



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

"ANALISIS DE LA CAPACIDAD FOTOSINTETICA Y USO DEL  
AGUA DE TRES ESPECIES ARBOREAS NATIVAS EN UN  
BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO CON FINES DE  
RESTAURACION ECOLOGICA"



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

GUSTAVO PRADO CALVILLO



DIRECTOR DE TESIS:  
DR. VICTOR LUIS BARRADAS MIRANDA

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

2003



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.



GOBIERNO NACIONAL  
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA  
MEXICO

**DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA**  
**Jefa de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Análisis de la capacidad fotosintética y uso del agua de tres especies arbóreas nativas en un bosque tropical caducifolio con fines de restauración ecológica" realizado por Gustavo Prado Calvillo

con número de cuenta 9653299-9 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Víctor Luis Barradas Miranda

Propietario

Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia

Propietario

Dra. Alicia Enriqueta Brechu Franco

Suplente

M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Suplente

M. en C. María Esther Sánchez Coronado

**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**U. N. A. M.**

**Consejo Departamental de Biología**

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



**DEPARTAMENTO**  
**DE BIOLOGIA**

A mis padres:

Soy ... la rebeldía y la ternura  
que te irrita y te enternece.  
Soy la negación, los caprichos  
El que pone a prueba tu paciencia  
Soy independiente, grande, me valgo solo...  
aunque tu sabes que te necesito  
soy ... el de las verdades inoportunas.  
soy ... el que exige cuentos y mimos,  
después de un día interminable.  
soy ... el dueño de tus ternuras.  
soy ... el que te desafía, te hiere, te ama, te necesita  
soy ... el que pronto no te ama mas,  
y luego te ama hasta el cielo.  
soy tu hijo papá, tu hijo mama y ustedes son los únicos  
seres  
a los que realmente amo con todas las fuerzas  
de mi pequeño gran corazón

Tu hijo

Anonimo

A dios por permitirme llegar hasta este momento,  
después de tantos y tantos tumbos en mi vida

A mis padres por el apoyo, la confianza y  
las facilidades que me brindaron  
sin pedir nunca nada a cambio,  
durante tan largo trayecto,  
espero nunca defraudar esa confianza incondicional

A mis hermanas y hermanos  
por el cariño, apoyo y comprensión,  
por soportar y padecer este carácter  
insoponible e incorregible que tengo

A mis queridos sobrinos (as) que  
siempre son un punto de  
referencia para superarme cada día

A Miriam, por apoyarme y aguantarme  
durante tanto tiempo, por estar conmigo  
en los momentos difíciles y en muchos otros de felicidad

## AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, Dr. Victor Luis Barradas Miranda por el apoyo y confianza que me brindo durante la elaboración de este trabajo.

A la Dra. Alma Delfina Orozco Segovia por el tiempo que me brindo en la revisión del trabajo, por los comentarios y sugerencias, gracias a lo cual esta tesis tomo una estructura más adecuada.

A la Dra. Alicia Enriqueta Brechu Franco, la M. en C. Guadalupe Barajas Guzmán y la M. en C. María Esther Sánchez Coronado, por sus comentarios y sugerencias que lograron una notable mejoría del presente trabajo, por su comprensión y tiempo para la revisión.

Un agradecimiento muy especial a la M. en C. Guadalupe Barajas Guzmán (Lupita) por la oportunidad de laborar en su compañía, las muchas facilidades y el gran apoyo tanto en el campo como en el laboratorio durante el proceso de este trabajo.

Por supuesto, al equipo de trabajo de Chamela, Lorena , Ricardo y aquellos agregados, Cristina, Chaneque, Ricardo Noguera, que nos apoyaron en el trabajo y con su agradable compañía en esos viajes, a veces tan tediosos y pesados.

Al Sr. Nicanor y su esposa la Sra. María, que tuvieron la amabilidad de facilitar el terreno para la realización del presente trabajo.

A todos los trabajadores y colaboradores de la Estación de Biología tropical de Chamela, Jalisco, que facilitaron el trabajo y la estancia en ese hermoso lugar, Gustavo y Abel, la Sra. Eva y Sra. María Elena por esas deliciosas y reconfortables comidas, al señor nacho por aquellas charlas tan amenas.

A todos los compañeros y colaboradores del Laboratorio de Ecofisiología tropical del Instituto de Ecología de la UNAM, que directa o indirectamente me apoyaron en la realización de esta tesis, Dr. Julio Campo, M. en C. Mariana Rojas, Tere, América, Betzabe, Angélica, Polo, Mario, Daniel, Renato, Libertad, Rodrigo, por sus comentarios, aportaciones, quienes siempre mantienen el ánimo de la gente y tuvieron tiempo para una agradable plática.

Al la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Ecología por todas las facilidades que prestan a los alumnos.

A todos mis compañeros de la Facultad de Ciencias, con los que compartí el gusto por la biología y muchos momentos felices.

Este trabajo de investigación fue posible gracias al financiamiento de la DGAPA con el proyecto “Microambiente y Ecofisiología de la Reforestación con Especies Nativas en un Bosque Tropical Caducifolio”, con clave IN-204599 y al proyecto CONACYT-UNAM, con clave GOO11-N9607.

## INDICE

RESUMEN	3
1.- INTRODUCCIÓN	5
2.- HIPÓTESIS	7
3.- OBJETIVOS	7
4.- ANTECEDENTES	8
4.1 Importancia del agua en las plantas	8
4.2 Conductividad estomática	9
4.3 Asimilación de CO <sub>2</sub>	12
4.4 Relación Fotosíntesis/Transpiración	13
4.5 Uso del agua	14
4.6 Deforestación	15
5.- ZONA DE ESTUDIO	17
5.1 Localización	17
5.2 Clima	17
5.3 Topografía y suelo	19
5.4 Vegetación	19
6.- MATERIALES Y METODOS	20
6.1 Material vegetal	20
6.2 Obtención de plantas	22
6.3 Selección de sitios	23
6.4 Transplante de individuos	24
6.5 Variables microclimáticas	24
6.6 Supervivencia y variables de crecimiento	25
6.7 Variables fisiológicas	25
6.8 Análisis de resultados	26
7.- RESULTADOS	27
7.1 Caracterización microclimática de los sitios	27
7.1.1 Radiación neta	27

7.1.2	Temperatura del aire y del suelo	28
7.1.3	Déficit de presión de vapor	31
7.2	Sobrevivencia	32
7.3	Variables de crecimiento	33
7.3.1	Incremento en altura	33
7.3.2	Incremento en diámetro a la base del tallo	35
7.3.3	Incremento en cobertura	37
7.4	Variables Fisiológicas	39
7.4.1	Conductividad Estomática	39
7.4.2	Transpiración	44
7.4.3	Asimilación de CO <sub>2</sub>	49
7.4.3.1	Asimilación de CO <sub>2</sub> en laboratorio	49
7.4.3.2	Asimilación de CO <sub>2</sub> estimada en el campo	51
7.4.3.3	Eficiencia fotosintética	56
7.4.4	Eficiencia de uso del agua	58
7.4.4.1	Eficiencia de uso del agua de laboratorio	58
7.4.4.2	Eficiencia de uso del agua estimada en el campo	60
7.4.4.3	Eficiencia de uso del agua	64
8.-	DISCUSION	66
8.1	Microclima	66
8.2	Sobrevivencia	68
8.3	Crecimiento	69
8.4	Fisiología	71
8.4.1	Conductividad estomática y Transpiración	71
8.4.2	Asimilación de CO <sub>2</sub>	72
8.4.3	Eficiencia de uso del agua	74
9.-	CONCLUSIONES	75
10.-	REFERENCIAS	76

## RESUMEN

La acelerada destrucción de los ecosistemas naturales en el mundo, consecuencia del avance de las fronteras urbana, forestal, agrícola y ganadera ha producido un gran deterioro ambiental, México presenta actualmente una tasa de deforestación de las más elevadas del mundo, siendo el bosque tropical caducifolio uno de los principales sistemas deteriorados. Esta alteración a los ecosistemas acarrea modificaciones en el régimen climático local y regional, produciendo cambios drásticos, como la disminución en la disponibilidad de agua, altos niveles de radiación, baja humedad en el ambiente, compactación del suelo; lo cual dificulta el establecimiento de la vegetación natural e introducida. Por lo anterior es necesaria, la investigación sobre la biología y ecología de especies nativas con fines de restauración, para contrarrestar el deterioro causado. El objetivo del presente trabajo fue evaluar el desempeño ecofisiológico y el crecimiento de tres especies de árboles nativos, *Ipomoea wolcottiana*, *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Spondias purpurea* en bosque tropical caducifolio, transplantadas en sitios con diferente grado de perturbación.

*Ipomoea wolcottiana* es la especie que presentó la máxima capacidad fotosintética ( $17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y el mayor uso eficiente del agua ( $3.368 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), así como los valores más altos de conductividad estomática ( $709.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y transpiración ( $14.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), esta respuesta fisiológica se vio reflejado en el crecimiento de la especie, la cual presentó los valores más elevados de incremento en altura ( $14.4 \text{ cm}$ ) y en diámetro a la base del tallo ( $0.73 \text{ cm}$ ); *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Spondias purpurea* mostraron valores menores de capacidad fotosintética ( $6.7$  y  $4.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente) y eficiencia de uso del agua ( $0.63$  y  $0.412 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), asociados a valores de conductividad estomática ( $588$  y  $397.8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y de transpiración ( $13.3$  y  $9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) de igual magnitud, este comportamiento fue corroborado con valores bajos de crecimiento, *L. eriocarinalis* tuvo un incremento en altura ( $2.8 \text{ cm}$ ) y en DBT ( $0.08 \text{ cm}$ ); sin embargo, *S. purpurea* exhibió un mayor desarrollo de las variables de crecimiento respecto a *L. eriocarinalis*, incremento en altura ( $7.9 \text{ cm}$ ) y

en DBT (0.21 cm). Además las tres especies presentaron porcentajes parecidos de sobrevivencia (40 a 55 %) y de incremento de cobertura (4.3-5.1 cm<sup>2</sup>).

*Ipomoea wolcottiana* es una especie que podría ser utilizada exitosamente en programas de reforestación, ya que a pesar de que los porcentajes de sobrevivencia y el incremento en cobertura fueron similares a las otras dos especies, en condiciones de estrés ambiental esta presentó un desarrollo mejor; mientras que, *S. purpurea* puede ser utilizada en la restauración después un mayor tiempo en condiciones de invernadero, *L. eriocarinalis* no se recomienda para utilizarla en trabajos de restauración.

## 1. INTRODUCCIÓN

La alteración de los ecosistemas naturales es un problema a nivel internacional. Estimaciones recientes sugieren que el 43% de la superficie terrestre ha reducido la capacidad natural de regeneración debido al impacto del uso del suelo por el género humano (Pennington y Sarukhán, 1998).

La deforestación en las áreas tropicales del planeta es de entre 11 y 20.4 x 10<sup>6</sup> ha año<sup>-1</sup>, de las cuales sólo se reforestan 1.1 x 10<sup>6</sup> ha año<sup>-1</sup> (Anónimo, 1991). En América los bosques tropicales caducifolios se está perdiendo rápidamente, en 1988 persistía sólo alrededor del 5 % (27 000 km<sup>2</sup>) del que existía en el continente a la llegada de los españoles (Janzen, 1988). En el caso de México la deforestación con fines agrícolas y ganaderos es uno de los principales factores del deterioro del medio ambiente (Leef, 1990). Masera y colaboradores (1992) reportan una deforestación de 668,000 ha año<sup>-1</sup> en nuestro país. A esto hay que agregar que en México sólo se reforesta aproximadamente un 5% de la superficie talada (Carabias y Arizpe, 1993) y que la sobrevivencia de las plantas introducidas en los programas de reforestación no es mayor del 35% (Masera, 1996).

Ante esta situación, es necesario sentar líneas de investigación sobre restauración, que formen una base científica que sea útil para la reforestación ecológica de ecosistemas alterados o degradados, y produzcan un soporte para evitar la degradación y los subsecuentes daños al ecosistema. En estas líneas de investigación se debe analizar a la restauración no sólo por medio del incremento en la sobrevivencia de individuos, si no además por medio del establecimiento de especies nativas, así como del análisis de procesos fisiológicos, que permitan deducir el uso adecuado de las especies; de esta manera se trabaja desde varios niveles de organización biológica. El entendimiento de todos estos procesos permitirá desarrollar bases en la restauración ecológica (Azocar, *et al.* 2000).

En el presente trabajo se consideró la capacidad fotosintética y la eficiencia del uso del agua de diferentes especies, además de la sobrevivencia y crecimiento bajo diferentes condiciones microambientales; lo cual puede permitir seleccionar aquellas especies con mayor eficiencia fotosintética y un mejor uso del agua y que además presenten una mayor sobrevivencia en ambientes perturbados, por lo que podrían ser utilizadas con fines de reforestación ecológica. El análisis de las variables fisiológicas radica en la importancia que tienen en el crecimiento de las plantas y su relación con los factores abióticos como son: la luz, la humedad y la temperatura; elementos ambientales muy importantes que determinan en gran medida la sobrevivencia, el crecimiento y la distribución de las plantas en el planeta. La importancia de los factores ambientales radica en que intervienen en varios procesos fisiológicos de la vegetación, como son la fotosíntesis y la transpiración; estos factores varían en el tiempo y el espacio, y su disponibilidad puede actuar como limitante para el crecimiento y desarrollo de la planta (Salas, 1990).

Es importante señalar que al hablar de reforestación ecológica nos estamos refiriendo al retorno del ecosistema a su estado natural o lo más parecido a este, con sus componentes silvestres. Por lo que el propósito del presente trabajo fue registrar la respuesta y capacidad de resistencia, de tres especies nativas del bosque tropical caducifolio, por medio de sus características ecofisiológicas, en ambientes naturales con diferente grado de perturbación, con características microclimáticas estresantes.

