier, 1991).

El análisis de crecimiento es un método útil para estimar la producción fotosintética neta a través del tiempo. Realmente esto se basa en la obtención de medidas primarias de la planta en peso seco y mediciones hechas a la hoja en intervalos de crecimiento de la planta. Esto también es útil para analizar adaptaciones fisiológicas de diferentes especies, en términos de asignación de carbohidratos dentro de las hojas y otros órganos como raíces y semillas. Esta asignación es de las más importantes dentro de la actividad fotosintética por unidad de área, en la determinación de la productividad de las plantas. La tasa de crecimiento o tasa de cambio de la planta en peso seco por unidad de tiempo ( $dw/dt$ ), se obtiene por pruebas destructivas. Esto se puede calcular en algunas o todas las plantas, y se expresa por unidad total de peso seco como tasa relativa de crecimiento (TRC) (Jones, 1992; Larcher, 1995).

La ganancia en biomasa neta es claramente el resultado de la asimilación de  $\text{CO}_2$  por las hojas menos la pérdida de la misma por respiración en toda la planta. El área foliar puede, sin embargo, ser vista como una variable que conduce al incremento en biomasa por unidad de tiempo y se puede dividir por el área de la hoja, representando así la tasa de asimilación neta (TAN), que constituye la efectividad fotosintética neta de las plantas en captura de luz, asimilación de  $\text{CO}_2$  y almacenaje de fotoasimilados. La variación en TAN puede derivar de diferencias en la arquitectura del dosel, de la interceptación de la luz, de la actividad fotosintética de las hojas, de la respiración y el transporte del almacenaje de los fotoasimilados y de la naturaleza química de los productos almacenados (Robertson, 1992; Larcher, 1995).

Por otro lado, se han hecho algunos estudios relacionados al crecimiento de algunas especies de plantas, en los que involucren algún factor ambiental o microclimático; y aunque la mayoría de los trabajos no se han hecho directamente con cedro rojo cobran importancia por tratar algún aspecto relacionado con el presente trabajo.



Huante y Rincón (1998), evaluaron la respuesta en crecimiento, asignación de biomasa, fotosíntesis y conductividad estomática, modificando los niveles de luz, en plántulas de especies arbóreas de un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco, México. Las especies con alta tasa relativa de crecimiento (TRC), presentaron mayores cambios en la misma al modificar las condiciones de luz (relación alta/baja), las especies consideradas con baja TRC, presentaron respuestas bajas. Las especies de rápido crecimiento fueron las más plásticas, ya que presentaron una alta capacidad fotosintética máxima ( $A_{max}$ ), así como una alta conductividad estomática y una alta respuesta a la luz con respecto a las especies de bajo crecimiento. Especies con alta TRC presentaron una baja TRC al ser sometidas a tratamientos de luz en una relación (alta/baja-alta). La TRC de las especies se asoció con el área foliar específica y con la tasa de asimilación neta (TAN).

En un extenso estudio hecho con diferentes especies, en las cuales se calculó el índice de producción de biomasa sobre condiciones óptimas de crecimiento, se encontró una correlación entre los índices de crecimiento y la toma de carbono y nitrógeno con la translocación de ellos entre hojas y raíces. Algunos datos indican que hay diferencias entre mono y dicotiledóneas y que más que la translocación de biomasa, las hojas y raíces se correlacionan con el índice de crecimiento de la planta (Garnier, 1991)

Por otra parte, en un estudio hecho en plántulas de la selva baja caducifolia (*Heliocarpus pallidus*, *Caesalpinia eriostachys*, *Jacquinia pungens* y *Recchia mexicana*), se determinó el efecto de diferentes nutrientes en el crecimiento y translocación de biomasa, empleando diferentes concentraciones (5, 20, 100, 200%) de nutrientes en solución, las cuales contenían N, P y K, y se encontró un aumento en el crecimiento de las especies conforme se incrementó la concentración de nutrientes del 5 al 100% excepto en *Jacquinia pungens* (Rincón y Huante, 1994).

En muchas situaciones de campo se puede dar una restricción en el crecimiento, cuando no hay almacenaje de fotosintatos, lo cual limita la acumulación de biomasa. El estrés hídrico afecta directamente la fotosíntesis, y por ende el crecimiento. Algunas plantas pueden tener índices fotosintéticos altos, aunque su crecimiento se interrumpa, siempre y cuando exista área foliar. Otro ejemplo puede observarse en los ambientes fríos donde las bajas temperaturas afectan

el crecimiento más que el intercambio gaseoso. Por otro lado, en condiciones de competencia las plantas pueden tornarse menos eficientes en la asimilación de CO<sub>2</sub> que cuando crecen solas (Corner, 1991; Stoneman *et al.*, 1994).

Cuando se lleva a cabo un análisis de crecimiento debe tomarse en cuenta que la luz puede influir. En un estudio hecho en *Bischofia javanica* B. se encontró una relación entre la disponibilidad de luz y el crecimiento, por ejemplo: la TRC fue mayor para las plantas que se sometieron a una combinación de luz baja-alta, al igual que se obtuvo una fotosíntesis máxima mayor para esta combinación, lo cual se debió a que las hojas tienen la capacidad de aclimatarse a nuevos ambientes de luz reorganizando su maquinaria fotosintética y/o la anatomía de las hojas, pero de alguna forma la morfología y la fisiología adquieren una reorganización.

#### **f) Estudios realizados en *Cedrela odorata***

En realidad son muy pocos los estudios ecofisiológicos o fisiológicos realizados en *C. odorata* desde el punto de vista de la productividad o relacionados con algún aspecto de la eficiencia de uso del agua. De treinta artículos revisados solo tres abordaron algún aspecto del uso del agua y solo uno de productividad. De estos se mencionan algunos a continuación.

Jarvis y Davies (1997) encontraron una relación entre el flujo de ABA y la regulación de la pérdida de agua en cedro rojo: al aumentar la concentración de ABA la transpiración disminuía; la concentración de ABA influyó en el cierre estomático.

Por otro lado, las hojas de *Cedrela odorata* de plántulas de tres meses de edad se expusieron paulatinamente a la reducción del rocío ambiental para analizar la respuesta de la conductividad estomática y la transpiración. La relación entre ambas variables fue lineal, dicho efecto se comprobó por el modelo metodológico de Young (Jarvis, *et al.*, 1999).

Menalled, *et al.* (1998) midieron el desarrollo de monocultivos y mezclas de *Cedrela odorata*, *Cordia alliodora*, y *Hyeronima alchorneoides*, encontrándose que las diferencias interespecíficas en características estructurales de las plantas propiciaron un buen crecimiento de las especies, por lo que se presentó una buena combinación ecológica entre las tres especies. Las plantaciones se establecieron en una densidad alta (2887 árboles/ha). Los árboles se

seleccionaron de acuerdo a la estructura de la copa, morfología de la hoja y fenología. La altura que alcanzaron las especies en monocultivos fue de 7-8 m a una edad de 2 años y 14-15 m a una edad de 4 años. A la edad de dos años, los monocultivos presentaron un valor muy cercano al máximo índice de área foliar (IAF). *Hyeronima alchorneoides* con IAF = 4.5, las otras dos especies con IAF = 2.5. En cultivos mezclados estratificados en los que *Cordia forming* ocupó el primer estrato sobre *Cedrela odorata* y *Hyeronima alchorneoides*, se obtuvieron valores de IAF = 3.0 para la edad de tres años. En comparación con los monocultivos *Cordia* fue la que alcanzó mayor longitud y *Hyeronima alchorneoides* la menor longitud. En cuanto al tamaño de la copa, ambas especies presentaron un diámetro extenso. En contraste *Cedrela* fue la más pequeña en todas dimensiones en cultivos mezclados, efecto debido posiblemente al ataque del Lepidóptero *Hypsipyla grandella*.

## VI. SITIO DE ESTUDIO

### a) Localización

El sitio donde se realizó el trabajo de campo fue la congregación denominada Carrizal del municipio de Emiliano Zapata en el Estado de Veracruz y aunque no existe un registro climático de este lugar, se tomaron los datos de la población de Rinconada que se encuentra aproximadamente a 10 km de distancia. Dicha localidad se encuentra a 19° 21' N y 96° 33' O, a una altitud de 313 msnm.

### b) Topografía y suelos

Los suelos pueden ser someros o profundos, predominan suelos rocosos, derivados de calizas y son frecuentes de texturas pesadas. La materia orgánica por lo general es abundante, al menos en los horizontes superficiales, el drenaje suele ser lento por lo que en ocasiones los sitios se inundan por cortos periodos. La reacción del suelo es ácida o más frecuentemente cercana a la neutralidad (Rzedowski, 1981).

### c) Vegetación

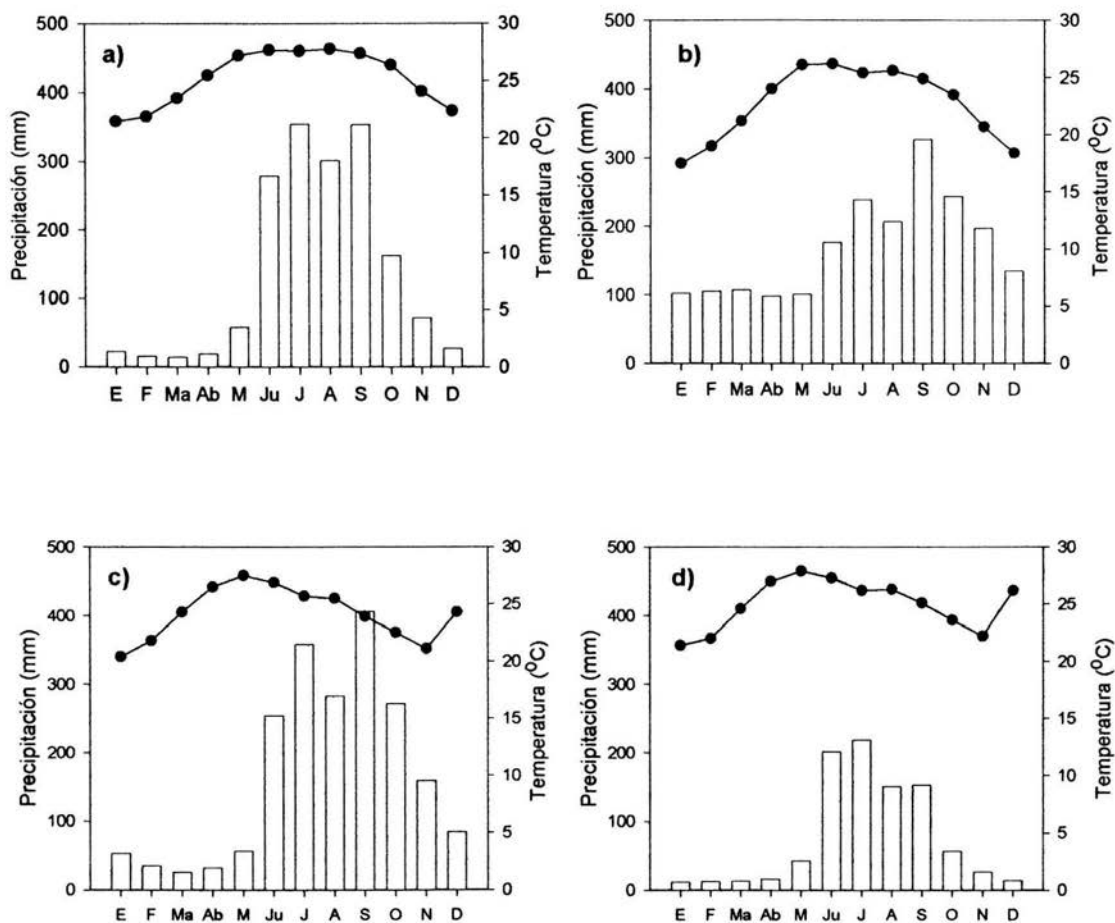
La vegetación está constituida por relictos de bosque tropical caducifolio (Gómez Pompa, 1977) y dominada por áreas agrícolas y hortícolas.