## 2. HIPOTESIS

A través del análisis ecofisiológico de tres especies de plantas nativas, podremos encontrar aquellas que presenten mayor eficiencia fotosintética y mejor uso del agua en sitios con distintos grados de perturbación y que por lo tanto se establecerán, sobrevivirán y crecerán en mayor porcentaje con respecto a aquellas con menores valores de capacidad fotosintética y uso del agua, lo cual permita proponer cual o cuales son más adecuadas para una reforestación ecológica más eficiente.

## 3. OBJETIVOS

### GENERAL

-Estimar la respuesta de eficiencia fotosintética, de uso del agua y el crecimiento de tres especies arbóreas nativas, *Ipomoea wolcottiana*, *Lonchocarpus eriocarinalis* y *Spondias purpurea*, transplantadas en zonas con diferente grado de perturbación en un bosque tropical caducifolio.

### PARTICULARES

-Estimar la asimilación de CO<sub>2</sub> y el uso del agua de especies de árboles reintroducidos en áreas con diferente grado de perturbación.

-Comparar la eficiencia del uso del agua y capacidad fotosintética de las diferentes especies.

-Comparar el crecimiento en altura, diámetro en la base del tallo y cobertura de las especies seleccionadas.

-Conocer cuales especies presentan las mejores ventajas ecofisiológicas de adaptación a las zonas perturbadas.

## 4. ANTECEDENTES.

### 4.1 Importancia del agua en las plantas

El agua es un componente esencial para los seres vivos. En ella se realizan innumerables reacciones biológicas y sirve como vehículo para el transporte de diversos compuestos básicos para el mantenimiento de la integridad funcional de los organismos (Santos y Ochoa, 1990). En este sentido, el agua no deja de ser menos importante para las plantas, sobre todo si consideramos que este elemento llega a constituir del 85 al 95 % del peso total de los organismos, además de ser el principal factor limitante para su productividad (Smirnoff, 1995). El agua es el principal constituyente del protoplasma, por ello cuando el protoplasma queda deshidratado se inactiva y en algunos casos puede producir la muerte de las células; el agua además de ser una fuente de átomos de hidrógeno para la reducción de  $\text{CO}_2$  es un producto de la respiración y sirve como medio para el desarrollo de múltiples reacciones químicas en el protoplasma. Sucesivamente el  $\text{H}_2\text{O}$  al ser almacenada en las vacuolas, se encarga del mantenimiento de la turgencia de la planta, llega a formar una película superficial en la pared celular y continúa entre las células, a manera de un retículo, importante en la entrada y movimiento de las sustancias disueltas y realiza funciones adicionales como es el servir de medio para el transporte de sustancias disueltas en el xilema y floema (Sufcliffe, 1979).

Asimismo, el agua y los procesos de las plantas son complicados, debido a que ocurren a diferentes niveles de organización, el ciclo hidrológico global, regional y local se encuentra fuertemente ligado a la distribución y la actividad de la vegetación, por la fuerte relación que existe entre el carbono y el agua (Stephenson, 1990); por lo que uno de los factores de mayor importancia en la estructura y composición florística de los ecosistemas naturales es la disponibilidad y distribución de la humedad en el tiempo y el espacio. De ésta depende la sobrevivencia, habilidad competitiva y los patrones de crecimiento de las especies que forman las comunidades vegetales (Barradas, 2000).

## 4.2 Conductividad estomática

Los estomas, localizados principalmente en las hojas, son una parte importante de las plantas, ya que gobiernan el balance de carbono-agua a través del compromiso entre la obtención de  $\text{CO}_2$  y pérdida de agua por transpiración. El movimiento estomático es uno de los principales factores que controlan el estado hídrico de las plantas y juega un papel determinante tanto en el uso del agua, como en la fotosíntesis y la productividad vegetal, este movimiento es proporcional a la conductividad estomática. La conductividad estomática ( $g_s$ ) es una medida de la velocidad con que el vapor de agua y/o el bióxido de carbono se difunden desde y hacia la cavidad subestomática respectivamente, y está determinada principalmente por la apertura estomática, así la apertura y cierre de los estomas controla el intercambio gaseoso que es indispensable para el adecuado funcionamiento metabólico de la planta (Jones, 1992).

Es bien conocido que los factores microambientales, tales como la radiación (cantidad y calidad), concentración de  $\text{CO}_2$ , temperatura, humedad del aire o déficit de presión de vapor y la disponibilidad de agua en el suelo para la planta, etc., afectan directa o indirectamente el movimiento estomático y en consecuencia a la conductividad estomática (Fanjul y Barradas, 1985).

Además, la variabilidad en el tamaño y la frecuencia estomática que existe entre las diferentes especies, la edad de la hoja, la posición de la hoja, las condiciones de crecimiento, los cambios estacionales, etc., corresponden a diferencias que afectan a la conductividad estomática (Hale y Orcutt, 1987).

Algunos de los principales factores ambientales que regulan la conductividad estomática son:

### La radiación fotosintéticamente activa

Normalmente los estomas se abren en respuesta a la luz y se cierran en la oscuridad (Jones, 1992). La cantidad de luz necesaria para lograr una apertura de los estomas varía según las especies y se ha visto que la luz azul (longitud de onda de entre 340 y 460 nm) tiene diez veces más efecto sobre los estomas en comparación que la luz roja (longitud de onda de entre 630 y 680 nm) (Salisbury y Ross, 1994). Pemadasa (1979) menciona que la

luz controla indirectamente la apertura estomática, por medio de la concentración de  $\text{CO}_2$  en la cavidad estomática, sobre todo en las plantas MAC (metabolismo ácido crasuláceo), donde señala que en la oscuridad la concentración de  $\text{CO}_2$  intracelular es más elevada que la concentración intracelular y en presencia de luz es lo contrario.

#### La temperatura

La respuesta de la conductividad estomática a la temperatura ha sido tema de gran controversia, generalmente los experimentos muestran que al incrementar la temperatura se abren los estomas mientras el agua no sea limitante (Bidwell, 1993), sin embargo, las temperaturas elevadas provocan el cierre de los estomas, esto puede deberse a una respuesta indirecta al estrés hídrico, o a un aumento en la tasa de respiración que puede provocar un incremento en el  $\text{CO}_2$  en la hoja; es posible que exista un intervalo y un valor óptimo de temperatura, en que la apertura de los estomas se presenta (Jones, 1992) y de acuerdo con Mansfield (1971) dependerá de las características de cada planta.

Además, la temperatura afecta a la apertura estomática de forma indirecta, cuando se mantiene constante la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja, llega un óptimo de temperatura en el que la conductividad se ve favorecida. La temperatura también influye en conjunto con la concentración de  $\text{CO}_2$  que en general favorece la apertura de estomática, por que al estimular la fotosíntesis, la concentración de  $\text{CO}_2$  de los espacios intercelulares se mantendrá baja, pero si la temperatura es mayor a  $30\text{ }^\circ\text{C}$  estimulará en mayor medida la respiración, con lo que la concentración de  $\text{CO}_2$  aumentará provocando el cierre estomático (Pérez y Martínez-Laborde, 1994).

#### La humedad del aire

El valor de humedad del aire está relacionado con el valor de presión de vapor a cierta temperatura, por lo que la humedad relativa es una expresión de la relación que existe entre la presión de vapor de agua en ese momento y la presión de vapor de una atmósfera saturada a la misma temperatura (Devlin, 1982). También es común el término de déficit de presión de vapor (DPV) que se define como la cantidad de vapor de agua que le falta al aire para saturarse, por lo que a mayor DPV menor humedad (Barradas, 1994).

Se tenía la idea a principios de 1970 de que la humedad no presentaba ninguna influencia sobre los estomas, sin embargo actualmente se sabe que estas estructuras en muchas especies se cierran en respuesta al incremento en la diferencia de presión de vapor entre el aire y la hoja superando un nivel crítico (Jones, 1992). Fanjul y Barradas (1985) realizaron un trabajo en dos especies caducifolias tropicales (*Coccoloba liebmanni* Lindau y *Jacquinia pungens* A) y encontraron diferencias de sensibilidad a la DPV entre ellas, pero las dos mostraron una tendencia al cierre de estomas cuando se incrementa el valor de DPV de 1 a 4 kPa.

#### El estado hídrico de la planta

Es bien conocido que la conductividad estomática tiende a disminuir cuando la planta se encuentra sujeta a sequía, si las pérdidas de agua por transpiración no pueden ser compensadas por la absorción, llegará un momento en el que las propias células oclusivas pierdan turgencia y el estoma se cierre (Pérez y Martínez-Laborde, 1994); pero siempre ha habido controversia, por un lado algunos autores como Turner y colaboradores (1984) establecen que los estomas no responden a cambios de potencial hídrico de la planta sino hasta que alcanza un nivel crítico, en contraste, Jones y Rawson (1979) encuentran que la conductividad estomática disminuye conforme el potencial hídrico se ve disminuido (Lange *et al.*, 1982). La limitación del agua causa que los estomas se cierren y se reduzca la obtención de carbono y por lo tanto la expansión celular, y así mismo se reduce fuertemente la productividad de la planta (Boyer, 1989).

El potencial hídrico de una hoja también tiene un efecto poderoso en la apertura y cierre de los estomas; a medida que el potencial hídrico disminuye (la disponibilidad de agua se reduce) los estomas se cierran, de esta forma, dependiendo de la plasticidad de la especie, las condiciones ambientales en las cuales se desarrolle la planta y el estado hídrico de la misma, será la magnitud de la respuesta estomática (Jones, 1992).

El efecto individual de cada uno de estos factores (temperatura, radiación, humedad, etc.) sobre la conductividad estomática han sido estudiados en experimentos bajo condiciones controladas, sin embargo el comportamiento estomático en los ambientes naturales es más complicado, debido a la interacción de los diferentes factores físicos.

### 4.3 Asimilación de CO<sub>2</sub>

La más importante característica de las plantas es la de utilizar la energía solar para fijar CO<sub>2</sub> de la atmósfera para crear moléculas orgánicas complejas. Por medio de la fotosíntesis la energía solar es fijada por las plantas en forma de energía química latente. La fotosíntesis es el proceso más eficiente de conversión de energía solar en energía química. Durante el proceso fotosintético se fija carbono que es utilizado por las plantas para su desarrollo, éste es adquirido de la atmósfera por medio del intercambio gaseoso, el cual implica el intercambio de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> entre el interior de la planta y al rededor, donde la planta toma CO<sub>2</sub> del medio (Lambers *et al.*, 1998).

El intercambio gaseoso se realiza a nivel de la hoja, donde la mayoría del CO<sub>2</sub> asimilado, es consumido en la fotosíntesis, la cual puede ser medida por medio del intercambio gaseoso y puede ser expresado cuantitativamente (Larcher, 1995).

Más del 90 % de la biomasa producida por las plantas proviene de la asimilación de CO<sub>2</sub>, esta depende de las condiciones climáticas ambientales (la concentración de CO<sub>2</sub>, temperatura, disponibilidad de agua, minerales), así como de la captura de radiación fotosintéticamente activa (RFA) por las plantas. Para el incremento de biomasa de las plantas (crecimiento) la cantidad de CO<sub>2</sub> asimilado durante la fotosíntesis, depende de la concentración de CO<sub>2</sub> intracelular y conducta estomática de las hojas (Ehleringer y Cerling, 1995).

La capacidad fotosintética –definida como la tasa fotosintética por unidad de área foliar cuando existen las condiciones climáticas adecuadas- varía de acuerdo a las especies y condiciones climáticas en las que se desarrollan las mismas (Larcher, 1995). De tal forma que las especies que crecen en ambientes ricos en recursos tienen capacidades fotosintéticas mucho mayores que las que crecen en donde agua, nutrimentos, o luz son escasos. Así mismo, tenemos diferencias de capacidad fotosintética entre diferentes formas de vida y fisiológicas. Entre las especies con capacidades más elevadas se encuentran los pastos y las plantas anuales del desierto cuando hay agua disponible, y las especies con metabolismo C<sub>4</sub> son las que presentan mayores tasas fotosintéticas (Salisbury y Ross, 1994).

Al disminuir la disponibilidad de agua para la planta, resulta en una disminución de la cantidad de  $\text{CO}_2$  fijado, causado por el cierre de los estomas. Así un potencial hídrico bajo en las hojas puede causar una inhibición de la fotosíntesis (Larcher, 1995).

#### **4.4 Relación Fotosíntesis-Transpiración.**

La fotosíntesis se ve afectada diversos factores, como son la disponibilidad de agua, la concentración de  $\text{CO}_2$  (interna y externa), la luz, nutrimentos, temperatura, edad y genética vegetal, además que interactúan en muchas formas. Estos no sólo influyen en los procesos físicos de difusión y evaporación, sino también en la apertura y cierre de los estomas de la superficie foliar, a través de los cuales pasa el  $\text{CO}_2$  y más del 90% del agua que se transpira. Aunque al parecer las plantas superiores se ven más limitadas en la productividad por la disponibilidad de agua, cuando el potencial hídrico se torna muy negativo (esto es, cuando el agua se constituye en factor limitante), de inmediato se retarda la expansión celular, por lo que el crecimiento disminuye; así la fotosíntesis es limitada por el agua a causa del retardo en la expansión foliar y la restricción en la asimilación de  $\text{CO}_2$ , debido a que los estomas se empiezan a cerrar y la captación de  $\text{CO}_2$  se empieza a restringir (Salisbury y Ross, 1994).