Los sitios donde se desarrolló esta investigación son sistemas agroforestales, en los cuales las plantaciones estaban intercaladas en un sitio con cultivos de maíz (*Zea mays* L.) y en otro con cultivos de pipián (*Cucurbita mixta* L.). Las plantas de *Cedrela odorata* tenían un año de edad. En cada sitio se encontraban establecidos individuos que procedían de tres localidades: La Antigua, Misantla y Catemaco. Cabe señalar que las localidades de La Antigua y Catemaco son sitios de los cuales provenían las semillas germinadas en laboratorio.

#### **d) Clima**

El clima en El Carrizal, según el sistema de clasificación de Köppen modificado por García (1988) es tropical subhúmedo con lluvias en verano  $Aw_0$  (w). La temperatura media anual es de 24.9 °C con una oscilación de 33.9 °C en mayo y 14.8 °C en enero. La precipitación anual es de 916.2 mm, siendo el periodo mas lluviosos entre junio y septiembre, el cual constituye el 78.8% del total de precipitación.

En la figura 1, se presentan los climogramas tanto de los sitios de procedencia de las poblaciones de cedro rojo, así como del sitio donde se llevó a cabo el experimento de campo. La temperatura media anual y la precipitación total para la localidad de La Antigua es de 25.2 °C y 1675.6 mm, Misantla 22.7 °C y 2035.1 mm y Catemaco 24.2 °C y 2016.9 mm (García, 1988)



**Figura 1.** Climogramas de de las localidades de procedencia de las poblaciones (La Antigua (a), Misantla (b) y Catemaco (c)) así como de la localidad en la que fueron establecidas (Rinconada- El Carrizal (d)). Las barras representan la precipitación (mm) y las líneas la temperatura (°C). (García, 1988)

## V. MATERIAL Y MÉTODOS

### a) Generalidades de *Cedrela odorata* L.

El cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) es un árbol originario del trópico mexicano. Se desarrolla en suelos arcillosos y arenosos, de textura ligera, y bien drenados. Se adapta a diferentes condiciones del trópico con una temperatura media anual que oscila entre 22 y 28 °C (Patiño *et al.*, 1997)

Actualmente en el país se distribuye desde la vertiente del Golfo, desde Tamaulipas hasta Yucatán y Quintana Roo; y de la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas, formando parte de los bosques tropical perennifolio, tropical subcaducifolio, y tropical caducifolio (Niembro, 1990).

### b) Descripción botánica de *C. odorata*

El cedro rojo (*Cedrela odorata*, L.) es un árbol de la familia Meliaceae que alcanza una altura de 20 a 45 m, su fuste es recto y de copa amplia. Las hojas son alternas, compuestas de 5-10 pares de folíolos opuestos, lanceoladas y con la base redondeada. La inflorescencia es una panícula de 30 a 35 cm. Florece en los meses de mayo o junio, el fruto es una cápsula leñosa de unos 4 cm, el cual madura al siguiente abril o mayo; sus semillas son aladas de color amarillo de 12 a 20 mm (Martínez, 1994; Enriquez, 1985).

### c) Trabajo en laboratorio

#### i) Material vegetal

Las plantas se obtuvieron a partir de la germinación de semillas procedentes de dos localidades: La Antigua y Catemaco, Veracruz. La germinación se llevó a cabo en macetas hechas con tubo de plástico (PVC), con una altura de 25 cm y diámetro de 11 cm. El sustrato utilizado fue suelo, proveniente de los sitios de estudio (zonas de cultivo) en Carrizal, Ver., el cual fue mezclado con agrolita 1:1, obteniéndose aproximadamente 15 plantas por cada localidad. Una vez germinadas,

las plantas se mantuvieron en una cámara de crecimiento (Conviron, E15, Winnipeg Manitoba, Canadá) con control en el termoperiodo (20-30 °C) y fotoperiodo (16 horas luz, 8 horas oscuridad). La radiación se mantuvo en  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

### *ii) Medición de variables fisiológicas*

En cuatro individuos de cada población, tres hojas de cada individuo (en máxima expansión), se realizaron mediciones de asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $\text{ACO}_2$ ), transpiración (TRP) y conductividad estomática ( $g_s$ ) con un analizador de gases (CIRAS-1, PP Systems, Cambridge, UK), el cual además mide variables microclimáticas tales como la radiación fotosintéticamente activa (RFA); temperatura del aire ( $T_a$ ) y de la hoja ( $T_h$ ), y humedad relativa del aire (HR). Durante las mediciones se mantuvo constante la temperatura a 15,20,25,30 ó 35 °C, así como la intensidad de RFA (0,100,300,600 ó  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Las mediciones se hicieron siempre a la misma hora (14:00 hl). Cuando se controló la temperatura la RFA se mantuvo en  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mientras que cuando se midió el efecto de la RFA la temperatura se mantuvo constante en 30°C. Dichas variables se midieron una sola vez en plantas de seis meses de edad. Con los valores de  $\text{ACO}_2$  y TRP se calculó la eficiencia del uso del agua (EUA) con la siguiente relación:  $\text{EUA} = \text{ACO}_2/\text{TRP}$ .

### *iii) Experimentos de estrés hídrico*

Con la finalidad de obtener una curva de pérdida de agua, que nos indicara el momento en que esta especie alcanza el punto de marchitamiento irreversible, se sometieron dos plantas de seis meses de edad (una planta de cada población) con un amplio número de hojas a estrés hídrico durante un período de 30 días. Al inicio de la prueba las plantas fueron regadas a capacidad de campo, dejando secar el sustrato por el período señalado, pesando la maceta con el sustrato y la planta diariamente, al mismo tiempo, se midió el potencial hídrico en dos hojas de cada individuo con una cámara de presión (PMS, Corvallis, Oregón, EUA) para construir una curva en la cual se relacionara el peso del sustrato con el potencial hídrico de las hojas.



Con base en esta curva se sometieron cinco plantas de cada población a estrés hídrico, para determinar diferencias entre poblaciones en el uso de agua al ser sometidas a estrés, considerando como control las plantas bien irrigadas. A tres hojas de cuatro individuo, se les midió con el analizador de gases la asimilación de CO<sub>2</sub>, transpiración y conductividad estomática a las 14:00 hl.

*iv) Medición de variables de crecimiento*

Las mediciones de crecimiento en ambas poblaciones (La Antigua y Catemaco) se realizaron con un flexómetro (altura y cobertura) y con un vernier el diámetro del tallo a una altura aproximada de 5 cm por arriba de la superficie del suelo. Estas mediciones se realizaron cada mes, iniciando a los seis meses de edad la toma de los datos y hasta la edad de un año- Se midieron diez individuos de cada población, las cuales se mantuvieron bajo condiciones controladas en la cámara de crecimiento.

En plantas de seis meses se realizó una cosecha inicial y una cosecha final en plantas de un año para ambas poblaciones. Se utilizaron 10 individuos de cada población, en los que se midió el peso fresco y el peso seco: hojas, raíz y tallo, longitud de la raíz y el área foliar, esta última medida con un medidor de área foliar portátil (Li-Cor LI-3000 A). Con los valores de peso seco obtenidos se calculó la tasa relativa de crecimiento de toda la planta

$$TRC = \ln W_{t_2} - \ln W_{t_1} / (t_2 - t_1)$$

donde ln es el logaritmo natural,  $W_{t_1}$  y  $W_{t_2}$  son el peso seco al tiempo inicial ( $t_1$ ) y al tiempo final ( $t_2$ ). Por otro lado, se calculó también la tasa de asimilación neta:

$$TAN = (\ln AF_2 - \ln AF_1) / (AF_2 - AF_1) (W_{t_2} - W_{t_1} / t_2 - t_1)$$

donde ln es el logaritmo natural,  $AF_1$  y  $AF_2$  son el área foliar al tiempo inicial ( $t_1$ ) y al tiempo final ( $t_2$ ) y  $W_{t_1}$  y  $W_{t_2}$  son el peso seco al tiempo inicial ( $t_1$ ) y al tiempo final ( $t_2$ ).

#### **d) Trabajo en campo**

En plantas de un año de edad se llevaron a cabo mediciones fisiológicas de asimilación de  $\text{CO}_2$  ( $\text{ACO}_2$ ), transpiración (TRP) y conductividad estomática ( $g_s$ ) con un analizador de gases y de crecimiento (altura, diámetro del tallo y cobertura) en dos sitios en campo en Carrizal, Veracruz, uno con cultivos de maíz y otro con cultivos de pipián en individuos con un año de edad procedentes de Catemaco, La Antigua y Misantla (procedencias todas en el estado de Veracruz). Los individuos fueron previamente establecidos y contaban con la edad de un año al momento de medir. Se realizaron dos mediciones de  $\text{ACO}_2$  y de TRP, con un intervalo de dos horas entre ella, en tres hojas de tres individuos de cada población. En plantas de un año y dos años de edad se realizaron mediciones de crecimiento, se usaron diez individuos. Durante el tiempo de medición se colectaron muestras de suelo para medir en laboratorio la humedad con psicrómetros y se hizo un análisis de nutrientes (nitrógeno, fósforo y materia orgánica) para ambos sitios.

#### **e) Análisis de resultados**

La primera etapa consistió en la obtención de datos en el laboratorio, así que se construyeron curvas de transpiración,  $g_s$ ,  $\text{ACO}_2$  y EUA con diferentes intensidades de luz y de temperatura. Los datos se obtuvieron con el sistema de intercambio gaseoso para las dos poblaciones de Catemaco y de La Antigua. Se aplicó un análisis de varianza (ANOVA) y una prueba de Tukey para comparar las variables fisiológicas, entre poblaciones a partir de los datos obtenidos.

Los análisis de crecimiento se hicieron a partir del peso seco de las poblaciones y de los datos de cobertura, altura y diámetro del tallo, los cuales también fueron analizados con un ANOVA y una prueba de Tukey.

La segunda etapa se conformó con la obtención de datos fisiológicos y de crecimiento con individuos medidos en campo, dichos resultados se analizaron de la misma manera que los datos de laboratorio.

## VII. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### a) Trabajo de laboratorio

#### i) Variables fisiológicas

En la Figura 2 se muestran las respuestas de TRP,  $g_s$ ,  $ACO_2$  y EUA a cambios de temperatura a una RFA constante. En el gradiente de temperatura ambas poblaciones tuvieron el mismo comportamiento. La población de La Antigua fue la que presentó los valores más altos para las cuatro variables, encontrándose diferencias significativas entre las dos poblaciones como se verá a continuación.

El comportamiento de cada variable fisiológica se dio de la siguiente manera: Con respecto a la transpiración, las dos poblaciones fueron diferentes ( $F_{(1, 105)} = 8.564$ ,  $p = 0.0042$ ), la respuesta va en ascenso conforme la temperatura aumenta (Fig. 2a). El incremento en la temperatura de la hoja puede estimular considerablemente la transpiración, pero puede hacer también que los estomas se cierren después de alcanzar un óptimo (Salisbury, 1994), por lo que cabría esperar una caída en las curvas de transpiración, aunque para este caso el intervalo de temperaturas manipuladas no provocó dicho efecto.