Los efectos combinados de la radiación solar, la precipitación pluvial escasa y marcadamente estacional, la poca capacidad de retención de agua de los suelos, que a menudo son poco profundos y rocosos, junto con una temporada de sequía muy prolongada, hacen que el ambiente de los bosques tropicales caducifolios esté caracterizado por un fuerte estrés hídrico. Este se intensifica aún más por la evaporación del agua de la superficie del suelo y el elevado potencial de evapotranspiración del propio bosque (Maass, 1995). De hecho, incluso en la temporada de lluvias, la evapotranspiración puede equivaler a 95% de la precipitación pluvial total y a veces puede exceder 100% cuando un gran número de estomas siguen funcionando durante una época de poca lluvia e intensa radiación solar (Barradas, 1991). Por consiguiente, para evitar el no poder proporcionar a sus tejidos fotosintéticos suficiente cantidad de agua para lograr un balance de carbono positivo (es decir, la acumulación de carbohidratos por medio de la fotosíntesis) y al mismo tiempo, evitar el riesgo de que sus tejidos permanentes sufran daños por deshidratación, la

mayoría de las plantas del bosque tropical caducifolio son “evasoras de la sequía”, las cuales dejan caer totalmente sus hoja durante la época de sequía (Challenger, 1998).

La fotosíntesis y transpiración de las plantas esta determinado por las condiciones climáticas; por ejemplo bajo condiciones de elevadas concentraciones de CO<sub>2</sub> la fotosíntesis aumenta y se reduce la transpiración, resultando una mayor eficiencia de uso del agua, un crecimiento y productividad altos. En comunidades naturales la diferencia de eficiencia en el uso del agua de las plantas, puede determinar la adaptación y competencia de las especies y algunas veces la asociación de las mismas. Así mismo en comunidades donde la mayor limitante es el agua, la productividad esta determinada por el uso del agua de las especies (Ehleringer y Cerling, 1995).

#### **4.5 Uso del agua**

De todos los factores de estrés ambiental, el agua es probablemente el más importante en determinar el crecimiento y productividad de las plantas (Ehleringer y Cerling, 1995). El agua fluye a lo largo de la planta por el continuo suelo-planta-atmósfera, siendo este el responsable de determinar el estado hídrico de la planta (Sutcliffe, 1979). Este se genera por la diferencia de presión de succión que existe entre la planta y la atmósfera, encontrando así que el agua fluye de un menor potencial de succión a uno mayor; además se asocia a este continuo la existencia de un gradiente de potencial hidrico. El gradiente se produce como consecuencia de la pérdida hídrica de las hojas a través de la transpiración (Salisbury y Ross, 1994).

Las plantas pierden mucha agua por transpiración debido a que las estructuras moleculares de toda la materia orgánica vegetal esta compuesta de átomos de carbono que provienen de la atmósfera. Estas moléculas entran a la planta como dióxido de carbono a través de los poros estomáticos localizados principalmente en la superficie foliar, mientras que el agua sale a través de los mismos poros cuando están abiertos (Luo y Mooney, 1999). Del agua que circula por la planta en su paso del suelo hacia la atmósfera sólo una pequeña fracción del 1% llegó a formar parte de la biomasa, estas cifras dan una idea de la cantidad de agua que necesita una planta para sobrevivir y se puede tomar como un consumo típico, sin embargo, entre especies existen diferencias sustanciales en este consumo (Salisbury y Ross, 1994). La cantidad de agua utilizada por la fotosíntesis es muy pequeña comparada

con las grandes cantidades de agua transpirada, por lo tanto, hay una mayor eficiencia de agua, cuando una planta gana biomasa a un costo menor de agua perdida (Devlin, 1980).

En términos económicos el uso eficiente del agua (EUA), depende de la entrada de CO<sub>2</sub> (producción) y salida de agua (transpiración), cuando las especies presentan una EUA mayor, estas asimilan mayor cantidad de CO<sub>2</sub> a un costo menor de pérdida de agua. Esta entrada y salida están definidas por las condiciones climáticas y por las características fisiológicas de las especies (Luo y Mooney, 1999).

#### **4.6 Deforestación**

Actualmente la situación forestal en México es crítica, al igual que en el resto de los países megadiversos, tiene una alta proporción de las especies y de ecosistemas del planeta en mayor riesgo. Maser (1996) menciona que la perturbación en las áreas forestales de México aumento de 17.8 millones en el primer inventario (1986) a 22. 2 millones en el último (1994), indicando una tasa de deforestación de entre 370 y 720 mil ha año<sup>-1</sup>, mientras que Toledo (1998) calcula que la pérdida total de cobertura natural por año es de 1.5 millones de ha, lo que de ser cierto llevará a que en el año 2010 la vegetación natural se reduzca a sólo 35 millones de ha, es decir apenas 17.5 % de la cobertura original.

En Latinoamérica el bosque tropical caducifolio representa el 47 % del área forestal, la cual ha tenido la mayor tasa de deforestación (Houghton *et al.*, 1991; Toledo *et al.*, 1989). Como en la mayor parte de Latinoamérica, en México la pérdida de bosques y selvas se debe sobre todo a su conversión en pastizales, las densidades de ganado suelen ser de tres a cuatro veces mayores que las recomendadas y llegan a ser hasta de una cabeza por 3 a 6 ha, cuando la vegetación natural sólo puede soportar una cabeza en 11 a 22 ha (Bye, 1993). La ganadería ha tenido un fuerte impacto en el bosque tropical caducifolio del trópico subhúmedo, sobre todo en los estados de Yucatán, Chiapas, Oaxaca, Guerrero, Michoacán y Jalisco, donde el 20% de esta zona ecológica se dedica a ese uso (Toledo *et al.*, 1989).

Las consecuencias de la deforestación en el país son severas, ya que no sólo implica la pérdida de un recurso potencialmente económico, sino que acarrea graves consecuencias al medio ambiente pues provoca la transformación de los ambientes naturales y consecuentemente la pérdida de hábitats y de biodiversidad, el patrimonio biológico del

país. Asimismo, la pérdida de cobertura vegetal acelera la pérdida de suelo por erosión hídrica y eólica, además de propiciar la disminución de la materia orgánica del suelo (Cervantes, 1996). Se estima que el 97% de la superficie del territorio nacional está afectado en distinto grado por algún proceso de degradación del suelo. De este porcentaje, aproximadamente el 60% presenta grado severo o muy severo de degradación (Ortiz *et al.*, 1994). Todos estos procesos provocan cambios climáticos locales y regionales, así como la pérdida de productividad del suelo, lo que finalmente repercute en la crisis de las prácticas productivas de la población y en el extremo, conduce a una degradación irreversible de los recursos naturales. Esta situación se agrava, en general debido a que los programas de reforestación tienen fuertes deficiencias, pues en el mejor de los casos la sobrevivencia de las plantas introducidas en estos programas no llega a ser mayor del 35 % (Mäser *et al.*, 1997).

Debido a la creciente necesidad de recuperar la gran cantidad de tierra deforestada que hoy en día muestra el país, el escaso éxito que los programas de reforestación, la utilización de especies exóticas en estos programas, debido a la escasez de estudios sobre la biología de especies nativas útiles (Arriaga *et al.*, 1994), es indispensable tratar de contribuir a subsanar estas deficiencias a través de investigaciones que permitan conocer las causas que impiden el desarrollo exitoso de dichos programas, lo cual indicará el factor o factores que se tienen que modificar o readecuar, además de dirigir y priorizar las líneas de tendencia antes señaladas (Cervantes, 1996). El hombre en ecosistemas degradados puede hacer reversible y accesible la restauración; la restauración puede ser sujeta a estrategias del uso de plantas nativas, como han propuesto muchos autores (Nichols y González, 1992; Butterfield y Fisher, 1994; Leopold *et al.*, 2001), las cuales eventualmente conducen al establecimiento del ecosistema natural, con funciones similares del mismo (Challenger, 1998).

## 5. ZONA DE ESTUDIO

### 5.1 Localización

El presente trabajo se llevo a cabo en la estación de Biología de Chamela (19° 29' N, 105° 01' W) perteneciente a la UNAM y en el Ejido de San Mateo (19° 30' N, 105° 03' W); localizados en el municipio de la Huerta en la región de Chamela, Jalisco, en la costa sur del estado (Fig. 1).

### 5.2 Clima

El clima de la región ha sido clasificado como tipo Awo(x)i, cálido subhúmedo con régimen de lluvias en verano; este clima es considerado como el más seco de los cálidos húmedos (García, 1987). El clima es marcadamente estacional, con una temperatura media mensual máxima de 29 a 32 °C y una media mensual mínima de 14.8 a 22.9 °C, la temperatura media anual es de 24.9 °C (Bullock, 1986). La precipitación media anual es de 679 mm (García-Oliva *et al.*, 1991). Más del 80 % de la precipitación anual se presenta a partir de los meses de junio a noviembre pero en ocasiones las lluvias pueden presentarse en diciembre o en enero, y la época de secas de los meses de febrero a junio, además de ser altamente impredecible (de Ita Martínez y Barradas, 1986), registrando los meses más secos entre febrero y mayo. La mayor parte de la precipitación cae en forma de tormentas que son pocas y de gran poder erosivo (García Oliva, 1992).

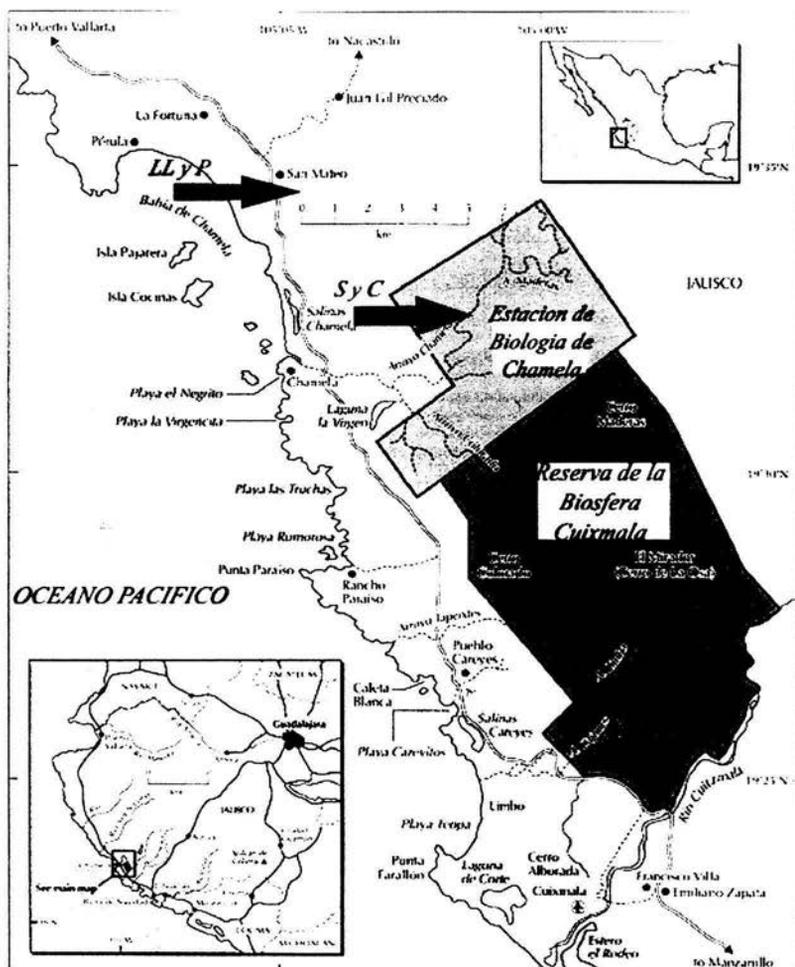


Figura 1. Localización de los sitios de estudio, la selva (S) y el claro (C) dentro de la estación de Biología de Chamela, el llano (LL) y el pastizal (P) en el Ejido de San Mateo.

### 5.3 Topografía y suelo

EL paisaje está dominado por pequeñas lomas y llanos, donde la altitud va de 50 a 560 msnm (Bullock, 1986). El relieve se caracteriza por una gran heterogeneidad encontrándose diferentes geoformas en el paisaje, tales como superficies de erosión, laderas, lomeríos bajos, depresiones, pies de monte y terrazas aluviales, todas ellas producto de la tectónica actualmente intensa, la litología, la estructura geológica y las condiciones climáticas. La complejidad fisiográfica de la región determina el desarrollo de un mosaico edáfico diverso; los principales suelos identificados en la región son Regosoles, Cambisoles, Luvisoles, Feozems y Litosoles. Respecto a la litología, el material parental predominante es el granito, aunque también se presenta riolita, conglomerados y tobas (Cotler *et al.*, en prep. citado por Rosas, 2000).

### 5.4 Vegetación

La flora de la zona esta caracterizada por su alta diversidad (1,120 especies, representadas en 544 géneros y 124 familias). Además, existen un gran número de especies endémicas (Lott, 1993); el grupo más importante está representado por las Leguminosas, que llega a ser de un 15% del total de las especies presentes (Lott, 1985).

La vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio (Rzedowsky 1978); consta de dos tipos principales: el bosque decíduo o caducifolio denso con árboles entre 4 y 15 metros de altura, donde algunas de las especies más abundantes son *Croton pseudoniveus*, *Lonchocarpus constrictu*, *Trichilia trifolia*, *Cordia alliodora* y *Guapira* sp., un sotobosque bien desarrollado de arbustos presente en los declives y un sotobosque semidecíduo o subcaducifolio más alto con árboles entre 8 y 20 metros de altura (Lott *et al.*, 1987).

## 6.- MATERIAL Y METODOS

### 6.1 Material Vegetal

Las especies que se eligieron para la realización de este trabajo fueron *Ipomoea wolcottiana* Rose., *Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli., y *Spondias purpurea* L. por presentar algunas características adecuadas para la reforestación (Vázquez-Yanes y Cervantes, 1993), como son (a) fácil propagación, (b) resistencia a condiciones limitantes, (c) alto porcentaje de germinación, (d) tasa rápida o media de crecimiento, (e) utilización antrópica y (f) presencia de nódulos fijadores de nitrógeno.

*Ipomoea wolcottiana* Rose. (a, b, c, d y e) Fam. Convolvulaceae

Nombres comunes: Cazahuate y Ocote. Es un árbol de hasta 6 m de altura y de hasta 50 cm de diámetro al pecho, con el tronco generalmente robusto y torcido, con numerosas ramas ascendentes y horizontales, con una copa redondeada. Corteza externa lisa, de color gris plumiza a pardo amarillenta, con abundantes lenticelas prominentes pardas. Hojas simples, ovadas, con el margen entero, ápice acuminado, base truncada o ligeramente cortada; de color verde opaco en la haz y verde grisáceo en el envés; dispuestas en espiral o más comúnmente aglomeradas en ramitas cortas. Flores actinomorfas, sépalos color crema verdoso, ampliamente ovados, ápice redondeado; corola blanca con la garganta morada infundibuliforme, expandida en 5 lóbulos redondeados; estambres pardo amarillentos, nectario pequeño; ovario súpero, bilocular, lóbulos biovulares. Florece de diciembre a marzo. Los frutos son cápsulas con 4 valvas, ovoides o elipsoides, glabras, moreno opaca con sépalos persistentes; contiene 4 semillas, triangulares, con muchos pelos sedosos blancos a lo largo de los tres márgenes. Maduran de enero a mayo. Presenta una madera muy blanda. Especie restringida a la vertiente del Pacífico, desde Colima hasta Chiapas, incluyendo la cuenca del río Balsas (Pennington y Sarukhán, 1998). Especie pionera, forma parte de la vegetación secundaria del bosque tropical caducifolio, formando a veces asociaciones bastante puras conocidas como "cazahuateras". Crece desde el nivel del mar hasta los 1750 msnm. Especie de crecimiento rápido, con uso medicinal, el cocimiento de la corteza se usa como remedio contra enfermedades renales. Para picaduras de alacrán se utilizan emplastos elaborados con las hojas (Martínez, 1990).



BIBLIOTECA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
UNAM

*Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli. (a, b, c, d y f) Fam. Leguminosae

Nombres comunes: Garrapato, Vara blanca, Palo de Oro. Es un árbol de hasta 17 m de alto y de hasta 25 cm de diámetro al pecho, con el fuste recto, ramas oblicuas, copa abierta y aplanada. Presenta una corteza externa lisa, en algunas partes ligeramente escamosa en pequeños cuadros, grisáceo amarillenta, con grandes manchas de líquenes y anillos delgados y espaciados. Yemas desnudas, pubescentes, 2 estipulas, ovadas. Hojas dispuestas en espiral, imparipinnadas, con 5 a 17 folíolos opuestos, con el margen entero, ápice redondeado a obtuso o emarginado, verde-amarillenta en el haz y escasamente pubescente en el envés; caquis y pecíolo con pubescencia fina. Flores en panículas estrechas, axilares, pubescentes, pareadas en pedicelos; cáliz anchamente copular, con 5 dientes agudos irregulares; corola con un estandarte, de color violáceo o púrpura, compuesta por dos pétalos parcialmente unidos en la base; 10 estambres, unidos en un tubo estaminal, incluidos en la quilla; ovario súpero, unilocular, pluriovular, alargado, aplanado, sedoso, estilo recurvado, del mismo largo que los estambres; estigma pequeño. Florece de julio a octubre. Infrutescencias. Vainas aplanadas, indehiscentes, amarillo ferruginoso, aterciopeladas, que contienen de 1 a 3 semillas; semillas reniformes, amarillentas. Los frutos maduran de noviembre a marzo. Especie frecuente del estrato superior del bosque tropical caducifolio, especialmente de la costa del Pacífico, desde Jalisco hasta Oaxaca (Pennington y Sarukhán, 1998).

*Spondias purpurea* L. (a, b, c, d y e) Fam. Anacardiaceae

Nombres comunes: Ciruelo o Ciruelo de San Juan. Es un árbol de hasta 12 m de alto y de hasta 80 cm de diámetro al pecho, ramificado desde cerca de la base, con las ramas gruesas, oblicuas y una copa bien desarrollada, más amplia que alta. Presenta una corteza externa de color gris plomizo a gris negruzco, lisa o muy verrucosa, con estrías longitudinales más pálidas, fisurada con protuberancias irregulares y escamosas. Yemas desnudas, agudas. Estipulas ausentes. Hojas dispuestas en espiral, imparipinnadas, compuestas de 9 a 19 folíolos opuestos o alternos, elípticos u obovados, con el margen entero o ligeramente aserrado, ápice acuminado a obtuso. Especie monoica. Flores en panículas, actinomorfas; sépalos rosados (5) ovados; pétalos rojos o rosados, lanceolados,

ápice agudo e encorvado; 10 estambres, rosados o rojos; anteras de color crema verdoso; nectario grande, anular, de color verde que cambia a morado; ovario súpero. Las flores masculinas y femeninas son similares y ocurren en la misma inflorescencia, las masculinas tiene anteras más grandes, dehiscentes, con polen y el ovario más pequeño, las femeninas tienen anteras pequeñas indehiscentes, sin polen y el ovario mucho más grande. Florece de enero a marzo. Presenta infrutescencias erectas, drupas ovoides, moreno rojizo brillantes, con un fuerte sabor agridulce; el endocarpio fibroso contiene una o más semillas aplanadas. Maduran de mayo a septiembre. Fruto comestible, consecuentemente cultivado o protegido en muchas partes del área tropical seca, se aprecian por su sabor agridulce y se consumen como tales o como extracto para la manufactura de aguas frescas, los frutos se venden en mercados locales y regionales en muchas partes del país. Se le reconocen también usos medicinales, usándose las hojas hervidas y restregadas para curar el salpullido. Es una especie del estrato dominante del bosque tropical caducifolio, en una gran variedad de suelos, desde la costa de Sonora hasta Chiapas y la cuenca del Balsas, en la vertiente del Pacífico, en la depresión central de Chiapas, y en el norte de Yucatán y Quintan Roo (Pennington y Sarukhán, 1998).

## 6.2 Obtención de plantas

La colecta de semillas se realizó durante el periodo que comprende del mes de enero a marzo del año 2001, en la reserva de la estación biológica de Chamela, Jalisco; se colectaron aproximadamente 300 semillas de un mínimo de 10 individuos distintos por especie.

Las semillas recibieron un tratamiento pregerminativo para romper su latencia; las semillas de *I. wolcottiana* se mantuvieron durante 25 minutos en ácido sulfúrico concentrado, siendo agitadas constantemente; enseguida se lavaron tres veces, para eliminar el ácido sulfúrico. Mientras que *S. purpurea* y *L. eriocarinalis*, fueron hidratadas, la primera durante una semana y la segunda durante 24 horas.

Después de su germinación, las plántulas se transplantaron a camas con sustrato de tierra de la estación de Biología de Chamela y se colocaron en un invernadero cerca de las instalaciones de la Estación. Por último, a mediados del mes de junio del 2001 las plántulas, se transplantaron a bolsas negras de plástico con sustrato de la misma estación, para permitir su desarrollo, permaneciendo en el mismo invernadero de la estación durante un mes más.

### **6.3 Selección de los sitios experimentales**

Los sitios de trabajo Selva (S) y Claro (C) se localizan dentro de la Estación de Biología de Chamela, donde se presenta el menor grado de perturbación, mientras que los dos siguientes sitios Llano (LL) y Pastizal (P), se localizaron en el Ejido de San Mateo, a 10 Km de distancia de la estación, donde se tiene una gran perturbación antrópica, por la introducción de ganado vacuno y caprino.

- I) Selva (S). Este se localiza dentro de la zona de la reserva; se encuentra bajo el dosel en la selva madura; se consideró como el sitio en donde no existe perturbación alguna.
- II) Claro (C). Este sitio se localiza dentro de la reserva, en una franja, donde se realizan desmontes anuales. Este se consideró como el sitio de menor perturbación.
- III) Llano (LL). Sitio localizado en el Ejido de San Mateo, este es un llano, sobre la loma de un cerro; es un sitio con alto grado de perturbación. La cubierta vegetal está dominada por pastos.
- IV) Pastizal (P). Sitio localizado a 200 m. del sitio III, donde también se presenta un alto grado de perturbación, con la diferencia de que este sitio tiene una pendiente de 25-35°, con una orientación sureste y donde sólo se encuentra una cubierta vegetal integrada por pastos y algunos árboles aislados fuera del área experimental.

Los sitios LL y P se realizó un deshierbe con un mes de anticipación y se cercaron para evitar la depredación por parte del ganado, ya que se encontraban en medio de un campo de forrajeo.

#### **6.4 Transplante de individuos**

El transplante a los sitios experimentales se llevo a cabo durante el mes de julio, las plantas se sacaron de las bolsas negras de plástico y fueron colocadas con el sustrato en el que se encontraban en las bolsas negras, en hoyos de aproximadamente 20 cm de profundidad y un perímetro de 50 cm. Durante el transplante se intento que las plantas quedaran aisladas, tanto de las plantas ya establecidas, como de los mismos individuos de trabajo para evitar algún efecto de vecino; el transplante se realizó cuando ya se encontraba establecida la época de lluvias del lugar.

En la selva (S) y el claro (C) se colocaron 30 plantas (10 individuos por especie), en la primera las plantas se distribuyeron dentro de la selva madura, por la abundancia de la vegetación no se logró que éstas quedaran muy aisladas, sólo en pequeños claros de entre 0.5-1 m de radio, mientras que, en el claro se distribuyeron en una franja de 5 m de ancho, se colocaron en dos líneas paralelas, dejando una distancia mínima de 2 metros entre individuos transplantados y una distancia de 3 m o más entre éstos y los árboles ya establecidos, de esta forma las plantas quedaron aisladas, evitando así algún tipo de efecto de vecino. Siguiendo el mismo criterio, en los dos sitios siguientes sitios (LL) y (P) se plantaron 60 individuos por sitio, 20 individuos por especie.

La selección de los individuos para el transplante fue al azar, así como la colocación de éstos en cada uno de los sitios experimentales

#### **6.5 Variables microclimáticas**

Las mediciones correspondientes al microclima de cada uno de los sitios fueron realizadas durante los meses de septiembre y octubre del 2001; para lo cual se hicieron marchas diurnas de la radiación neta (RN), la temperatura (Ta) y humedad del aire (H), la temperatura del suelo (Ts), haciendo las mediciones del día cada dos horas a partir de las 9 hl (hora local) hasta las 17 hl (9, 11, 13, 15 y 17 hl), se tomaron de tres a cinco datos por hora de medición. Los datos correspondientes a la RN se registraron con un Radiómetro neto (Radiation Energy Balance System, modelo Q9722, REBS, Campbell Scientific, Logan, Utah), el cual se colocó siempre a una altura aproximada de 1.5 m del piso. La temperatura y la humedad del aire se midieron con un sensor Vaisala (Humidity and temperature probe HMP35C-L, Helsinki, Finlandia), a una altura de 20 cm del piso, y la

temperatura del suelo con un sensor Vaisala (temperature probe HMP33, Helsinki, Finlandia) enterrado a 10 cm del suelo; los sensores de  $T_a$ ,  $H$  y  $T_s$  se encontraban conectados a una Datalogger (Campbell Scientific 21X, Logan, Utah). Es importante señalar que las mediciones en cada uno de los sitios se llevaron a cabo en días distintos, por lo que las condiciones microclimáticas no fueron iguales, sin embargo esto no significó un problema debido a que los datos de microclima fueron relevantes principalmente para relacionarlas con las variables fisiológicas.

La diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) se calculó a partir de la siguiente ecuación descrita por Barradas (1994):

$$DPV = e_{sh} - HR e_{sa}$$

donde  $e_{sh}$  y  $e_{sa}$  son la presión de vapor a saturación de la hoja y del aire respectivamente, los valores de humedad relativa van de 0 a 1. La presión de saturación se calculó de acuerdo con la fórmula descrita por Barradas (1994):

$$e_s = 6.11 * 10^{(7.3T/237.3+T)}$$

donde  $e_s$  está dado en milibars y  $T$  es la temperatura de la hoja o del aire respectivamente.

### 6.6 Sobrevivencia y variables de crecimiento

Los datos correspondientes a sobrevivencia y crecimiento de las plantas se registraron durante los meses de septiembre y octubre del 2001, así como en el mes de febrero del año 2002. La sobrevivencia se cuantificó por conteo de individuos; se realizaron mediciones de incremento en altura (**IA**), de incremento en diámetro en la base del tallo (**DBT**) e incremento en cobertura, el IA y la cobertura se midieron con una cinta métrica y el DBT con un vernier, la cobertura sólo se registró durante septiembre y octubre, debido a que las plantas pierden las hojas durante el periodo de sequía. Para la altura, cobertura y DBT se consideró el tamaño inicial del transplante como punto de partida para conocer su incremento.

### 6.7 Variables fisiológicas

Las mediciones de transpiración (**TRP**) y conductividad estomática ( $g_s$ ) se realizaron en los sitios de trabajo de campo, con un porómetro de estado estable (LI-COR,

LI-1600, Lincoln Nebraska, E.U.A.), durante septiembre y octubre, en dos individuos de cada especie por sitio, y en dos o tres hojas de cada individuo. Se llevaron a cabo marchas diurnas a partir de las 9 hasta las 17 h, tomando las mediciones cada dos horas, al mismo tiempo que se realizó el registro de los datos microclimáticos. Además el porómetro mostró valores de radiación fotosintéticamente activa, los cuales nos permitieron calcular la eficiencia fotosintética y de uso del agua en el campo.

Las mediciones de asimilación de bióxido de carbono ( $ACO_2$ ) se obtuvieron en el laboratorio de fisiología tropical, del Instituto de Ecología de la UNAM, con un analizador de intercambio gaseoso (CIRAS-1,  $CO_2$  gas analyser, PP Systems, Cambridge, UK.) el cual además indicó valores de  $g_s$  y TRP; para las mediciones se trajeron individuos de las plántulas que se tenían en el invernadero de la estación de Biología de Chamela y se mantuvieron en el invernadero húmedo del Instituto de Ecología. Se realizaron mediciones en dos hojas de cada individuo y tres individuos por especie, entre las 11 y las 15 h, se mantuvo una radiación constante de aproximadamente  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y se varió la temperatura desde 15 hasta 40 °C, con los datos obtenidos y a partir del ajuste de la ecuación del tipo  $y = a + b x^c$  en el programa Table Curve, (donde  $y$  es  $ACO_2$ ,  $x$  es la conductividad estomática,  $a$ ,  $b$  y  $c$  son constantes distintas para cada especie), así se obtuvo una relación empírica que permitió calcular la  $ACO_2$  de campo y la eficiencia fotosintética, a partir de los datos de conductividad estomática de campo.