En la población de La Antigua la conductividad estomática ( $g_s$ ), se incrementó, de un valor muy bajo registrado a los 15 °C hasta alcanzar su valor máximo de 75.9  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  a los 30 °C, si embargo no hay diferencia significativa en la respuesta entre los 20-35 °C (Fig. 2b). En las plantas de la población de Catemaco, el valor máximo de  $g_s$  se alcanzó a los 35 °C con 37.4  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ . En general  $g_s$  fue significativamente más alta en las plantas de La Antigua que las de Catemaco ( $F_{(1, 105)} = 28.37$ ,  $p = 0.0001$ ). Es sabido que las temperaturas elevadas (30-35 °C), por lo común provocan un cierre estomático; sin embargo, a pesar de que en las plantas de Catemaco donde  $g_s$  aparentemente continua aumentando al incrementarse la temperatura, no se encontraron diferencias significativas entre temperaturas ( $p > 0.005$ ) a partir de los 20 °C. La función que describe el comportamiento de  $g_s$  en función de la temperatura es una parábola o función cuadrática (Fanjul y Barradas, 1985; Barradas, *et al.*, 2004). En estudios previos hechos

en especies como *Dodonaea viscosa*, *Buddleia cordata* y *Senecio praecox* en el Pedregal de San Angel, se ha encontrado que existe un intervalo de temperaturas que favorece la apertura estomática, entre los 15 y 20 °C pero que a partir de esa temperatura los estomas se cierran (Ramos-Vázquez, 1998; Ramos-Vázquez y Barradas, 1998; Barradas, *et al.*, 2004). Sin embargo, probablemente, al ampliar el intervalo de temperatura pudiera observarse un comportamiento diferente en  $g_s$ , ya que en el rango manejado se mantiene constante. Este intervalo de respuesta tan estrecho puede estar relacionado con la temperatura de su hábitat, la cual no excede los 30°C. El cierre estomático a altas temperaturas puede deberse a una respuesta indirecta al estrés hídrico, o a un aumento en la tasa respiratoria que puede provocar un incremento de CO<sub>2</sub> en el interior de la hoja (Schulze, 1995). En el intervalo de temperaturas estudiado no se observó una termoinhibición de la fotosíntesis en el cedro rojo, el cual crece en zonas con una temperatura promedio de 20-30°C. Por otro lado, los estomas se cierran cuando las temperaturas son bajas y se debe a que la tasa de respiración de las células disminuye, lo cual provoca que el transporte de los iones potasio al interior de las células guardas se haga difícil, por la carencia de energía para su transporte (Neilson y Jarvis, 1975).

En el caso de la asimilación de CO<sub>2</sub>, ésta aumentó desde los 15 °C hasta los 30 °C para el caso de la población de La Antigua donde alcanzó su máximo valor de 8.94  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y mostró una tendencia no significativa a disminuir a partir de esa temperatura. La población de Catemaco mantuvo valores de ACO<sub>2</sub> bajos y constantes a partir de los 20 °C (0.75  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); significativamente más bajos que los valores de La Antigua ( $F_{(1,105)} = 142.986$ ,  $p = 0.0000$ ), y no se apreció una disminución hacia los 35 °C (Fig. 2c).

El índice EUA indicó que a los 20 °C las dos poblaciones (La Antigua y Catemaco) alcanzaron los valores más altos (9.4 y 2.0  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente) para disminuir en las subsecuentes temperaturas (Fig. 2d). Puesto en términos de intercambio gaseoso, en esta temperatura (20 °C), la pérdida de agua por transpiración fue menor que la cantidad de CO<sub>2</sub> asimilando, La población de La Antigua muestra valores más altos de EUA ( $F_{(1, 105)} = 31.777$ ,  $p = 0.0001$ ) que Catemaco, excepto a los 15 y 35°C donde ambas poblaciones se comportan igual. Además, la EUA a los 20 °C es mayor porque la apertura estomática es mayor lo que permite que se lleve a cabo el intercambio gaseoso. La población de Catemaco a pesar de

tener una tasa transpiratoria menor que la de la Antigua asimila poco  $\text{CO}_2$  debido probablemente a que los estomas también estaban menos abiertos, por lo que la EUA también resultó ser menor que la de La Antigua.

La apertura de los estomas permite que el agua salga por transpiración, mientras que de manera instantánea entra  $\text{CO}_2$ , la relación es proporcional por lo que cuando la cantidad de agua transpirada se reduce, la de  $\text{CO}_2$  asimilada también. Lo anterior quiere decir que se establece una relación muy estrecha entre fotosíntesis y transpiración, que determina la EUA (Jones, 1992).

Cuando los estomas están completamente abiertos, se ha reportado que el cociente EUA para muchas plantas  $\text{C}_3$  es de 1 a 4, para muchos árboles maderables es de 5 y para plantas  $\text{C}_4$  llega hasta 8 (Larcher, 1995), aunque estos valores varían entre especies. Con base en los valores de EUA obtenidos a  $20^\circ\text{C}$ , la población de Catemaco se comporta como  $\text{C}_3$ , mientras que la de la Antigua como  $\text{C}_4$ .

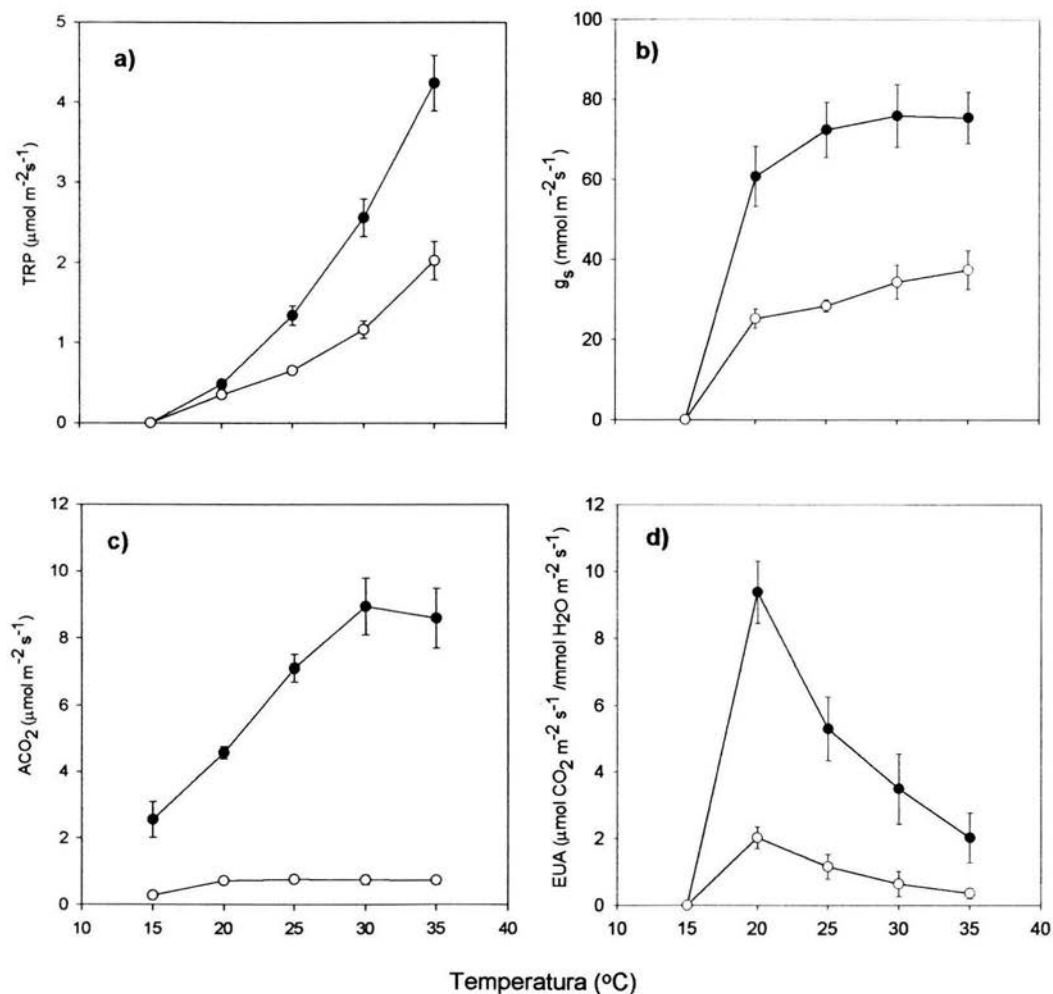


Figura 2. Respuestas de transpiración, TRP (a), conductividad estomática,  $g_s$  (b), asimilación de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{ACO}_2$  (c), y eficiencia en el uso del agua, EUA (d) en función de la temperatura a la que fueron expuestos los individuos de *C. odorrata* procedentes de La Antigua (●) y Catemaco (○) con una RFA de  $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

La respuesta de TRP,  $g_s$ ,  $ACO_2$ , y EUA a la variación de la RFA fue la siguiente: la población de La Antigua presentó los valores de respuesta más altos, aunque no hubo diferencias significativas entre poblaciones excepto en la transpiración ( $F_{(1, 117)} = 4.248$ ,  $p = 0.0415$ ). En la Figura 3 se muestra el comportamiento hiperbólico de estas respuestas. La transpiración y la conductividad estomática se ajustaron (línea punteada) a una ecuación del tipo  $y = ax/(b+x)$ , y la  $ACO_2$  y la EUA a una del tipo  $y = (a+bx)/(c+x)$ . Con base en este ajuste se aprecia que las respuestas de las cuatro variables disminuyeron en la población de La Antigua por arriba de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA. En este sentido, puede tratarse de un mecanismo fotoinhibitorio, dado que con radiaciones más altas que  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  tanto  $g_s$  como la  $ACO_2$  disminuyeron significativamente.

Sin embargo, los individuos procedentes de Catemaco no presentaron este mecanismo fotoinhibitorio, si bien se habla de la misma especie, son poblaciones que proceden de lugares distintos, en donde las condiciones climáticas varían, las cuales podrían estar determinando diferencias genéticas así, por ejemplo, la población de Catemaco tiene niveles de precipitación mayores que La Antigua (Fig.1), lo cual hace suponer que se trata de un sitio con mayor número de días nublados, por lo tanto niveles de radiación bajos (Ashton y Berlín, 1992). Las poblaciones presentan una mejor uso del agua después de los  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  manteniéndose valores constantes, ya que las curvas de luz no muestran diferencias significativas entre poblaciones ni dentro de las mismas, por lo que el efecto fotoinhibitorio estaría dado solo para la  $g_s$  y  $ACO_2$  para la población de La Antigua

La capacidad fotosintética se ha estudiado en algunas especies tropicales. Riddoch *et al* (1991) encontraron que la especie pionera *Nauclea diderrichii*, no presenta fotoinhibición, a diferencia de *Entandophragma angolense*, que es una especie clímax, la cual presentó fotoinhibición en valores de RFA más bajos ( $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que los valores fotoinhibitorios para la población de la Antigua.

Por otro lado, aunque no hay diferencias significativas en la EUA entre las dos poblaciones, los valores tienden a disminuir después de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA. Finalmente, podría decirse que los valores más altos de respuestas fisiológicas de las poblaciones está determinada alrededor de los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA.

Con relación a los resultados obtenidos al variar la temperatura y RFA (Figs. 2 y 3), puede decirse que las poblaciones de *C. odorata* fueron más sensibles a la temperatura ya que esta influyó de manera más determinante en las respuestas fisiológicas de las poblaciones; esto se observa principalmente en los valores de EUA, cuando la radiación se mantuvo constante ( $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Aunque, manteniendo una temperatura constante las respuestas en TRP y  $g_s$  pueden ser bajas o inhibirse cuando la radiación varía sobre todo si se sobrepasan los  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de RFA.

Aunque en este trabajo se ha definido la EUA como un índice que resulta del cociente de  $\text{ACO}_2$  y TRP, se debe tomar en cuenta que la producción de biomasa sólo es posible al fijar  $\text{CO}_2$ , es decir que hay una relación entre la  $\text{ACO}_2$  y la biomasa, lo cual se analizará posteriormente.

Estudios realizados en especies tropicales de árboles perennifolios mostraron tasas fotosintéticas similares en las estaciones seca y lluviosa. Para *Didymopanax morototoni* estas tasas fueron  $14.5$  y  $15.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente, y para *Luehea seemannii*  $13.8$  y  $10.2$  (Hogan, et al, 1995). Aunque en este estudio las tasas fotosintéticas de estas especies fueron mayores que las de cedro rojo, debe tomarse en cuenta que a pesar de que estas medidas consideraron la estacionalidad y las diferencias microclimáticas no se presentaron diferencias marcadas en las respuestas fotosintéticas.