Por último, se calculó la eficiencia del uso del agua (EUA), para el laboratorio y el campo, a partir de la siguiente ecuación:

$$EUA = ACO_2 / TRP$$

### 6.8 Análisis de resultados

Se aplicaron Análisis de Varianza de dos factores (tiempo-sitio) para conocer si existen diferencias significativas entre las variables microclimáticas de los sitios y entre las diferentes épocas. Así como entre las especies (tres factores, tiempo-sitio-especie), tanto a las diferentes variables fisiológicas (transpiración, conductividad estomática, asimilación de  $CO_2$  y uso eficiente del agua); como a las de crecimiento (altura, diámetro a la base del tallo y cobertura).

## 7. RESULTADOS

### 7.1 Caracterización microclimática de los sitios

#### 7.1.1 Radiación Neta

La radiación neta (RN) presentó una variación notable a lo largo del día, así como en los sitios y en las diferentes épocas (Fig. 2). La RN en cada sitio fluctuó considerablemente durante el día, observándose un aumento paulatino de RN a partir de las 9 hl hasta llegar a las 13 hl, donde alcanzaron los valores más elevados, después disminuyó hacia el final del mismo. En la selva se registraron los valores más bajos en las dos épocas, 42.7 y 154.4  $\text{Wm}^{-2}$  (septiembre y octubre, respectivamente); mientras que en el llano se presentaron los valores más elevados, con 398.5  $\text{Wm}^{-2}$  en septiembre y 406.9  $\text{Wm}^{-2}$  en octubre. Es importante señalar que durante las mediciones en el llano durante septiembre, después del medio día el ambiente cambió drásticamente, por lo que podemos ver en la Fig. 2 un descenso drástico de la RN, asimismo durante las mediciones en octubre, en el llano y el pastizal el ambiente se mantuvo con gran cantidad de nubosidad, por lo que la RN disminuyó y los valores fueron menores que en el claro. De esta forma, se obtuvieron diferencias significativas en los registros de la RN entre los 4 sitios, tanto en septiembre  $F_{(3,56)} = 11.641$ ,  $p = 0.0001$  ( $S = 42.7 \text{ Wm}^{-2}$ ,  $C = 354.1 \text{ Wm}^{-2}$ ,  $LL = 398.5 \text{ Wm}^{-2}$  y  $P = 185.87 \text{ Wm}^{-2}$ ) como en octubre  $F_{(3,56)} = 8.177$ ,  $p = 0.0003$  ( $S = 154.4 \text{ Wm}^{-2}$ ,  $C = 294.8 \text{ Wm}^{-2}$ ,  $LL = 406.9 \text{ Wm}^{-2}$  y  $P = 384.9 \text{ Wm}^{-2}$ ).

Aunque, de septiembre a octubre no se observó un aumento claro de la RN en los sitios (excepto en la selva), se obtuvieron diferencias significativas entre los dos tiempos  $F_{(1,116)} = 4.072$ ,  $p = 0.046$  (245.3  $\text{Wm}^{-2}$  en septiembre y 304.3  $\text{Wm}^{-2}$  en octubre).

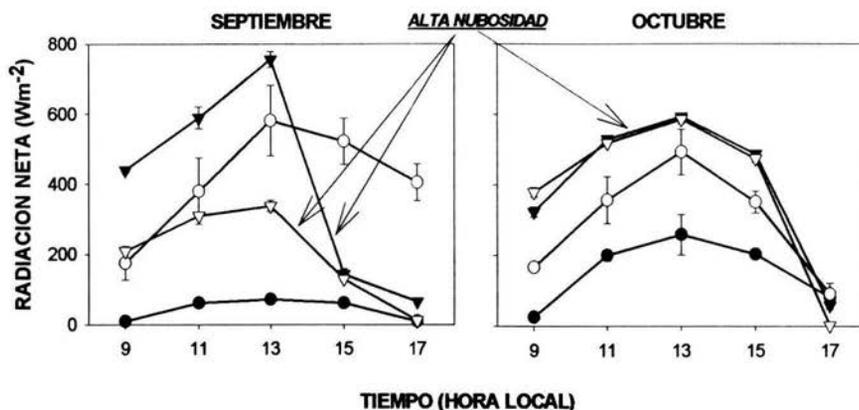


Figura 2. Radiación neta en la Selva (●), Claro (○), Llano (▼) y Pastizal (▽) en las dos épocas de mediciones, septiembre y octubre del año 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar,  $n = 5$ . Las flechas indican un fuerte descenso en la radiación propiciado por un incremento en la nubosidad en los sitios.

### 7.1.2 Temperatura del aire y del suelo.

Las temperaturas del aire ( $T_a$ ) y las del suelo ( $T_s$ ), presentaron variaciones durante el día, entre los sitios y las épocas (Fig. 3). Se observó que la temperatura del aire registrada durante el día, fue menor a las primeras horas del día aumentando paulatinamente conforme avanzó el mismo, hasta alcanzar sus máximos valores hacia a las 13 h, para continuar con un descenso hacia el final del día; el comportamiento de la temperatura del suelo es similar a la del aire, en la Tabla 1 se muestran los promedios y las diferencias entre sitios y épocas.

La temperatura del aire en la selva tuvo los valores más bajos, seguida en orden ascendente por la temperatura del claro y la del pastizal, por último los valores más altos se registraron en el llano (Tabla 1); hubo diferencia significativa entre los sitios en septiembre ( $F_{(3,56)} = 31.526$ ,  $p = 0.0001$ ) y en octubre ( $F_{(3,56)} = 11.444$ ,  $p = 0.0001$ ). La temperatura del

suelo también presentó el mismo comportamiento entre sitios, la selva los valores más bajos, seguidas por las del claro, el pastizal y por último el llano (Tabla 1); teniendo una diferencia entre sitios tanto en septiembre ( $F_{(3,56)} = 27.927$ ,  $p = 0.0001$ ), como en octubre ( $F_{(3,56)} = 10.818$ ,  $p = 0.0001$ ). Además, el análisis estadístico mostró diferencias entre las dos épocas, tanto en la temperatura del aire ( $F_{(1,116)} = 32.477$ ,  $p = 0.0001$ ) 32.8 y 39.1 °C en septiembre y octubre respectivamente, como en la temperatura del suelo ( $F_{(1,116)} = 48.599$ ,  $p = 0.0001$ ) 32.2 °C en septiembre y 41.2 °C en octubre), teniendo los valores mayores de las dos variables (Ta y Ts) en octubre.

Tabla 1. Temperatura del aire y del suelo ( $\pm$  ES) de los sitios de estudios en septiembre y octubre. Las letras indican diferencias entre sitios.

Época	Sitio	Temperatura del aire (°C)	Temperatura del suelo (°C)
Septiembre	S	28.6 $\pm$ 1 a	27.5 $\pm$ 0.7 a
	C	31.4 $\pm$ 1.8 b	30.5 $\pm$ 1.4 b
	LL	39.9 $\pm$ 2.3 c	39.4 $\pm$ 2.3 c
	P	31.4 $\pm$ 1.1 db	31.3 $\pm$ 0.9 dc
Octubre	S	32.9 $\pm$ 1.5 a	33.4 $\pm$ 0.6 a
	C	38.1 $\pm$ 2.1 b	40 $\pm$ 2.3 b
	LL	43.2 $\pm$ 1.3 c	46.4 $\pm$ 1.5 c
	P	42.1 $\pm$ 1.5 dc	45.1 $\pm$ 1.7 dc

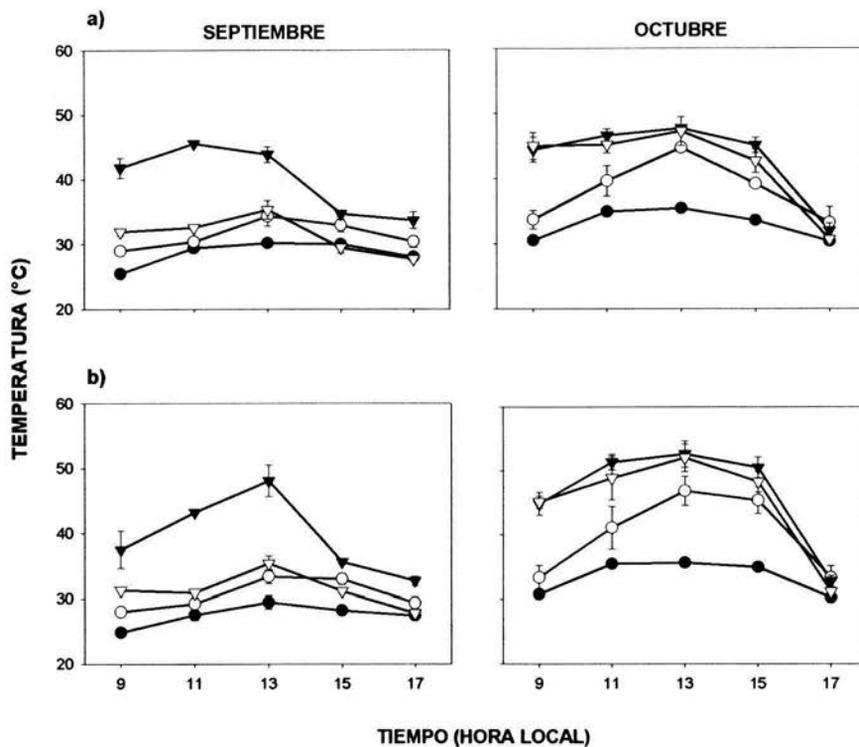


Figura 3. Temperatura del aire (a) y del suelo (b) en la Selva (●), Claro (○), Llano (▼) y Pastizal (▽) en las dos épocas de mediciones, septiembre y octubre del año 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar,  $n = 5$ .

### 7.1.3 Déficit de Presión de Vapor

El déficit de presión de vapor (DPV) presentó una variación similar a la temperatura del aire a lo largo del día, así como entre los sitios y entre las épocas (Fig. 4). Durante el día a partir de las primeras horas de la mañana el DPV se incrementó gradualmente hasta alcanzar su máximo valor hacia las 13 h y conforme avanzó el día volvió a disminuir hacia el final del mismo. El DPV también presentó diferencias significativas entre los sitios, tanto en septiembre  $F_{(3,56)}=31.957$ ,  $p = 0.0001$  ( $S = 0.31$  kPa,  $C = 0.5$  kPa,  $LL = 1.03$  kPa,  $P = 0.65$  kPa), como en octubre  $F_{(3,56)} = 13.3$ ,  $p = 0.0002$  ( $S = 0.63$  kPa,  $C = 1.15$  kPa,  $LL = 1.34$  kPa,  $P = 1.33$  kPa), los valores más bajos se presentaron en la selva, seguidos por los del claro, el pastizal y por último los valores más altos se encontraron en el llano. Además se observó un DPV mayor en octubre (1.11 kPa) respecto a septiembre (0.62 kPa), teniendo diferencias fue significativas ( $F_{(1,116)} = 45.251$ ,  $p = 0.0001$ ).

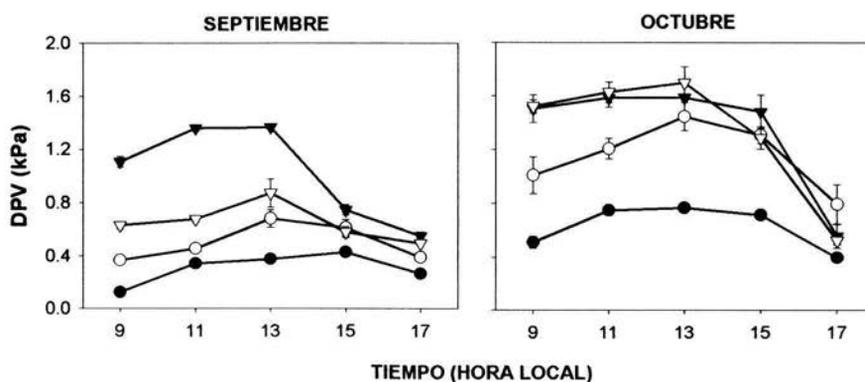


Figura 4. Déficit de presión de vapor en la Selva (●), Claro (○), Llano (▼) y Pastizal (▽) en las dos épocas de mediciones, septiembre y octubre del año 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar,  $n = 5$ .

## 7.2 Sobrevivencia

La sobrevivencia total de las especies fue parecida, *L. eriocarinalis* presentó la mayor sobrevivencia (55 %), seguida por *I. wolcottiana* (53 %) y al final *S. purpurea* (43 %). Sin embargo, la sobrevivencia de las especies varió en cada uno de los sitios (Fig. 5). En la selva *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* presentaron los valores más altos de sobrevivencia de todos los sitios (70 y 80%, respectivamente), mientras que *S. purpurea* presentó un porcentaje menor (30%). En el claro se tuvieron los porcentajes de sobrevivencia más bajos de todos los sitios para las tres especies, *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* con un 30% y *S. purpurea* con 20%. En el llano la sobrevivencia fue alta, *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* tuvieron un 65% y *S. purpurea* 70%. Mientras que, en el pastizal la sobrevivencia se encontró por debajo del 50% en las tres especies, *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* sobrevivieron 45% y *S. purpurea* 35%. El sitio con mayor sobrevivencia fue el llano, seguido por la selva, el pastizal, y por último el claro (Fig. 5).