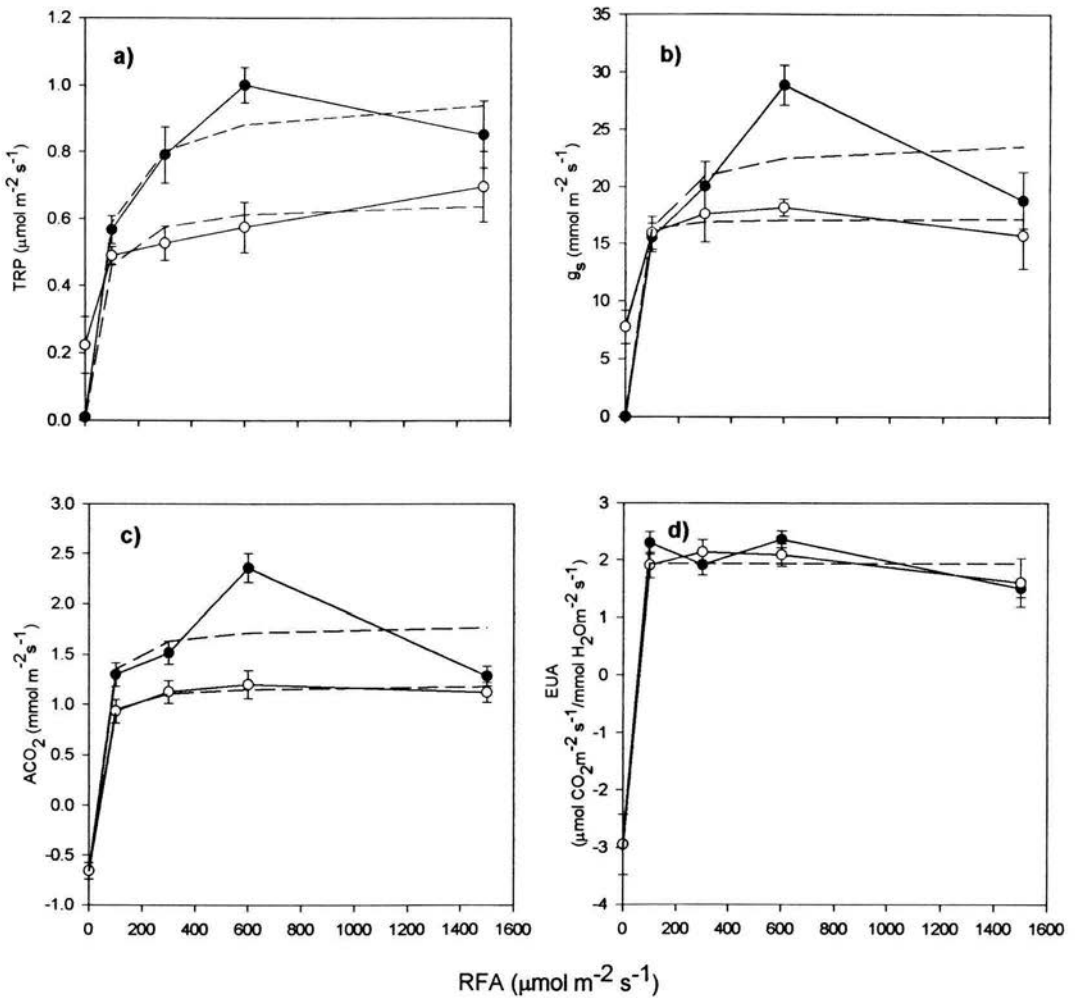


Figura 3. Respuestas de transpiración, TRP; conductividad estomática,  $g_s$ ; asimilación de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{ACO}_2$ ; y EUA en función de la RFA a la que fueron expuestas en laboratorio los individuos de *C. odorata* procedentes de La Antigua (●) y Catemaco (○). La temperatura se mantuvo en  $30^\circ\text{C}$ . Las líneas punteadas representan el ajuste hiperbólico para ambas poblaciones, a y b se ajustaron a la ecuación  $y=ax/(b+x)$  y c y d a una del tipo  $y= a+bx/(c+x)$ .

ii) Estrés hídrico

En la Tabla 1 se presentan los datos promedio de las variables fisiológicas medidas en individuos sometidos a estrés en laboratorio, los análisis de varianza (ANOVA) y Tukey, determinaron que existen diferencias significativas entre poblaciones y entre tratamientos, excepto para EUA ( $F_{(1,47)} = 0.96$   $p = 0.3335$ ) y potencial hídrico ( $F_{(1,47)} = 0.26$ ,  $p = 0.6155$ ) donde no hubo diferencias significativas entre poblaciones pero si entre tratamientos ( $F_{(1,47)} = 66.8$ ,  $p < 0.05$ ). La población procedente de La Antigua presentó los valores más altos en ambos tratamientos. Lo evidente de los resultados es que el potencial hídrico disminuyó casi a la mitad en las plantas estresadas, lo cual probablemente provocó una gran reducción de  $g_s$  que se reflejó en la asimilación de  $CO_2$ , que presentó valores negativos, lo que implica un proceso respiratorio en el que la planta tuvo que usar sus reservas energéticas en vez de asignarlas a su crecimiento. Con base en los resultados de este tratamiento y los del efecto de la temperatura y RFA (Fig. 2 y 3), la población de Catemaco presentó los índices más bajos de EUA, esto proporciona información acerca de las capacidades fisiológicas de las plantas y hace suponer que Catemaco es una población que invierte más agua en la fijación de carbono y fue más sensible a los cambios ambientales, en este caso al déficit hídrico del suelo.

Tabla 1. Valores promedio de variables fisiológicas medidas en hojas de individuos de *C. odorata* sometidos a estrés hídrico en el laboratorio de las poblaciones procedentes de La Antigua y Catemaco (n = 12)

Tratamiento	Población	Transpiración ( $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	$g_s$ ( $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	$ACO_2$ ( $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	EUA ( $\mu mol CO_2$ $m^2 s^{-1} / mmol$ $H_2O\ m^{-2}\ s^{-1}$ )	Potencial Hídrico foliar (MPa)
Con estrés	Antigua	0.0675 ± 0.019	1.583 ± 0.45	-1.192 ± -0.34	-17.654 ± -5.1	-0.7 ± 0.23
	Catemaco	0.0466 ± 0.013	0.75 ± 0.21	-0.455 ± -0.13	-9.821 ± -2.83	-0.8 ± 0.17
Sin estrés	Antigua	1.198 ± 0.17	39.632 ± 6.42	3.302 ± 0.29	2.75 ± 0.49	-0.46 ± 0.02
	Catemaco	0.448 ± 0.073	13.38 ± 2.3	1.594 ± 0.17	3.55 ± 0.7	-0.55 ± 0.01

### iii) Variables de crecimiento

En la Fig. 4 se presentan los resultados de altura, diámetro del tallo y cobertura. La población de Catemaco se diferenció significativamente de la de La Antigua en altura ( $F_{(1,38)} = 44.4$ ,  $p < 0.0001$ ) y diámetro del tallo ( $F_{(1,38)} = 24.186$ ,  $p < 0.0001$ ) presentando valores mayores mientras que el crecimiento de la cobertura no fue significativamente diferente, probablemente debido a un efecto de hacinamiento que provocó una reducción de la cobertura.

Las plantas cosechadas a los seis meses y un año de edad (Fig. 5), muestran que existen diferencias significativas entre poblaciones, en las tres partes de la planta; siendo Catemaco la que al final de los 12 meses obtuvo mayor biomasa, por ejemplo para tallo  $F_{(1,37)} = 9.51$ ,  $p = 0.0041$ , así que puede decirse que esta población fue la que tuvo más biomasa, aunque debe considerarse que a los seis meses también inició con más, sobre todo cuando los recursos fueron asignados a tallo, a pesar de tener índices fisiológicos más bajos que la población de la Antigua. Sin embargo, al realizar el análisis de crecimiento en peso seco, los valores de TRC (Tabla 2), fueron más altos para la población de La Antigua que para la de Catemaco.

Tabla 2. Tasa relativa de crecimiento (TRC) y tasa de asimilación neta (TAN) calculadas a partir del peso seco total en dos poblaciones de *Cedrela odorata* provenientes de La Antigua y Catemaco en el estado de Veracruz y aclimatadas en una cámara de crecimiento y medidas en el laboratorio. (n = 10).

Población	TRC ( $g\ g^{-1}\ d^{-1}$ )	TAN ( $g\ cm^{-1}\ d^{-1}$ )
Antigua	0.00435	0.000102
Catemaco	0.00221	0.0000516

Por otro lado, al tratarse de mediciones de crecimiento tradicional puede caerse en la cuenta de que el crecimiento no siempre refleje la productividad neta de la planta, pudiendo los tejidos almacenar agua o aire en los tejidos que en apariencia indiquen mayor crecimiento en biomasa (Barajas, 1987). En este sentido, pensando en el cedro como fuente de madera, quizás la población de La Antigua resulte más conveniente puesto que al tener TRC mayores, podría esperarse un mayor crecimiento después de los 12 meses, que posiblemente supere el de

Catemaco, y que estaría directamente ligado a su eficiencia en el uso del agua, obvio es que tendría que darse un mayor seguimiento a las poblaciones para corroborar los resultados aquí presentados, además de considerar los efectos que podrían presentarse en dicha población al establecerse bajo condiciones naturales.

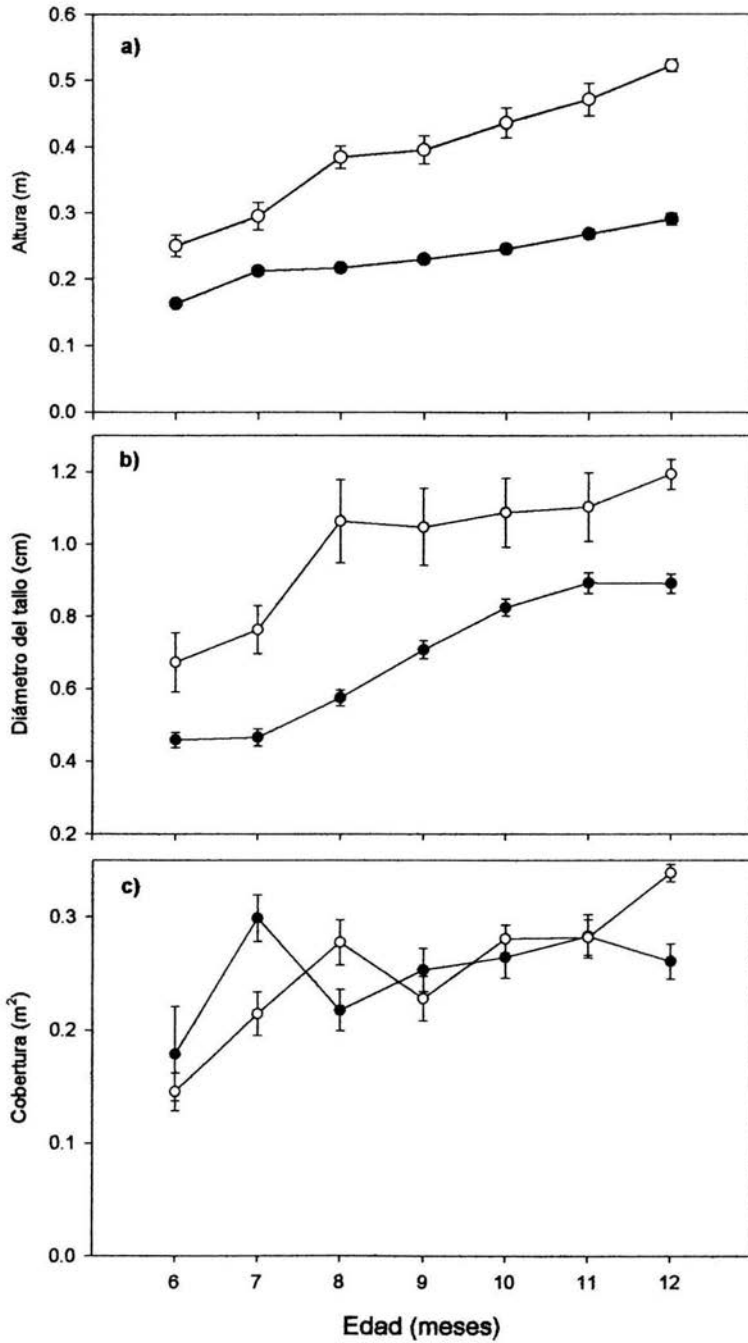


Figura 4. Crecimiento en altura, diámetro del tallo y cobertura, bajo condiciones controladas de las poblaciones de La Antigua (●) y Catemaco (○).