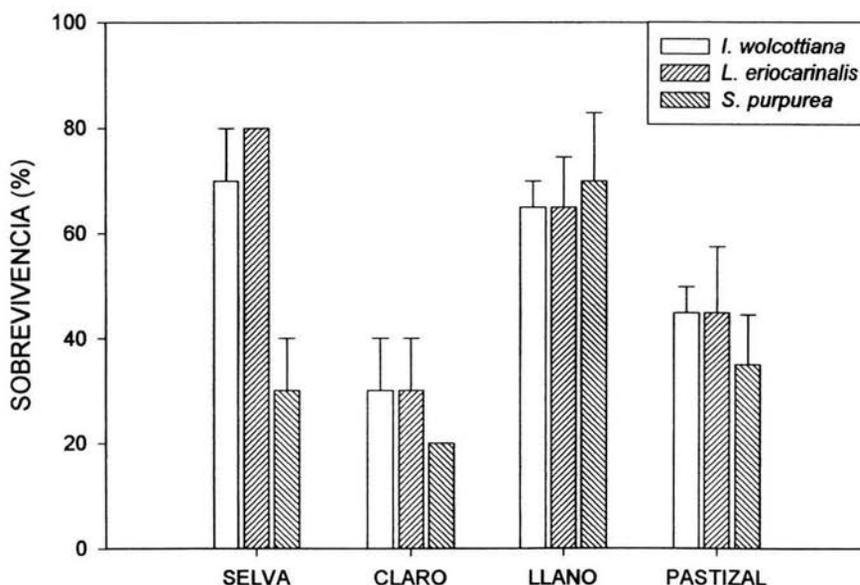


Figura 5. Porcentaje de sobrevivencia de *I. wolcottiana*, *L. eriocarinalis* y *S. purpurea*, en los diferentes sitios de estudio selva, claro, llano y pastizal de julio del 2001 a febrero del 2002 en un bosque tropical caducifolio.

### 7.3 Variables de crecimiento

#### 7.3.1 Incremento en Altura (IA)

El incremento en altura (IA) de las especies presentó variación de acuerdo al sitio en el cual se desarrollaban. La especie que alcanzó el mayor incremento en altura en todos los sitios fue *I. wolcottiana*, alcanzando un incremento promedio de 14.4 cm, seguida por *S. purpurea* (7.9 cm) y por último *L. eriocarinalis* (2.8 cm). El desarrollo en altura indicó diferencias significativas entre las especies ( $F_{(2,270)} = 49.047$ ;  $p = 0.0001$ ). Para cada especie también el IA tuvo diferencias significativas entre los sitios de trabajo; *I. wolcottiana* presentó un IA mayor en el claro (21.5 cm), seguido por el pastizal (16 cm), el llano (12.1 cm) y por último la selva (8.1 cm); mientras que *S. purpurea* presentó un mayor IA en el pastizal (14.2 cm), seguido por el llano (8.1 cm), el claro (6.6 cm) y el menor IA en la selva (4.6 cm). En general estas dos especies se desarrollaron mejor en los sitios con cierto grado de perturbación. Mientras que, *L. eriocarinalis* por el contrario presentó su mayor IA en la selva (5.1 cm), seguido por el llano y el pastizal (3.4 y 2.4 cm, respectivamente), por último el claro (1.1 cm) (Fig. 6).

En general se observó un mayor IA en el pastizal con un promedio de 10.7 cm, seguido por el claro (9.757 cm) y el llano (7.85 cm), por último la selva con un incremento en la altura de 5.377 cm. El análisis estadístico indicó diferencia significativa en el incremento en altura de las especies entre los sitios ( $F_{(3,169)} = 21.067$ ;  $p = 0.0001$ ).

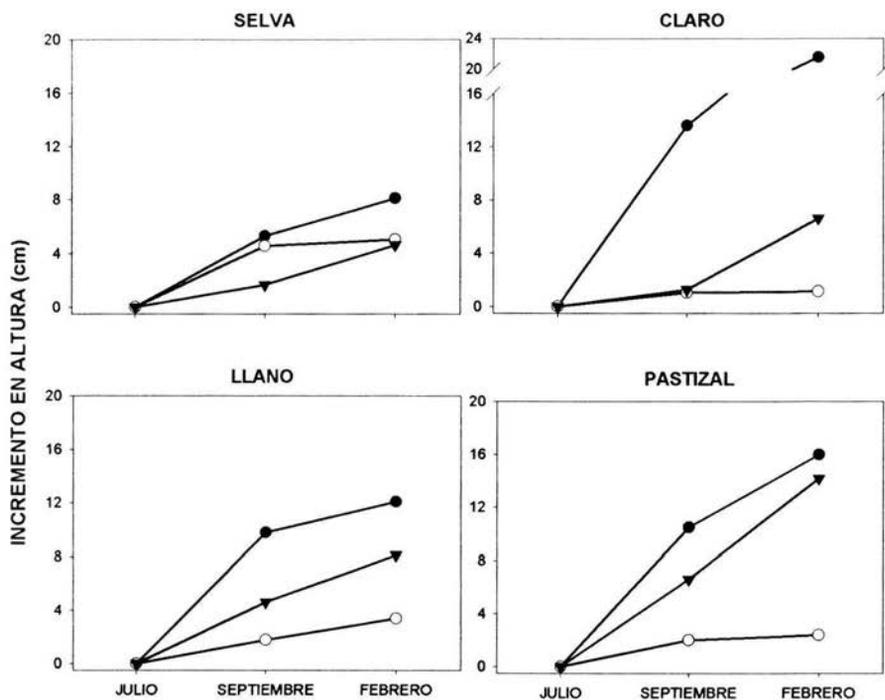


Figura 6. Incremento en altura de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpurea* (▼), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal de julio del 2001 a febrero del 2002 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media.

### 7.3.2 Incremento en Diámetro a la base del tallo (DBT)

La especie que alcanzó el mayor incremento en diámetro a la base del tallo (DBT) fue *I. wolcottiana* (0.73 cm), seguida por *S. purpurea* con valores promedios de 0.21 cm y por último *L. eriocarinalis* con 0.08 cm (Fig. 7). La prueba estadística aplicada indicó diferencias significativas en el incremento de DBT entre las especies ( $F_{(2,270)} = 54.487$ ;  $p = 0.0001$ ). Además cada una de las especies presentó un comportamiento distinto en cada uno de los sitios; *I. wolcottiana* presentó su mayor incremento en DBT en el claro (2.16 cm), seguido por el pastizal (0.47 cm), el llano (0.19 cm) y por último en la selva (0.11); *S. purpurea* tuvo su mayor incremento en DBT en el claro (0.44 cm), seguido por el pastizal (0.41 cm), el claro (0.24 cm) y por último la selva (0.02 cm). *Lonchocarpus eriocarinalis* exhibió un mejor desarrollo en DBT en la selva (0.13 cm), mientras que en los otros sitios mantuvo incrementos bajos y similares en DBT, que se encontraron entre 0.06 y 0.07 cm.

En general se observó un mayor incremento en DBT en el claro (0.887 cm), seguido por el del pastizal (0.317 cm), el llano (0.166 cm), y por último la selva (0.086 cm), las diferencias también fueron significativas en el DBT de las especies entre los diferentes sitios ( $F_{(3,269)} = 10.406$ ;  $p = 0.0002$ ).

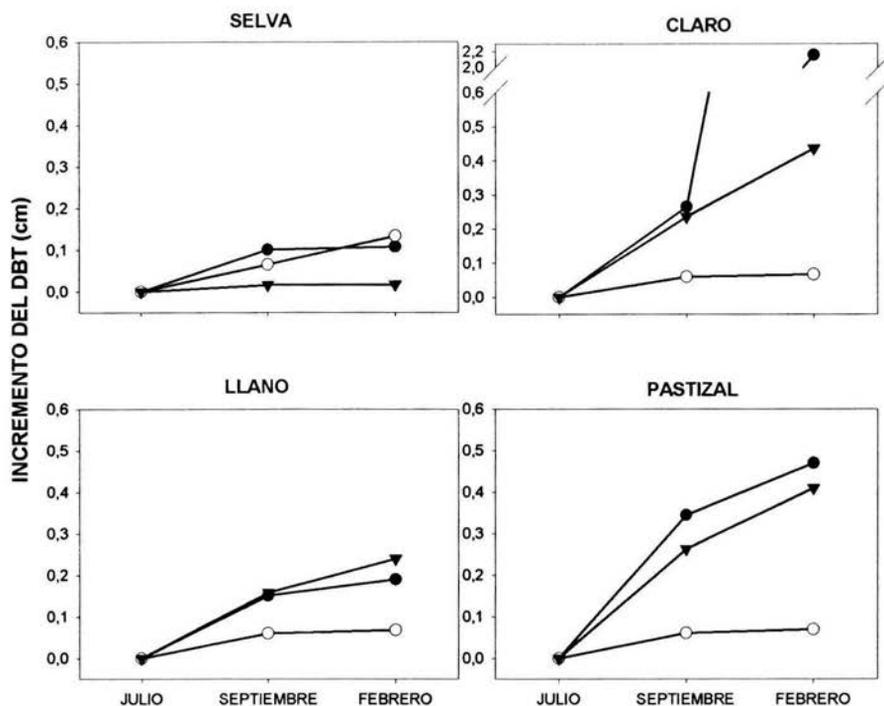


Figura 7. Incremento en diámetro a la base del tallo de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpurea* (▼), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal de julio del 2001 a febrero del 2002 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media.

### 7.3.3 Incremento en Cobertura

El incremento en cobertura de las especies presentó variación de acuerdo al sitio en el que se desarrollaron. Entre las especies hubo un incremento promedio de cobertura similar, que va de 4 a 5 cm<sup>2</sup>, el análisis estadístico indicó diferencias significativas ( $F_{(2,172)} = 25.5887$ ;  $p = 0.0001$ ). Además se observó una variación en el incremento en cobertura en cada uno de los sitios (Fig. 8); *I. wolcottiana* presentó su mayor crecimiento en cobertura en el claro (11.5 cm<sup>2</sup>), seguido por el del llano (5.43 cm<sup>2</sup>), el pastizal (2.03 cm<sup>2</sup>) y la selva (1.425 cm<sup>2</sup>); *S. purpurea* tuvo su mayor incremento en cobertura en el pastizal (7.2 cm<sup>2</sup>), seguido por el claro (6.4 cm<sup>2</sup>), el llano (5.593 cm<sup>2</sup>), por último en la selva presenta el menor incremento en cobertura (0.333 cm<sup>2</sup>), estas dos especies se desarrollaron mejor en los sitios con cierto grado de perturbación. Por el contrario *L. eriocarinalis* exhibió un desarrollo en cobertura parecido en la selva (4.48 cm<sup>2</sup>), el claro (5.9 cm<sup>2</sup>) y el llano (5.86 cm<sup>2</sup>) y un menor incremento en cobertura en el pastizal (Fig. 8).

En general encontramos en el claro el mayor incremento en cobertura con 7.93 cm<sup>2</sup>, seguido por el llano con 5.63 cm<sup>2</sup>, por último el pastizal y la selva (3.38 y 2.08 cm<sup>2</sup> respectivamente); teniendo una diferencia significativa del incremento en la cobertura entre los diferentes sitios ( $F_{(3,171)} = 11.302$ ;  $p = 0.0002$ ).

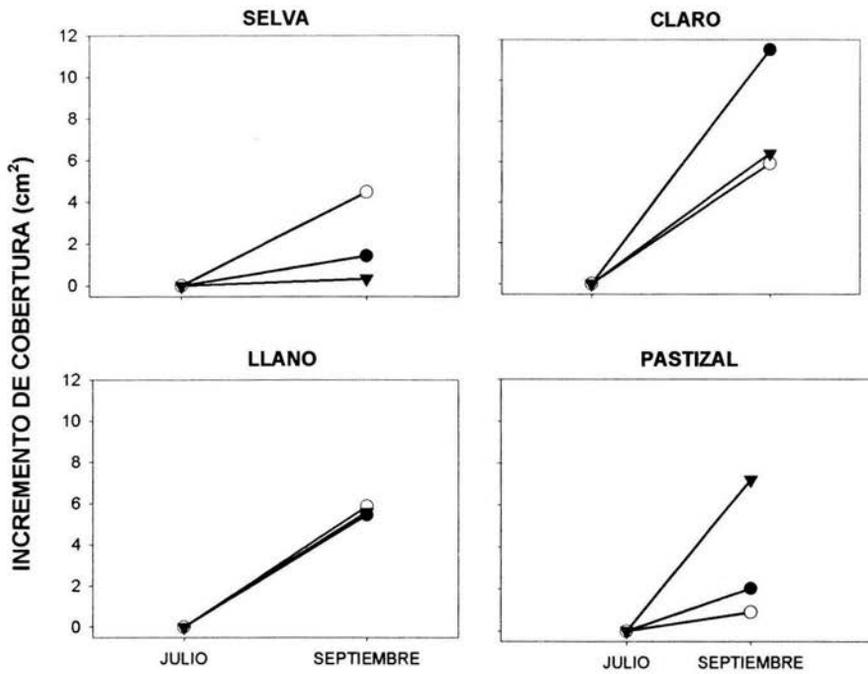


Figura 8. Incremento en cobertura de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpurea* (▼), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal de julio a septiembre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media.