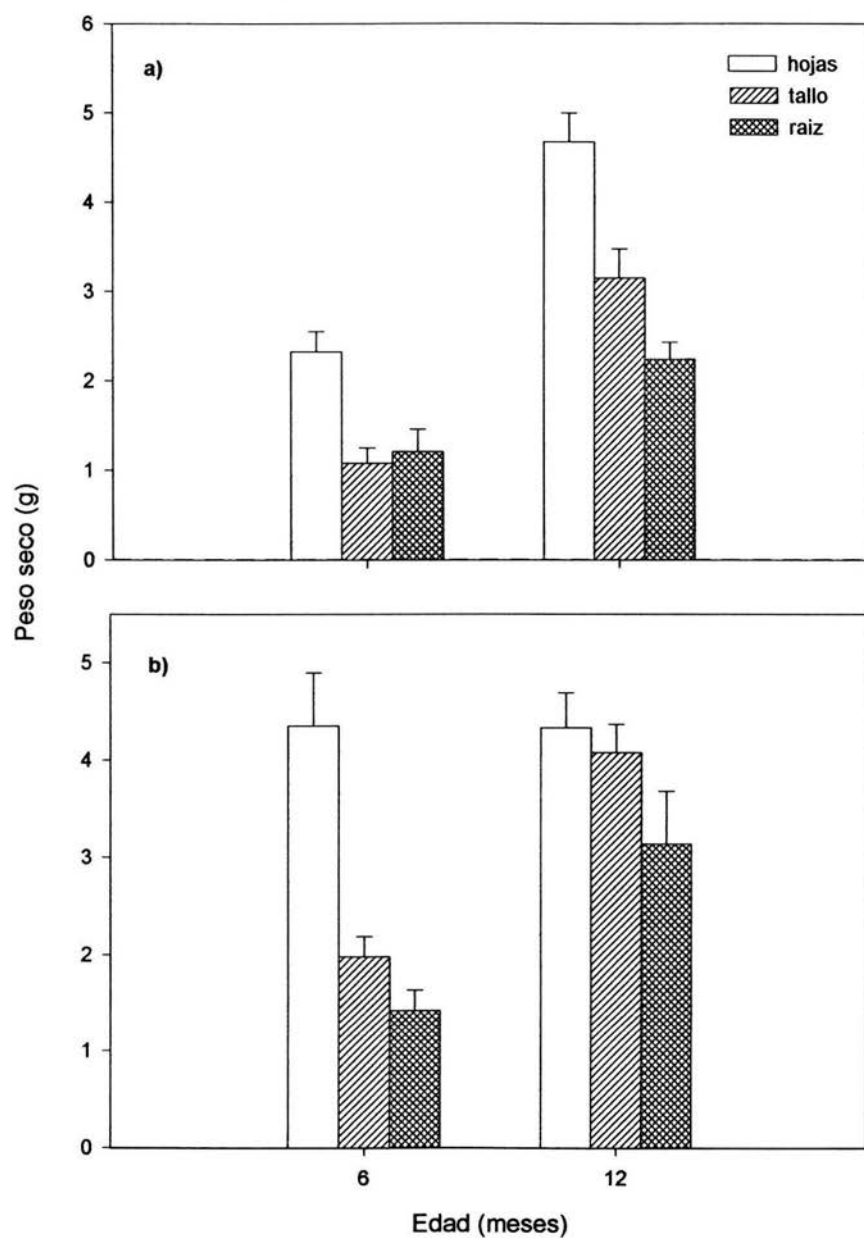


Figura 5. Peso seco de las poblaciones de *C. odorata* de La Antigua (a) y Catemaco (b) obtenidos a partir de dos cosechas de plantas que crecieron en una cámara con condiciones controladas de luz y temperatura.

Ramos y Grace (1990), indican que existen variaciones considerables en la tasa fotosintética en cuatro especies de árboles tropicales (*Brosimum alicastrum*, *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata* y *Cordia alliodora*) que crecieron bajo sombra. Estas especies diferían más en su crecimiento que en su tasa fotosintética, enfatizando la importancia de la asignación de carbohidratos al crecimiento. En especies que han crecido en altas intensidades de luz, la tasa máxima de fotosíntesis es mayor que para especies que crecen con intensidades bajas de luz. Las especies intolerantes a la sombra presentan mucho más plasticidad que las especies tolerantes a la sombra. Se ha visto que la tasa fotosintética neta por unidad de área es de 1.6 y 2.1 para hojas que fueron medidas en el campo y en el invernadero, respectivamente. En contraste con este estudio puede decirse que el cedro rojo si mantiene una relación directa entre el crecimiento y la asimilación de CO<sub>2</sub>, al menos para la población de La Antigua.

La capacidad fotosintética se puede estimar a partir del incremento neto en peso seco de la planta. Aunque no siempre hay una relación entre biomasa y asimilación de CO<sub>2</sub>. Esto se explica porque en el campo estas estimaciones se realizan sobre un tiempo considerable en un régimen ambiental que incluye un estrés ambiental periódico y cuando se hacen mediciones de ACO<sub>2</sub> en un ambiente constante y controlado las variaciones son mínimas y además implican poco tiempo (Robertson, 1992).

Cuando se relaciona la capacidad fotosintética con el crecimiento en árboles, se llega a encontrar una relación negativa, tanto para tasas fotosintéticas altas como bajas. Registros hechos en corto tiempo de la capacidad fotosintética no son confiables para estimar el potencial de crecimiento, ya que la fotosíntesis puede seguir un patrón estacional (Koslowski y Pallardy, 1996 y Eing *et al.*, 1999).

## b) Trabajo de campo

### i) Variables fisiológicas

En el sitio 1 (Fig.6) la transpiración fue diferente significativamente entre las poblaciones ( $F_{(2,80)} = 7.39$ ,  $p = 0.012$ ) a las 11:00 h presentó los valores más altos (3.45, 3.64 y 1.85  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  Misantla, Antigua y Catemaco respectivamente) para las tres poblaciones sin que hubiera diferencias significativas entre las poblaciones de La Antigua y Misantla, siendo Catemaco la población que presentó los valores más bajos en las tres mediciones diurnas. (9:00, 13:00 y 15:00 h) La transpiración decreció significativamente a las 15:00 h en la población de La Antigua y Misantla. La conductividad estomática también presentó diferencias significativas entre poblaciones ( $F_{(2,80)} = 9.43$ ,  $p = 0.002$ ), siendo la población de Misantla la que respondió con los valores más altos a las 11:00 (444.7  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) los cuales descienden hacia las 13:00 y 15:00; por otro lado las poblaciones de La Antigua y Catemaco mantienen valores constantes en las tres mediciones ya que no se presentan diferencias significativas. En los valores de  $\text{ACO}_2$  no hubo diferencias entre las poblaciones ( $F_{(2,80)} = 2$ ,  $p = 0.142$ ) mientras que en la población de La Antigua hubo diferencias entre las 13:00 y 15:00 h, en Misantla las tres horas presentaron valores diferentes y Catemaco mantiene valores más o menos constantes, no hubo diferencias significativas entre mediciones. Sin embargo, la población que presentó el valor más alto de EUA fue la proveniente de Catemaco a las 13:00 h ya que esta población fue la que a esa hora transpiró menos (0.85  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) con una  $\text{ACO}_2$  muy cercana a la de las otras poblaciones (9.06 para La Antigua, 9.8 para Misantla y 8.48  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para Catemaco), por lo que resultó un cociente alto de EUA en esa población.



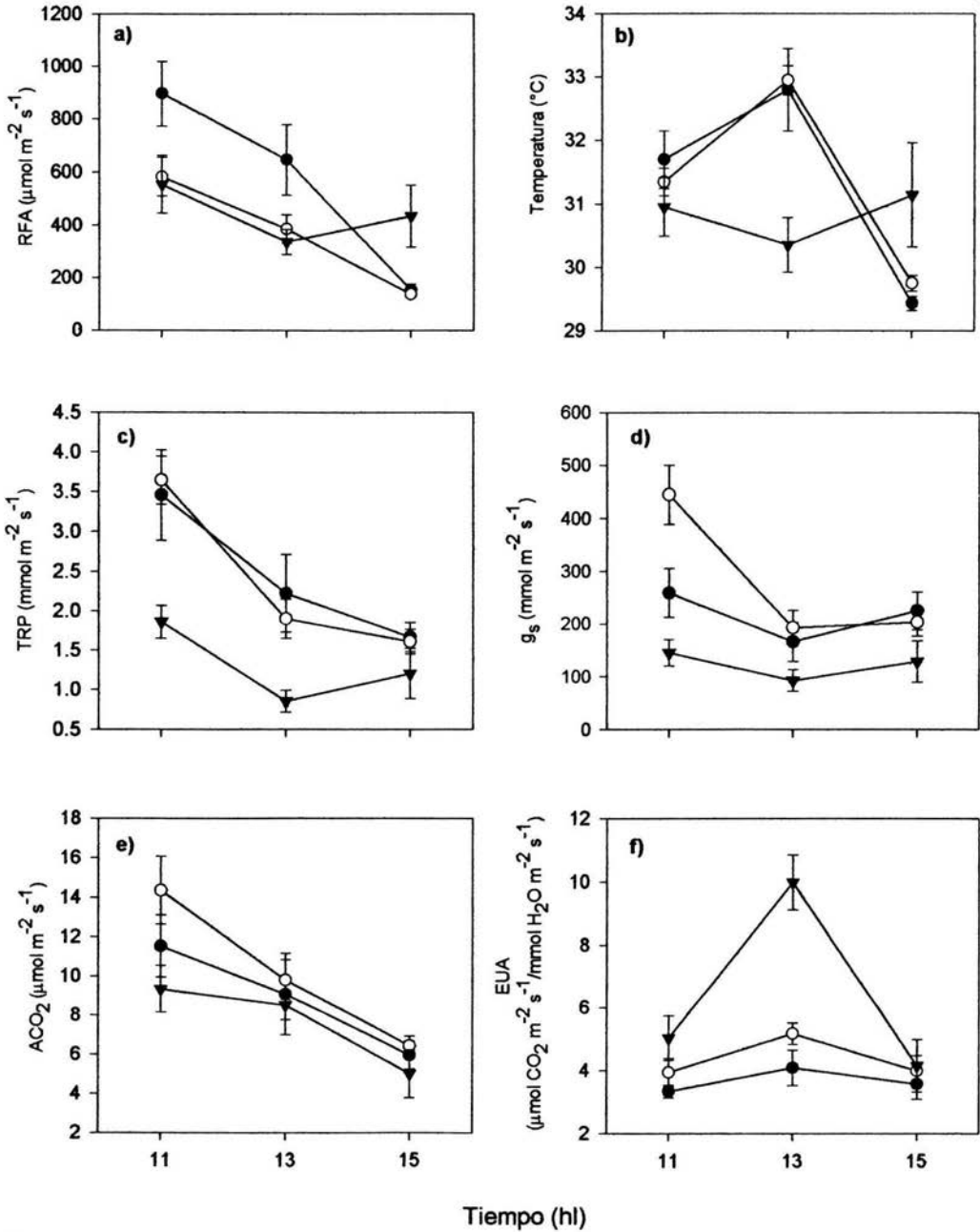


Figura 6. Microclima (a y b) y variables fisiológicas (transpiración, TRP (c); conductividad estomática,  $g_s$  (d); asimilación de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{ACO}_2$  (e); y eficiencia del uso del agua EUA (f)) medidas en plantas de *C. odorata* provenientes de La Antigua (●), Misantla (○) y Catemaco (▼) en un sitio asociado a maíz en campo.