## 7.4 Variables Fisiológicas

### 7.4.1 Conductividad estomática

La conductividad estomática ( $g_s$ ) presentó variación entre las especies ( $F_{(2,518)} = 6.857$ ;  $p = 0.001$ ), entre los sitios ( $F_{(3,517)} = 8.599$ ;  $p = 0.0002$ ) y entre las épocas ( $F_{(1,519)} = 273.762$ ;  $p = 0.0001$ ), los valores promedio y las diferencias significativa se señalan en Tabla 2. En principio se encontraron los valores de  $g_s$  fueron mayores en septiembre ( $1036.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en octubre ( $159.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En septiembre, en la selva, el comportamiento diurno y los valores de las tres especies fue parecido, iniciaron con valores bajos a las 9 hl continuaron con un incremento gradual hacia las 13 hl, donde alcanzaron sus valores máximos, que van entre 1400 y 2000  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , para continuar con un descenso hacia las 17 hl. En el claro se tuvo un comportamiento diferente entre especies, *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* iniciaron con valores medios, seguido por un incremento hacia las 11 hl, donde tuvieron sus máximos (3400 y 2300  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente) continuaron con un descenso gradual hacia el final del día, la primera tuvo los valores más altos del sitio, *S. purpurea* presentó su máximo a las 9 hl, seguido por un descenso durante el transcurso del día, tuvo los valores más bajos del sitio. En el llano las especies mostraron los valores más bajos de los sitios, existió un comportamiento distinto entre las especies, *I. wolcottiana* y *S. purpurea* iniciaron con valores bajos, para continuar un ascenso hacia a las 13 hl, con sus máximos valores (1000 y 600  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente), para continuar con un descenso durante el transcurso del día, mientras que *L. eriocarinalis* tuvo sus valores máximos al inicio del día (1200  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y continuó con un descenso gradual durante el transcurso del día. Para el pastizal se observó que las especies se comportan en forma distinta, donde *I. wolcottiana* inició el día (9 hl) con sus valores máximos de  $g_s$  (3000  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) los cuales disminuyeron gradualmente durante el transcurso del día, exhibió los valores mayores del sitio; *L. eriocarinalis* presentó muy poca variación durante el transcurso del día y *S. purpurea* presentó su máximo al inicio del día (1000  $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para disminuir hacia el medio día y aumentar hacia el final del mismo (Fig. 9).

En octubre, en la selva, sólo *L. eriocarinalis* presentó hojas, inició con valores medios, continuó con un incremento máximo hacia las 11 hl ( $140 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y disminuir paulatinamente en el transcurso del día. En el claro se encontró un comportamiento diferente entre especies, las tres especies iniciaron con valores medios, para continuar con un ascenso, *L. eriocarinalis* tuvo los valores mayores del sitio, alcanzó sus valores máximos hacia las 13 hl ( $350 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que *I. wolcottiana* y *S. purpurea* presentaron sus máximos hacia las 11 hl ( $250$  y  $180 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente), continuaron con un descenso en el resto del día. En el llano se obtuvo un comportamiento distinto entre especies, *I. wolcottiana* inició con valores medios y alcanzó sus valores máximos a las 11 hl ( $200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), continuando con un descenso en el transcurso del día, hasta alcanzar el mínimo a las 17 hl, mientras que, *L. eriocarinalis* presentó sus valores máximos ( $380 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) al inicio del día, seguidos de un gradual descenso hacia el final de éste, *S. purpurea* tuvo los valores más elevados del sitio, alcanzó sus máximos entre las 9 y 11 hl (entre  $360$  y  $380 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), posteriormente a lo largo del día disminuyó paulatinamente. En el pastizal las especies presentaron valores y un comportamiento similar, alcanzando sus valores máximos al principio del día, seguido por una disminución paulatina durante el transcurso del mismo (Fig. 10).

Tabla 2. Valores promedio ( $\pm$  ES) de conductividad estomática de (Iw) *I. wolcottiana*, (Le) *L. eriocarinalis* y (Sp) *S. purpurea* en los diferentes sitios de trabajo, selva (S), claro (C), llano (LL) y pastizal (P) en septiembre y octubre. Las letras mayúsculas indican diferencias en la respuesta de las especies por sitio y las letras minúsculas las diferencias de la especie entre sitios.

(\*) no se tuvieron datos por falta de hojas en la especie correspondiente.

Época	Especie Sitio	Conductividad estomática $\pm$ ES (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )			
		S	C	LL	P
Septiembre	Iw	A a 1136.4 $\pm$ 275	A b 1930.5 $\pm$ 176	A c 685.1 $\pm$ 82	A da 1474.9 $\pm$ 157
	Le	A a 1352.3 $\pm$ 226	B ba 1123.8 $\pm$ 167	BA c 697.9 $\pm$ 75	B dc 831 $\pm$ 265
	Sp	A a 982.3 $\pm$ 209	C b 497.6 $\pm$ 79	C c 370.4 $\pm$ 75	CB db 634.1 $\pm$ 123
Octubre	Iw	*	A a 115.8 $\pm$ 34	A a 102.6 $\pm$ 28	A a 118.4 $\pm$ 14
	Le	a 84.5 $\pm$ 12	B b 214 $\pm$ 51	B cb 188.9 $\pm$ 47	B dbc 212 $\pm$ 30
	Sp	*	C a 83.7 $\pm$ 13	CB b 226.9 $\pm$ 64	CB cb 219.9 $\pm$ 48

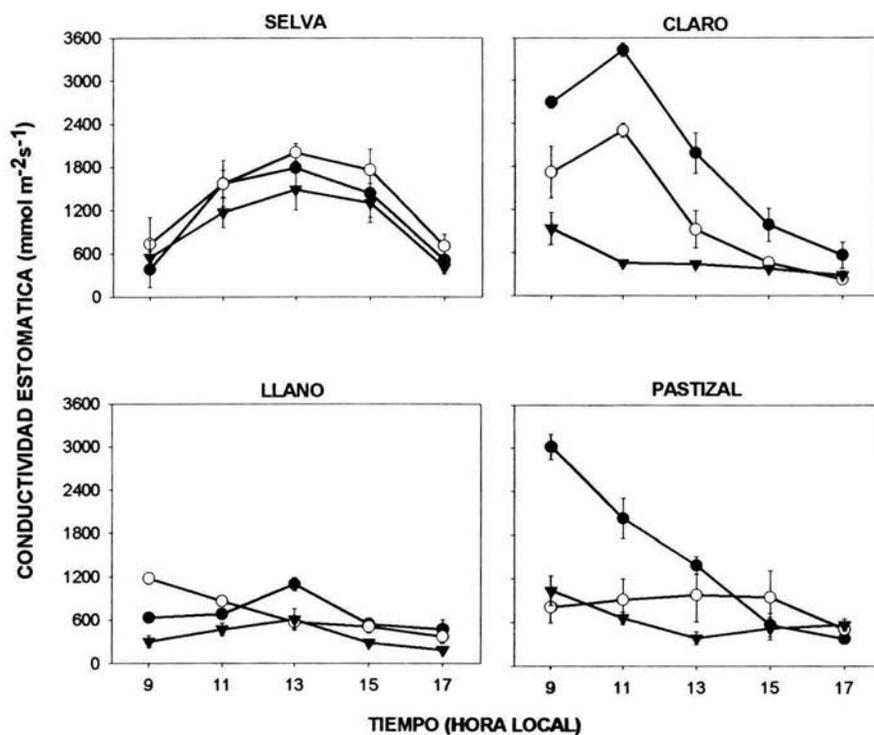


Figura 9. Conductividad estomática de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpúrea* (▼), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal en Septiembre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

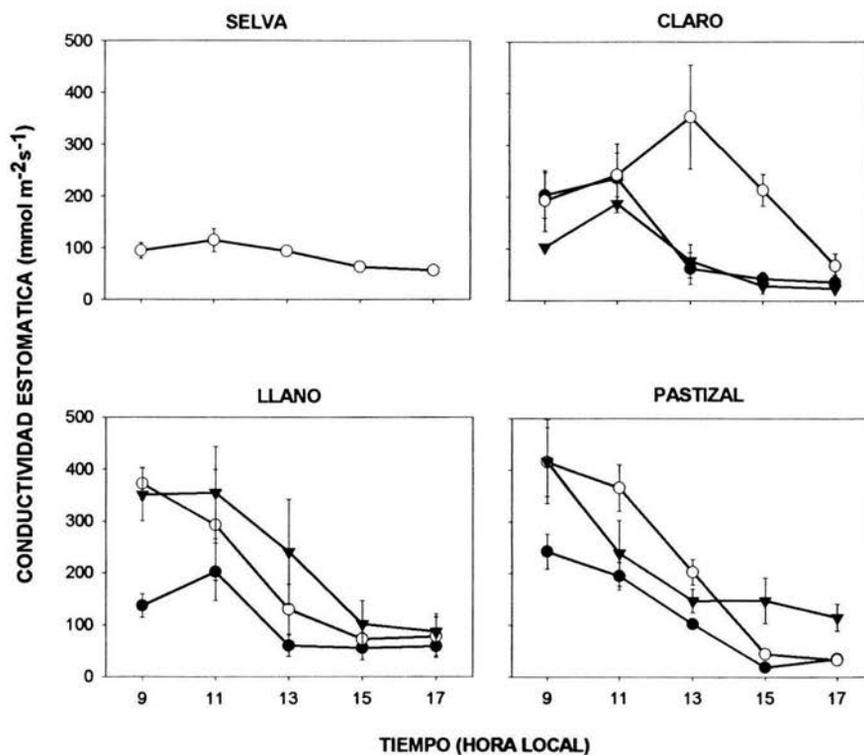


Figura 10. Conductividad estomática de *I. wolcottiana* ( ● ), *L. eriocarinalis* ( ○ ) y *S. purpurea* ( ▼ ), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal en octubre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

### 7.4.2 Transpiración

La transpiración (TRP) de las especies exhibió un comportamiento diferente entre especies ( $F_{(2,518)} = 3.753$ ,  $p = 0.024$ ), entre sitios ( $F_{(3,517)} = 6.223$ ,  $p = 0.0031$ ) y en cada época ( $F_{(1,519)} = 115.431$ ,  $p = 0.0001$ ); los valores promedio y las diferencias significativa se señalan en Tabla 3. Se encontró que los valores de TRP fueron mayores en el mes de septiembre ( $18.6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que en el mes de octubre ( $7.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En septiembre, en la selva, el comportamiento diurno y los valores fueron parecidos en las tres especies, valores bajos durante las primeras horas del día y aumentaron paulatinamente hasta alcanzar sus máximos entre las 13 y 15 hl (de 20 a  $30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) continuaron con una disminución hacia el final del día. En el claro *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis*, iniciaron con valores bajos, aumentaron hasta alcanzar sus máximos a las 11 hl ( $39 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $31 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente) y disminuyeron hacia las últimas horas del día, *I. wolcottiana* presentó los valores mayores del sitio, mientras que *S. purpurea* presentó los valores más bajos, tuvo un comportamiento constante durante el día. En el llano las tres especies presentaron un comportamiento parecido, valores medios de TRP al inicio de las mediciones (9 hl), que incrementaron hacia las 13 hl, donde *I. wolcottiana* y *S. purpurea* alcanzaron sus valores máximos ( $33$  y  $24 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente), la primera tuvo los mayores valores en el sitio; *L. eriocarinalis* alcanzó su máximo hacia las 11 hl. ( $30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), continuó con una disminución hacia las siguientes horas, para llegar a su valor mínimo a las 17 hl. En el pastizal, los valores de TRP de *L. eriocarinalis* alcanzó su máximo ( $22 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) hacia el medio día y *S. purpurea* al inicio del día ( $23 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), mientras que, *I. wolcottiana* presentó los valores más altos del sitio, inició con valores medios (9 hl), seguido de un incremento máximo a las 11:00 hl ( $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y un descenso paulatino hacia el final del día (Fig. 11).

En octubre, en la selva *L. eriocarinalis* no presentó gran variación a lo largo del día y alcanzó sus valores máximos de  $3 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  entre las 9 y las 15 hl, para disminuir hacia las 17 hl. En el claro, las tres especies iniciaron con valores medios, seguido por un incremento hacia las 11 hl, cuando alcanzaron sus máximos tanto *I. wolcottiana* ( $11 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), como *S. purpurea* ( $9 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), mientras que *L. eriocarinalis* continuó con un ascenso hacia las 13 hl, donde alcanzó su máximo ( $14 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), esta especie fue la que registró los valores más altos, a partir de este momento las tres especies iniciaron un descenso drástico hasta alcanzar sus mínimos hacia el final del día. En el llano *I. wolcottiana* presentó los valores más bajos del sitio y *L. eriocarinalis* los más altos, éstas dos especies tuvieron el mismo comportamiento, con valores medios durante el inicio de las mediciones (9 hl) para aumentar hacia las 11 hl, alcanzado aquí sus máximos (11 y  $18 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectivamente) continuaron con una disminución hacia el final del día; mientras que, *S. purpurea* presentó sus valores máximos ( $13 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) al inicio de las mediciones (9 hl). Por último, en el pastizal se presentaron los valores más altos de la época, se encontró que las especies presentaron los valores máximos al inicio del día, *L. eriocarinalis* tuvo los valores mayores del sitio ( $35 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), seguida por *S. purpurea* con  $18 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y por último *I. wolcottiana* con  $12 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , a partir de ahí iniciaron un descenso gradual para registrar sus valores más bajos hacia las 17 hl (Fig. 12).

Tabla 3. Valores promedio ( $\pm$  ES) de transpiración de (**Iw**) *I. wolcottiana*, (**Le**) *L. eriocarinalis* y (**Sp**) *S. purpurea* en los diferentes sitios de trabajo, selva (S), claro (C), llano (LL) y pastizal (P) en septiembre y octubre. Las letras mayúsculas indican diferencias en la respuesta de las especies por sitio y las letras minúsculas las diferencias de la especie entre sitios.

(\*) no se tuvieron datos por falta de hojas en la especie correspondiente.