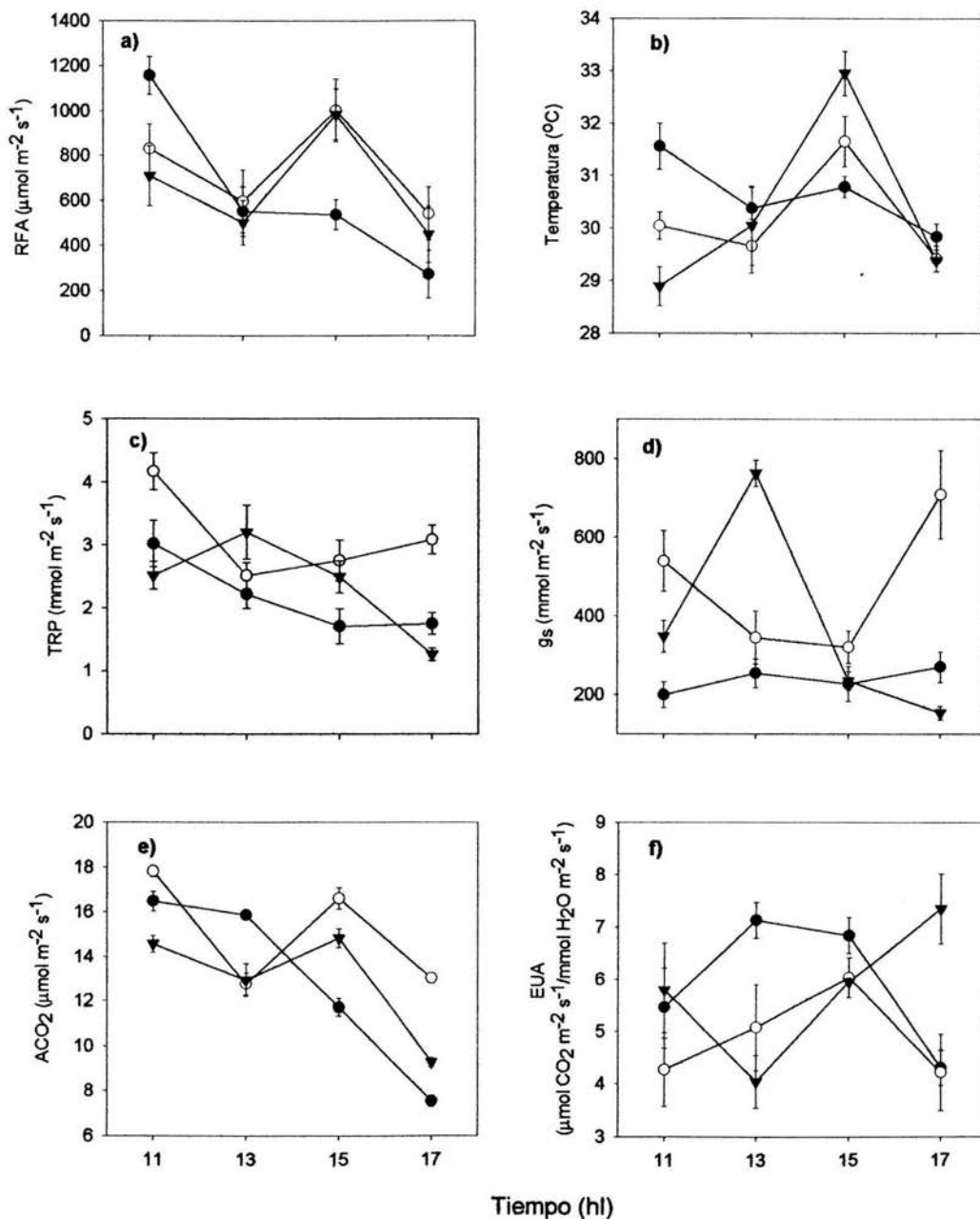
Se sabe que la tasa fotosintética generalmente cambia durante el día, siendo baja durante las primeras horas de la mañana, asociada con baja intensidad de luz y baja temperatura, lo cual puede implicar un potencial hídrico alto y altas concentraciones de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares de las hojas. Cuando la intensidad de la luz y la temperatura del aire se incrementan hasta alcanzar valores óptimos, los estomas se abren y la asimilación de  $\text{CO}_2$  aumenta rápidamente y puede alcanzar un máximo antes del medio día. Algunas veces la tasa máxima es seguida por un decremento al medio día que puede ser ligero o severo y frecuentemente es seguido por otro incremento al atardecer (Koslowski y Pallardy, 1996; Ramos, 1998).

Por otro lado, Catemaco es el sitio con mayor precipitación (Fig.1), que en Carrizal-Rinconada por lo que en este sitio los individuos pueden experimentar un estrés hídrico moderado, por lo que podrían evitar la pérdida de agua disminuyendo las tasas transpiratorias mediante un cierre estomático como se observa en la Figura 6b. Algunos estudios sugieren que en época de sequía, en la cual las especies pueden experimentar un decremento de los potenciales hídricos y de las conductividades estomáticas, los valores de EUA aumentan (Prado, 2003). Por el contrario, la población de La Antigua fue la que presentó los valores de EUA menores a los de Catemaco, lo cual implica un menor intercambio gaseoso, con una transpiración mayor (Fig. 6b) y por lo tanto un potencial hídrico menor. Dichas respuestas en la población de La Antigua podrían deberse a que los individuos se establecieron en condiciones similares a las de su procedencia.

Las respuestas fisiológicas en campo indudablemente están determinadas por condiciones ambientales (luz, temperatura, humedad del aire, concentración de  $\text{CO}_2$  y disponibilidad de agua en el suelo) como por condiciones fisiológicas de la planta (control hormonal, estatus hídrico de la hoja y senescencia de las hojas). Sin embargo, existen otros factores biológicos como la competencia que pueden determinar el estado fisiológico de la planta (Jones, 1992; Salisbury, 1994). En este sentido debe considerarse que dichos factores ambientales pudieron modificarse por la presencia de las plantas de maíz en este sitio, sobre todo la disponibilidad de luz.

La población procedente de Catemaco presentó valores de EUA a las 13:00 h muy cercanos a los obtenidos para la población de la Antigua en el laboratorio, por lo que la

explicación de su mayor valor de EUA registrado en el campo a diferencia de los individuos que se mantuvieron con una buena irrigación en laboratorio podría ser debido al estrés hídrico experimentado en el campo, ya que en este horario es cuando se registró el valor más negativo de potencial hídrico en las hojas (Tabla 3). Catemaco es un sitio con una precipitación mayor que la de Carrizal-Rinconada (sitio de estudio) y una menor temperatura promedio del aire. Si se observan los climogramas de la Figura 1, el sitio de La Antigua tiene un clima semejante al de Rinconada; sin embargo, la población procedente de La Antigua presentó valores de EUA menores que los de Catemaco. Esto podría explicarse en parte por la presencia de las plantas de maíz, las cuales propiciaron un ambiente sombreado en los individuos de Catemaco, que siendo individuos más pequeños mantuvieron temperaturas más constantes (Fig. 6a) en la superficie de la hoja, propiciando probablemente una mayor eficiencia en el uso del agua.



**Figura 7.** Variables microclimáticas (a y b) y respuestas fisiológicas (transpiración, TRP (c); conductividad estomática,  $g_s$  (d); asimilación de  $\text{CO}_2$ ,  $\text{ACO}_2$  (e) y eficiencia del uso del agua, EUA (f)) medidas en plantas de *C. odorata* provenientes de La Antigua (●), Misantla (○) y Catemaco (▼), en un sitio asociado a pipián en campo

En el sitio 2 (Fig. 7c), en el que se siembra un año maíz y otro papaya o pipián (pipián en el momento de tomar las mediciones), el análisis estadístico indicó que hay diferencias en la transpiración entre las poblaciones ( $F_{(2, 80)} = 7.39$ ,  $p = 0.012$ ) excepto entre La Antigua y Misantla, siendo los individuos procedentes de Misantla los que presentaron valores de transpiración más altos a las 11:00 hl, ( $4.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) con valores de RFA alrededor de los  $900 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 7a) pero con una temperatura más elevada ( $31 \text{ } ^\circ\text{C}$ ), debido a su grado de exposición a la radiación, por lo que transpiraron más (Fig. 7b).

La Figura 7d muestra que los individuos procedentes de Catemaco fueron los que presentaron los valores más altos de conductividad estomática ( $762.88 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a las 13:00 hl, cuando la RFA fue más baja ( $501.22 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que a las 11:00 hl; sin embargo, la  $\text{ACO}_2$  también decreció ( $12.94 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), por lo que esta población a esta hora fue la que resultó ser menos eficiente en el uso del agua, aunque a las 17:00 hl la EUA aumentó porque hubo menor transpiración ( $1.26 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Los individuos procedentes de La Antigua presentaron valores de EUA altos o cercanos a los que presentaron las plantas de Catemaco a las 17:00 hl; no obstante, a las 13:00 hl, los valores de RFA fueron muy similares a los de Catemaco, pero con transpiración baja ( $2.22 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y  $\text{ACO}_2$  alta ( $16.47 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En este sentido, las poblaciones de La Antigua y Catemaco mostraron un comportamiento inverso a las 13:00 hl en los sitios como resultado de su diferente exposición a la radiación directa, diferencia en temperatura, etc.

A diferencia del sitio 1, en el sitio 2 probablemente no hubo una competencia significativa con otra especie, al menos a nivel de cobertura; no obstante, la procedencia de La Antigua mostró los valores de EUA a las 13:00 hl muy cercanos a los obtenidos en el laboratorio lo cual significa que existe una relación en el desempeño ecológico y fisiológico de esta población.

## ii) *Potencial hídrico foliar*

En la Tabla 3 se muestran los valores promedio del potencial hídrico foliar en los dos sitios de estudio, encontrándose diferencias significativas entre ellos ( $F_{(1,20)} = 11.64$ ,  $p = 0.0036$ ), aunque no entre poblaciones ( $F_{(1,20)} = 1.14$ ,  $p = 0.34$ ). En el sitio 1 la población de La Antigua fue la que

presentó los valores más negativos de potencial hídrico a las 13:00 hl, seguida por la población de Misantla a la misma hora y finalmente Catemaco a las 15:00 hl. En el sitio 2 a las 13:00 hl, los individuos procedentes de Catemaco registraron los valores más bajos, mientras que los valores más bajos para La Antigua y Misantla se registraron a las 15:00 hl. Cabe destacar que para el sitio 1 (Fig. 6b), a las 13:00 hl fue cuando alcanzaron las temperaturas más altas para las poblaciones de La Antigua y Misantla, al mismo tiempo que transpiraron más que la población de Catemaco (Fig. 6c), por lo que al menos para este sitio resulta lógico que Catemaco haya sido más eficiente en el uso del agua.

Tabla 3. Valores promedio de potencial hídrico (MPa) registrados en dos sitios de trabajo en el campo en individuos de *C. odorata* provenientes de tres poblaciones (n = 6).

<b>Sitio1</b>			
Hora local	Antigua	Misantla	Catemaco
11:00	-1.82±0.91	-1.77±0.88	-1.5±0.76
13:00	-2.00±0.97	-1.95±0.99	-1.55±0.76
15:00	-1.97±0.98	-1.8±0.9	-1.65±0.82
<b>Sitio2</b>			
Hora local	Antigua	Misantla	Catemaco
11:00	-1.42±0.71	-1.34±0.67	-1.4±0.71
13:00	-1.61±0.83	-1.63±0.81	-1.68±0.93
15:00	-1.71±0.91	-1.65±0.85	-1.66±0.82
17:00	-1.22±0.61	-1.36±0.69	-1.37±0.68

Las variaciones diurnas en el potencial hídrico foliar provocaron a su vez probablemente variaciones en la asimilación de CO<sub>2</sub>, esta última pueden tener diferentes causas, incluyendo influencias ambientales (luz, temperatura, humedad relativa y concentración de CO<sub>2</sub>). Aunque es sabido que el potencial hídrico foliar también se determina por un déficit hídrico en el suelo.

Al hacer el análisis de humedad gravitacional en las muestras de suelo para cada sitio no se encontraron diferencias significativas, según una prueba de  $t$  ( $t_{(1, 6)} = -0.963$ ,  $p = 0.358$ ), sin embargo, y a pesar de haber colectado las muestras de suelo el día de las mediciones, estas fueron tomadas de la capa más superficial (20 cm), la cual probablemente sufre una pronta desecación, por lo que no se encontraron diferencias en la humedad, esto podría ser factible ya que uno de los sitios presentaba una ligera pendiente (2%), lo cual hace suponer que a mayor profundidad si existan diferencias y esto se refleje en las tasas transpirativas, como se mencionó antes, ya que por ejemplo, para el sitio 1 (Fig. 6c) se muestran diferencias en la transpiración al menos para las 13:00 hl en las poblaciones de La Antigua y Misantla, aunque para el sitio 2 (Fig. 7c) la relación no es tan directa. Debe considerarse que los potenciales hídricos foliares más bajos que se presentaron a las 15:00 hl en las poblaciones de La Antigua y Misantla pudieron deberse a un alto nivel transpiratorio de la hora anterior que para las 15:00 hl las mantuvo bajo cierto estrés.

Por otro lado, si se comparan los valores de potencial hídrico de la tabla 1 con los valores obtenidos en campo (tabla 3), no hay correspondencia en ninguno de los horarios. Los individuos en campo muestran valores de potencial hídrico más negativos hacia el medio día. Esto sugiere que en condiciones naturales las plantas son capaces de tolerar niveles más severos de estrés debido a que en el campo ya han pasado por un proceso de aclimatización, lo que en cierta forma les incrementa las probabilidades de éxito y/o sobrevivencia a los individuos. Aunque en laboratorio no se sometieron los individuos a un mayor estrés, es obvio que bajo condiciones controladas cualquier cambio en el estatus hídrico del suelo afectará de manera más significativa las respuestas fisiológicas de la planta, sobre todo el potencial hídrico foliar, esto no sucede en campo, ya que los períodos de estrés son más constantes y la planta ha adquirido cierta plasticidad.

### *iii) Variables de crecimiento*

En campo, puede apreciarse una altura y diámetro del tallo (Fig. 8 a y b) mayores en los individuos procedentes de La Antigua en el sitio 1, en el segundo año de mediciones. Los individuos de las poblaciones procedentes de Misantla y Catemaco también presentaron valores

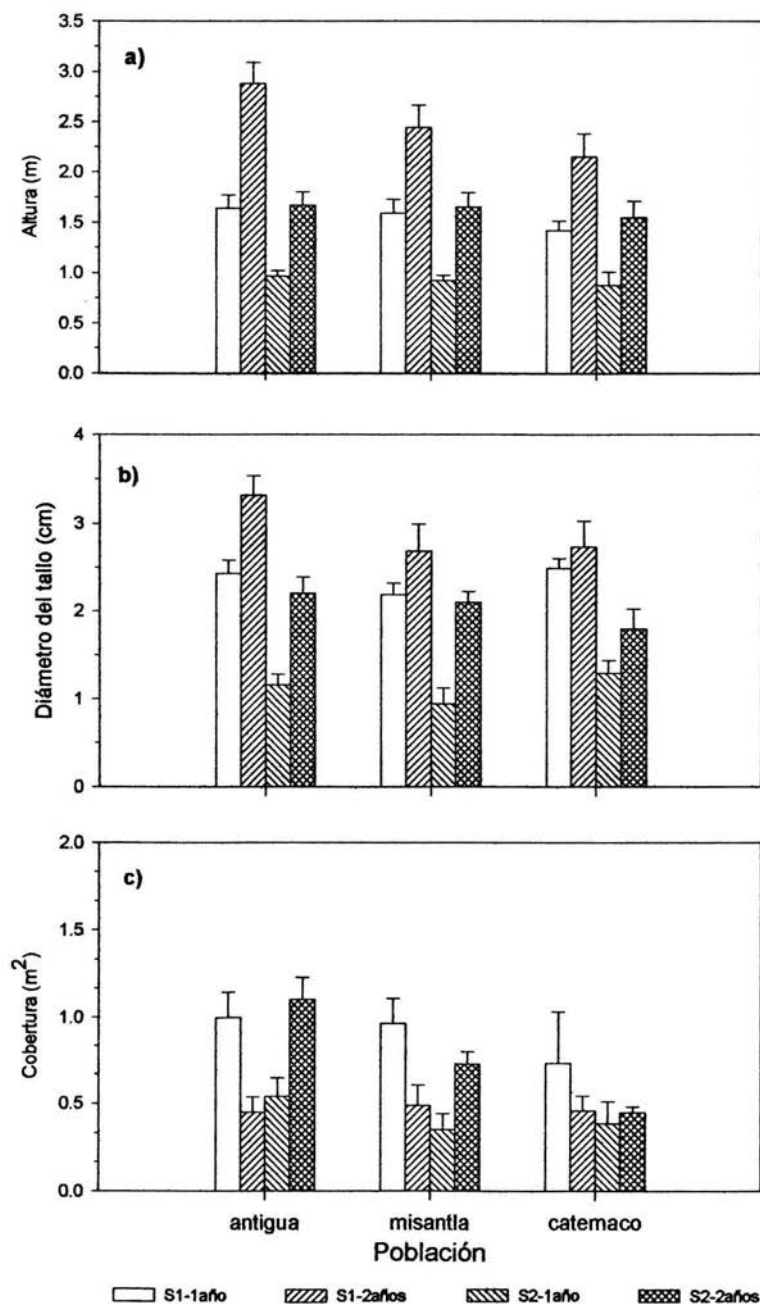
más grandes de altura y diámetro del tallo en el sitio 1. Este hecho podría explicarse por la presencia de plantas de maíz en ese sitio, las cuales sombrearon a las plantas de *C. odorata*, lo que puede causar un mayor crecimiento en altura, sin embargo, no se trata de una elongación del tallo ya que también el diámetro del mismo fue mayor. En los cambios de cobertura (figura 8c), se nota un efecto interesante en las poblaciones, ya que del primero al segundo año los individuos muestreados de las tres poblaciones disminuyeron su cobertura en el sitio 1. Siendo lo contrario en el sitio 2 ya que ahí la cobertura se incrementó con el tiempo, reflejándose probablemente el efecto de las plantas a las que estaban asociadas (pipián), lo que también puede influir en la respuesta de crecimiento de las diferentes procedencias, es decir que si observamos que las poblaciones presentaron una mayor cobertura en este segundo sitio fue porque probablemente no hubo competencia por luz con las otras especies asociadas y generando con ello un mayor número de hojas.

Cabe señalar que en el análisis edáfico que se hizo para ambos sitios se encontraron diferencias significativas en la concentración de P total y N total (Tabla 4), siendo el sitio 1 el que presentó los niveles más altos, en el cual las plantas crecieron más en altura y diámetro del tallo y en el cual además había plantas de maíz, por lo tanto cabría suponer que en este sitio se fertilizó o hubo una mayor retención de nutrientes porque es precisamente en este sitio en el que no existía pendiente alguna que provocara un efecto de lixiviación de dichos nutrientes.

Debe considerarse que las condiciones microclimáticas en campo pueden variar de una estación a otra, incluso de un día a otro, por lo que para este caso no puede estrictamente relacionarse la eficiencia del uso del agua de las poblaciones al crecimiento, considerando que las mediciones fueron hechas en una sola época del año.

Es importante distinguir las variaciones estacionales en la capacidad fotosintética de árboles asociadas con la ontogenia de la hoja ya que pueden estar determinados por condiciones impuestas por el ambiente. En muchas angiospermas caducifolias, la tasa fotosintética se acelera rápidamente en la primavera que es cuando se da la refoliación, volviéndose alta en verano para declinar rápidamente a finales del verano y principios del otoño cuando las hojas senescen antes de la abscisión (Koslowsky y Pallardy, 1996).





**Figura 8.** Crecimiento de tres poblaciones medidas en campo, en un sitio (S1) en el cual el cedro rojo se encontraba asociado a maíz y en otro (S2) con asociación a plantas de pipián.

Tabla 4. Valores promedio de materia orgánica, nitrógeno total, N total, y P total, de los elementos analizados en muestras de suelo en los dos sitios donde se realizaron las mediciones en el campo. Los valores promedio se presentan en  $\mu\text{g g}^{-1}$ .

	<i>Sitio1</i>	<i>Sitio2</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
Materia orgánica	3.9±0.94	2.98±0.042	1.38	0.299
N total	0.287±0.024	0.192±.006	5.31	0.033
P total	0.023±0.00063	0.017±.0005	10.87	0.008

En la relación entre variables fisiológicas y crecimiento lo que puede decirse es que el desempeño de una población de cedro rojo puede estar influida por las condiciones en las que se esté desarrollando, así que el desempeño fisiológico podría relacionarse con el desempeño ecológico. Esto es cierto si definimos el desempeño fisiológico como la respuesta que una población puede tener en condiciones controladas de laboratorio y el desempeño ecológico como la respuesta que presenta una población en condiciones naturales en el campo sobretodo en crecimiento.

En términos generales puede decirse que el desempeño fisiológico de las poblaciones en campo fue diferente al de laboratorio y esto resulta lógico puesto que en campo hay un gran número de variables que no se pueden controlar, frente a las cuales los individuos de las diferentes poblaciones responden de manera instantánea, pero que podría reflejarse a la larga en las respuestas productivas (crecimiento) o de sobrevivencia. En este sentido, es válido hacer mención que en laboratorio se obtuvieron valores de respuestas fisiológicas (transpiración,  $g_s$  y  $\text{ACO}_2$ ) más altos para la población de La Antigua que fueron correspondidas con un mayor crecimiento en campo.

Si se hace un análisis exhaustivo relacionando crecimiento con fotosíntesis pero separando condiciones de laboratorio y de campo, se encuentran cosas muy interesantes, por ejemplo: la población de Catemaco que presentó una EUA menor en laboratorio, tiene un mayor crecimiento en altura y diámetro del tallo medidos durante seis meses, sin embargo, en los valores de TRC, La Antigua fue la que presentó los valores más altos, esto podría ser lógico, ya que en función de EUA, esta población estaría utilizando el C asimilado por fotosíntesis en la

producción de biomasa. Ahora si esto se liga a las respuestas de campo, Catemaco llega a tener un menor crecimiento en altura para ambos sitios, mientras que la EUA puede alcanzar valores altos con respecto a las otras poblaciones en el sitio 1 (con maíz).

La tasa fotosintética de árboles varía considerablemente debido a la interacción entre factores ambientales y de la misma planta. Algunas veces es difícil hacer comparaciones de los índices medidos ya que los métodos utilizados por los investigadores pueden variar, por ejemplo se han encontrado diferencias en los índices fotosintéticos del árbol de manzana, que han sido atribuidos a las diferencias en la variación de métodos y preacondicionamientos a factores del ambiente que podrían modificar las respuestas fisiológicas en contraposición de plantas que crecen en condiciones naturales (Robertson, 1992).

Las variaciones en la capacidad fotosintética también se relacionan con el metabolismo y a la anatomía de la hoja. Además, las especies o genotipos difieren en el desarrollo del dosel, y la mayor producción de hojas o el menor crecimiento estacional se compensa con tasas bajas de fotosíntesis por unidad de área foliar o peso seco (Koslowski y Pallardy, 1996). Esto explica el hecho de que La Antigua tuviera menor crecimiento frente a tasas fotosintéticas altas en laboratorio. Se debe recordar además que los índices fotosintéticos varían mucho en las diferentes hojas de las especies forestales y hacer comparaciones entre especies puede ser engañoso si no se toman en cuenta las técnicas con las que fueron medidas y las condiciones ambientales bajo las cuales se han desarrollado.

Considerando que el cedro rojo es una especie forestal altamente explotable, debe tomarse en cuenta que el crecimiento en etapas tempranas puede variar en adultos, por lo que el crecimiento debe seguirse durante más de dos años, al mismo tiempo que monitorear las respuestas fisiológicas en edades más avanzadas. Con lo que respecta a los datos obtenidos, se podría recomendar a las plantas procedentes de La Antigua para su establecimiento en plantaciones comerciales o en sistemas agroforestales por presentar valores más altos de TRC. En campo fue esta población la que presentó también un mayor incremento en el diámetro del tallo y en altura. Sin embargo, es necesario considerar que esta población se estableció en sitios con condiciones similares a las prevalecientes en su sitio de origen, por lo que se podría esperar un mejor desempeño de las otras poblaciones en condiciones similares a las de su origen.

La capacidad estacional de fotosíntesis a nivel de planta, en angiospermas caducifolias varía entre especies, de acuerdo al patrón de desarrollo de la hoja y el área total de las mismas. Cuando el follaje verde se retiene en otoño, puede ser un factor importante para el incremento en crecimiento (Kozlowski y Pallardy, 1997).

## VIII. CONCLUSIONES

### *Laboratorio*

La población de La Antigua presentó los índices más altos de EUA con respecto a la población de Catemaco, aunque ambas poblaciones mostraron una mejor inversión del agua a los 20 °C.

La RFA, a diferencia de la temperatura no provocó efectos significativamente diferentes en ambas poblaciones, sin embargo, de acuerdo a un ajuste hiperbólico la población de La Antigua presentó un efecto de fotoinhibición por arriba de los 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Bajo estrés hídrico las poblaciones de La Antigua y Catemaco exhibieron diferencias significativas en todas las variables de respuesta fisiológica, excepto en EUA y potencial hídrico, los cuales solo fueron diferentes entre tratamientos

Los individuos de la población de Catemaco mostraron un mayor crecimiento en altura y diámetro del tallo que los individuos de La Antigua.

Al cabo de 12 meses, Catemaco muestra en peso seco una mayor asignación de recursos hacia hojas y tallo que La Antigua.

Los valores de TRC y TAN fueron mayores para La Antigua, lo cual sugiere una mayor velocidad de crecimiento y una mayor asimilación de  $\text{CO}_2$

Bajo condiciones controladas las poblaciones muestran una relación directa entre la eficiencia del uso del agua y el crecimiento, siendo La Antigua la que se desempeña mejor con los índices más altos de EUA

### *Campo*

Catemaco fue la población que exhibió el índice más alto de EUA ( $9.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a las 13:00 h en el sitio 1 (maíz/papaya), debido a que a esta hora la transpiración fue menor.

La Antigua mostró los valores más altos de EUA ( $7.13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) a las 13:00 h en el sitio con pipián, con una baja tasa transpiratoria ( $3.22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y alta  $\text{ACO}_2$  ( $15.86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

El potencial hídrico de la hoja fue significativamente diferente entre sitios, siendo el sitio con maíz el que presenta los valores más negativos, con altas tasas de transpiración.

El crecimiento en altura y diámetro del tallo de las tres poblaciones fue mayor en el sitio 1 (maíz/papaya) que en el sitio 2.

La altura y diámetro del tallo de La Antigua fue mayor que el de las otras poblaciones en el sitio con maíz, mientras que la cobertura fue mayor en las poblaciones que crecieron en el sitio con pipián.

Los individuos pertenecientes a la población de La Antigua podría ser recomendado para el establecimiento de plantaciones, cuando las condiciones de sitio son similares a las de su procedencia (más seco), ya que además de tener TRC y TAN más altos, en campo crece más en altura y diámetro del tallo.

## **IX. RECOMENDACIONES**

En el laboratorio, es preciso mantener las plantas en cámaras de crecimiento con suficiente espacio para evitar un efecto de hacinamiento que provoque respuestas diferentes entre poblaciones. En cuanto a las respuestas fisiológicas se propone ampliar el rango de temperaturas manejado para ver si la tasa transpirativa decrece.

En relación a los datos obtenidos en campo es recomendable monitorear durante más tiempo las respuestas fisiológicas y de crecimiento, ya que las respuestas pueden variar a lo largo del día, del año o de la edad de la planta. Un mayor número de mediciones quizás permita establecer una relación más directa entre el intercambio gaseoso y el crecimiento.

## X. REFERENCIAS

- Aasamaa, K y A. Sober.** 2000. *Hydraulic conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in six deciduous tree species.* *Biologia Plantarum* 44: 65-73
- Ashton, P y G. Berlyn.** 1992. *Leaf adaptations of some Shorea species to sun and shade.* *New Phytologist* 121: 587-596
- Barajas, J.** 1987. *Wood specific gravity in species from two tropical forest in México.* *IAWA Bulletin* 8: 143-148
- Barradas V.L., Ramos-Vázquez A y A. Orozco-Segovia.** 2004. *Stomatal conductance in a tropical xerophilous shrubland at a lava substratum.* *Int J Biometeorol* 48: 119-127
- Bidwell, R.** 1993. *Fisiología Vegetal.* AGT Editor. México. 784 pp
- Burghardt, M y M Riederer.** 2003. *Ecophysiological relevance of cuticular transpiration of deciduous and evergreen plants in relation to stomatal closure and leaf water potencial.* *Journal of Experimental Botany* 54: 1941-1949
- Daubemire, R.F.** 1982. *Ecología Vegetal, Tratado de Autoecología en Plantas.* Editorial Limusa. México. 496 pp
- Devlin, R.** 1980. *Fisiología Vegetal.* Editorial Omega. Barcelona. 468 pp
- Eamus, D.** 1991. *The interaction of rising CO<sub>2</sub> and temperatures with water use efficiency.* *Plant, Cell Environ* 14:843-852
- Einig, W; Mertz, A y R. Hampp.** 1999. *Growth rate, photosynthetic activity, and leaf development of Brazil pine seedlings (Araucaria angustifolia [Bert.] O. Ktze).* *Plant Ecology* 143: 23-28.
- Ehleringer, J y R. Monson.** 1993. *Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway variation.* *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 411-439
- Enriquez, J.** 1985. *Propagación in vitro de cedro rojo (Cedrela odorata L.).* Departamento de enseñanza, investigación y servicio en bosques UACH. Tesis profesional (Ingeniero Agrónomo). México. 93 pp
- Esau, K.** 1985. *Anatomía Vegetal.* Editorial Omega. Barcelona. 779 pp.



- Fanjul, L. y V.L. Barradas.** 1985. *Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of a tropical deciduous forest in México.* Journal of Applied Ecology 22: 943-954.
- Fitter, A.** 1987. *Environmental Physiology of Plants.* Academic Press. London. 423 pp.
- García, E.** 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen.* Instituto de Geografía. UNAM. México. 246 pp.
- Garnier, E.** 1991. *Resource capture, biomass, allocation and growth in herbaceous plants.* Trends Ecology Evolution 6: 126-131
- Geiger, D y J. Servaites.** 1994. *Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C<sub>3</sub> plants.* Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Molecular Biology 45: 235-256
- Gómez-Pompa, A.** 1978. *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz.* Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C. CECSA. Xalapa, Veracruz, México. 91pp
- Huante, P y E. Rincón.** 1998. *Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates.* Oecología 113: 53-66
- Hogan, K, Smith, A y M. Samaniego.** 1995. *Gas exchange in six tropical semi-deciduous forest canopy tree species during the wet and seasons.* Biotropica 27: 324-333
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática).** 1995. *Producción forestal de México.* VII Censo Agropecuario, 1991. Colegio de Postgraduados. México. 170 pp
- Jarvis, A., C. Young, J. Taylor y J. Davies.** 1999. *An analysis of the dynamic response of stomatal conductance to reduction in humidity over leaves of Cedrela odorata.* Plant Cell and Environment 22: 913-924.
- Jarvis, A y W. Davies.** 1997. *Whole-plant ABA flux and the regulation of water loss in Cedrela odorata.* Plant Cell and Environment 20: 521-527.
- Jones, H.G.** 1992. *Plants and microclimate.* Cambridge University Press. Cambridge. 381pp
- Kramer, P y J. Boyer.** 1995. *Water relations of plants and soils.* Academic Press. USA. 482 pp
- Korner, Ch.** 1991. *Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth.* Ecology 5:162-173.
- Kozłowski, T y S. Pallardy.** 1996. *Physiology of woody plants.* Academic Press. USA. 411pp.

- Kozlowski, T y S. Pallardy.** 1997. *Growth control in woody plants*. Academic Press. USA. 641pp.
- Lambers, H., Chapin, F y T. Pons.** 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer Verlag. New York. 540 pp
- Larcher, W.** 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag. Germany. 495 pp.
- Loik, M,E. y K.D, Holl.** 1999. *Photosynthetic responses to light for rainforest seedlings planted in abandoned pasture, Costa Rica*. Restoration Ecology 7: 382-391
- Long, S; Humphries, S y P. Falkowski.** 1994. *Photoinhibition of photosynthesis in nature*. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Molecular Biology 45: 633-662
- Mansfield, T. A.** 1986. Plant Physiology. The Physiology stomata: New Insights into old problems, En: Steward, F. C. Ed. Vol IX. Academic Press, INC. Pp 155-224
- Martínez, M.** 1994. *Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. México. 397 pp.
- Menalled, D., J. Kelty y J. Ewel.** 1998. *Canopy development in tropical tree plantations: A comparison of species mixtures and monocultures*. Forest Ecology and Management 104 : 249-263
- Milthorpe, F. L y J. Moorby.** 1974. *An Introduction to Crop Physiology*. Cambridge University Press. London. 202 pp.
- Monteith, J. L.** 1995. *A reinterpretation of stomatal responses to humidity*. Plant Cell Environ 20:1301-1308
- Neilson, R. E y P.G Jarvis.** 1975. *Photosynthesis in Sitka spruce (Picea sitchensis (Bong) Carr.) VI response of stomata to temperature*. Journal of Applied Ecology 12:879-891
- Niembro, R.** 1990. *Arboles y arbustos útiles de México*. UACH. Departamento de Bosques. Chapingo, México. Limusa-Noriega editores. 206 pp.
- Patiño, V., Díaz, E., Pacheco, R. y J. Chávez.** 1997. *Plantaciones comerciales de Cedrela odorata (cedro rojo)*. INIFAP Sureste. La Floresta. México. 20 pp.
- Pearcy, R.** 1991. *Plant physiological ecology*. Chapman and Hall eds. New York. 457 pp.

- Prado Calvillo, G.** 2003. *Análisis de la capacidad fotosintética y uso del agua de tres especies arbóreas nativas en un bosque tropical caducifolio con fines de restauración ecológica*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Ramos, J. y J. Grace.** 1990. *The effects of shade on the gas exchange of seedlings of four tropical trees from México*. *Functional Ecology* 4: 667-677
- Ramos-Vázquez, A.** 1998. *Efecto de las condiciones microclimáticas sobre la respuesta estomática en tres especies vegetales de la Reserva del Pedregal de San Angel*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Ramos Vázquez, A. y V. L. Barradas.** 1998. *El efecto del microambiente en la conductividad estomática de *Buddleia cordata* H.B.K., en la Reserva del Pedregal de San Angel*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62: 63-71
- Riddoch, I., Lehto, T. y J. Grace.** 1991. *Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply*. *New Phytologist* 119:137-147
- Rincón, E. y P. Huante.** 1994. *Influence of mineral nutrient availability on growth of tree seedlings from the tropical deciduous forest*. *Trees* 9: 93-97
- Robertson, R. N.** 1992.: *Adaptation in nature performance in cultivation*. En: *Plants in action* Atwell, B., Kriedemann, P y C. Turribull (eds.) Australia. 664 pp
- Rzedowski, J.** 1981. *Vegetación de México*. México. Limusa. 432 pp.
- Salisbury, B.** 1994. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamericano. USA. 759 pp.
- Schulze, E. D.** 1991. *Water and nutrient interactions with plant water stress*. Pp 89-101. En: *Response of Plants to Multiple Stress*. Mooney, H; Winner, W and E, Pell. eds. Academic Press.
- Schulze, E. D.** 1995. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Caldwell and Schulze eds. Germany. 576 pp.
- Schulze, E. D.** 1976. *Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert*. *Planta* 108:259-270
- Stiller V. y J. Sperry.** 2002. *Cavitation fatigue and its reversal in sunflower (*Helianthus annuus* L.)*. *Journal of Experimental Botany* 53: 1155-1161

- Stoneman G., Turner N. y B. Dell.** 1994. *Leaf growth, photosynthesis and tissue water relations of greenhouse-grown Eucalyptus marginata seedlings in response to water deficits.* Tree Physiology 14: 633-646
- Sutcliffe, J.** 1979. *Plants and Water.* The Camelot Press. Great Britain. 122 pp.
- Taiz, L. y E. Zeiger.** 1991. *Plant Physiology.* The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Redwood City. California
- Tamhane, R. V.** 1986. *Suelos: Su química y fertilidad en zonas tropicales.* Editorial Diana. México. 483 pp.
- Tyree, M.T.** 1997. *The Cohesion-Tensión theory of sap ascent: current controversies.* Journal of Experimental Botany 48: 1753-1765
- Zwieniecki, M., Melcher P. y M. Holbrook.** 2001. *Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants.* Science 291: 1059-1062