Época	Especie Sitio	Transpiración $\pm$ ES ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
		S	C	LL	P
Septiembre	Iw	A a 16.89 $\pm$ 5.1	A b 26.8 $\pm$ 2.4	A cab 21.64 $\pm$ 4.3	A dbc 31.44 $\pm$ 7.1
	Le	A a 18.48 $\pm$ 2.8	B a 16.81 $\pm$ 2.4	BA a 19.01 $\pm$ 3	B a 17.05 $\pm$ 5.1
	Sp	A a 13.68 $\pm$ 2.8	C b 7.52 $\pm$ 1.2	C ca 10.11 $\pm$ 1.3	CB dac 13.62 $\pm$ 2.7
Octubre	Iw	*	A a 4.85 $\pm$ 1.7	A ba 3.99 $\pm$ 1.4	A ca 6.27 $\pm$ 1.1
	Le	a 2.43 $\pm$ 0.4	B b 8.3 $\pm$ 1.7	B cb 8.31 $\pm$ 1.4	B d 14.34 $\pm$ 2.8
	Sp	*	CA a 3.35 $\pm$ 0.4	CB b 8.76 $\pm$ 1.1	CA cb 8.32 $\pm$ 1.4

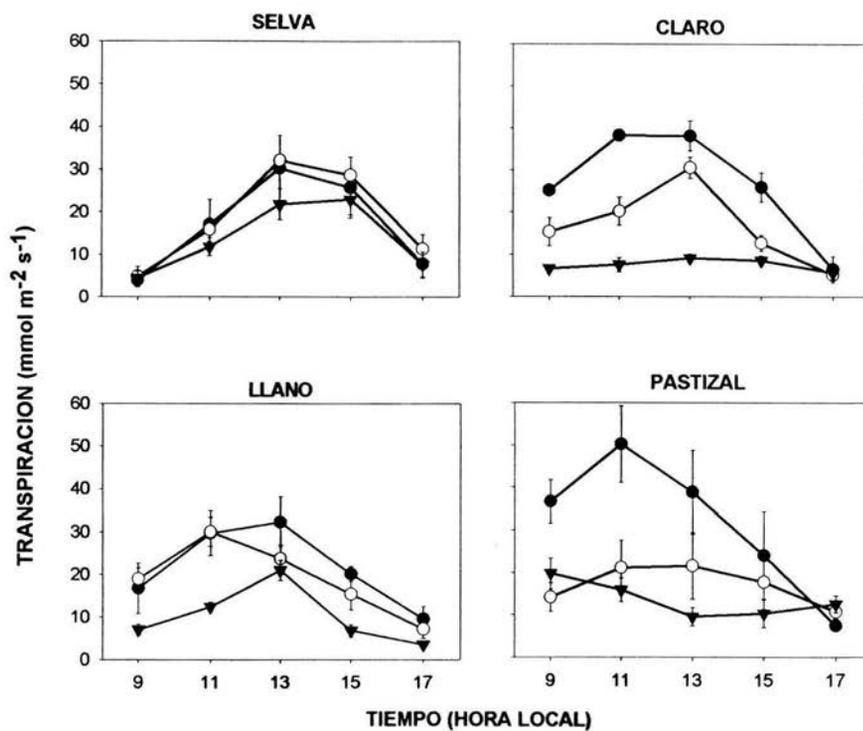


Figura 11. Transpiración de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpurea* (▼), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal en septiembre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

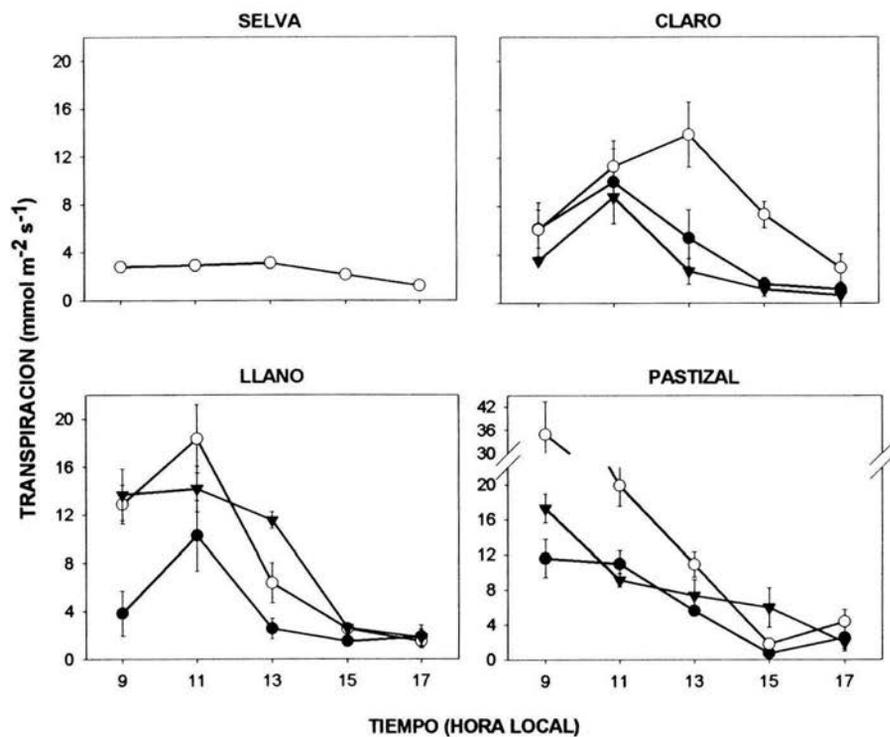


Figura 12. Transpiración de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpurea* (▼), en los diferentes sitios de estudio; selva, claro, llano y pastizal en octubre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

### 7.4.3 Asimilación de CO<sub>2</sub>

#### 7.4.3.1 Asimilación de CO<sub>2</sub> obtenida en el laboratorio

La asimilación de CO<sub>2</sub> obtenida en el laboratorio fue diferente entre las especies, *I. wolcottiana* presentó el mayor valor de ACO<sub>2</sub>, con un máximo de 17.8 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a una conductividad de 300 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, *L. eriocarinalis* y *S. purpurea* tuvieron una ACO<sub>2</sub> mucho menor (4.3 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y 3.1 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, respectivamente) bajo los mismos valores de conductividad estomática, el análisis estadístico indicó diferencias significativas  $F_{(2,102)} = 18.719$ ;  $p = 0.0001$  (Fig. 13). Asimismo, las regresiones indicaron una relación fuerte entre la ACO<sub>2</sub> y la conductividad estomática de cada una de las especies de estudio, *I. wolcottiana* con un coeficiente de determinación de  $r^2 = 0.948$  ( $F = 341$ ;  $p = 0.0001$ ), *L. eriocarinalis* con una  $r^2 = 0.963$  ( $F = 416$ ;  $p = 0.0001$ ) y *S. purpurea* con una  $r^2 = 0.963$  ( $F = 351$ ;  $p = 0.0001$ ).

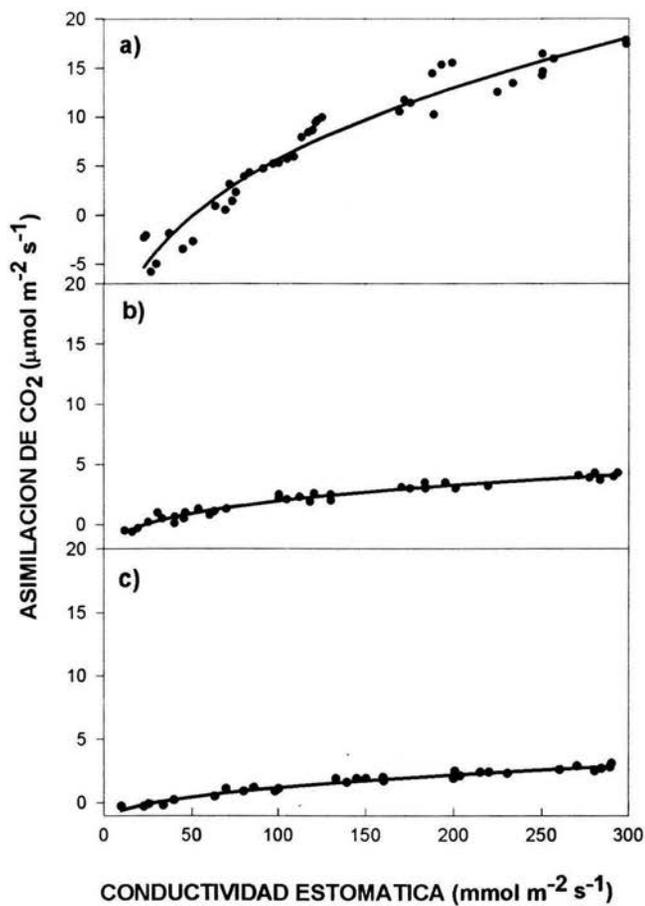


Figura 13. Relación entre la asimilación de CO<sub>2</sub> y la conductividad estomática de *I. wolcottiana* (a), *L. eriocarinalis* (b) y *S. purpurea* (c) obtenidas en el laboratorio bajo condiciones constantes de radiación (500 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) y una variación de la temperatura de 15 a 40 °C. ( $y = a + b x^c$ )

### 7.4.3.2 Asimilación de CO<sub>2</sub> estimada en el campo

La asimilación de CO<sub>2</sub> estimada en el campo indicó variación entre especies ( $F_{(2,484)} = 254.6$ ;  $p = 0.0001$ ), entre sitios ( $F_{(3,483)} = 6.76$ ;  $p = 0.001$ ) y entre épocas ( $F_{(1,487)} = 306.694$ ;  $p = 0.0001$ ). Los valores promedio y las diferencias significativas se señalan en la Tabla 4.

El comportamiento de las tres especies en **septiembre**, en la selva fue semejante, iniciaron con valores bajos a las 9 hl, continuado con un **incremento** gradual hacia las 13 hl, donde se registraron los valores máximos de ACO<sub>2</sub> (entre 11 y 16  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) prosiguieron con un descenso hacia las 17 hl. En el claro se tuvo un comportamiento diferente entre especies; *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* iniciaron con valores medios de ACO<sub>2</sub>, seguido por un incremento hacia las 11 hl donde alcanzaron sus valores máximos (24.2 y 18.1  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente) continuaron con un descenso paulatino hacia el final del día, siendo la primera la que tuvo los valores **más altos** en el sitio, mientras que *S. purpurea* presentó su máximo a las 9 hl (8.6  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) seguido por un descenso. En el llano se obtuvo un comportamiento parecido entre las especies, presentaron poca variación durante el transcurso del día, *I. wolcottiana* y *S. purpurea* mostraron sus valores más altos a las 13 hl (12 y 7.1  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), *L. eriocarinalis* presentó sus valores máximos al inicio del día (11.8  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). En el pastizal, *I. wolcottiana* presentó la mayor asimilación de CO<sub>2</sub>, iniciando el día (9 hl) con valores máximos (20.2  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) seguida de una disminución gradual durante el transcurso del día, *L. eriocarinalis* mantuvo poca variación durante el transcurso del día, teniendo sus máximos entre las 11 y 13 hl (10  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y *S. purpurea* mostró los valores menores del sitio, con su máximo al inicio del día (9.2  $\mu\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) para disminuir hacia el medio día y **aumentar** un hacia el final del mismo (Fig. 14).

En octubre obtuvimos valores menores de  $\text{ACO}_2$  respecto a septiembre, en la selva *L. eriocarinalis* presentó poca variación durante el transcurso del día, con un máximo hacia las 11 hl ( $3.2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). En el claro obtuvimos un comportamiento diferente entre especies, las tres especies iniciaron con valores medios, continuaron con un ascenso, *L. eriocarinalis* presentó su valor máximo a las 13 hl ( $5.5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); *I. wolcottiana* y *S. purpurea* tuvieron sus máximos hacia las 11 hl ( $4.9$  y  $3.5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente). En el llano encontramos un comportamiento parecido entre especies, *I. wolcottiana* y *S. purpurea* iniciaron con valores medios y alcanzaron sus valores máximos a las 11:00 hl ( $4.6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y  $5.5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente), continuaron con una disminución paulatina durante el avance del día, *L. eriocarinalis* exhibió su valor máximo al inicio del día ( $6.3 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), seguida de un descenso gradual hacia el final del mismo. En el pastizal las especies tuvieron un comportamiento parecido y poca variación de valores, las cuales alcanzaron sus valores máximos al principio del día (9 y 11 hl), siguieron con una disminución paulatina durante el transcurso del mismo, *I. wolcottiana* y *S. purpurea* mostraron sus máximos valores a las 9 hl del día ( $4.6$  y  $4.7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente) presentaron valores menores a *L. eriocarinalis*, y muy similares entre ellas durante el transcurso del día; *L. eriocarinalis* tuvo su valor máximo hacia las 11 hl ( $6.2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) (Fig. 15). En octubre existió poca variación de las especies en cada sitio, así como entre los sitios (Tabla 4).

Tabla 4. Valores promedio ( $\pm$  ES) de la Asimilación de  $\text{CO}_2$  de (Iw) *I. wolcottiana*, (Le) *L. eriocarinalis* y (Sp) *S. purpurea* en los diferentes sitios de trabajo, selva (S), claro (C), llano (LL) y pastizal (P) en septiembre y octubre. Las letras mayúsculas indican diferencias en la respuesta de las especies por sitio y las letras minúsculas las diferencias de la especie entre sitios.

(\* ) no se tuvieron datos por falta de hojas en la especie correspondiente.

Época	Especie Sitio	Asimilación de $\text{CO}_2 \pm$ ES ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )			
		S	C	LL	P
Septiembre	Iw	A a 11.13 $\pm$ 2.1	A b 15 $\pm$ 1.3	A ca 9.35 $\pm$ 1	A db 14.89 $\pm$ 1.6
	Le	BA a 12.79 $\pm$ 1.2	B ba 11.26 $\pm$ 1.1	BA c 8.84 $\pm$ 0.9	B dbc 9.6 $\pm$ 1.3
	Sp	CA a 8.72 $\pm$ 0.9	C b 5.87 $\pm$ 0.5	C cb 5.03 $\pm$ 0.6	C db 6.78 $\pm$ 0.8
Octubre	Iw	*	A a 3.48 $\pm$ 0.4	A a 3.19 $\pm$ 0.5	A a 3.65 $\pm$ 0.4
	Le	a 2.73 $\pm$ 0.2	BA b 4.09 $\pm$ 0.7	A cb 3.88 $\pm$ 0.6	BA dbc 4.46 $\pm$ 0.6
	Sp	*	C a 2.26 $\pm$ 0.2	A b 3.91 $\pm$ 0.6	CA cb 3.39 $\pm$ 0.5

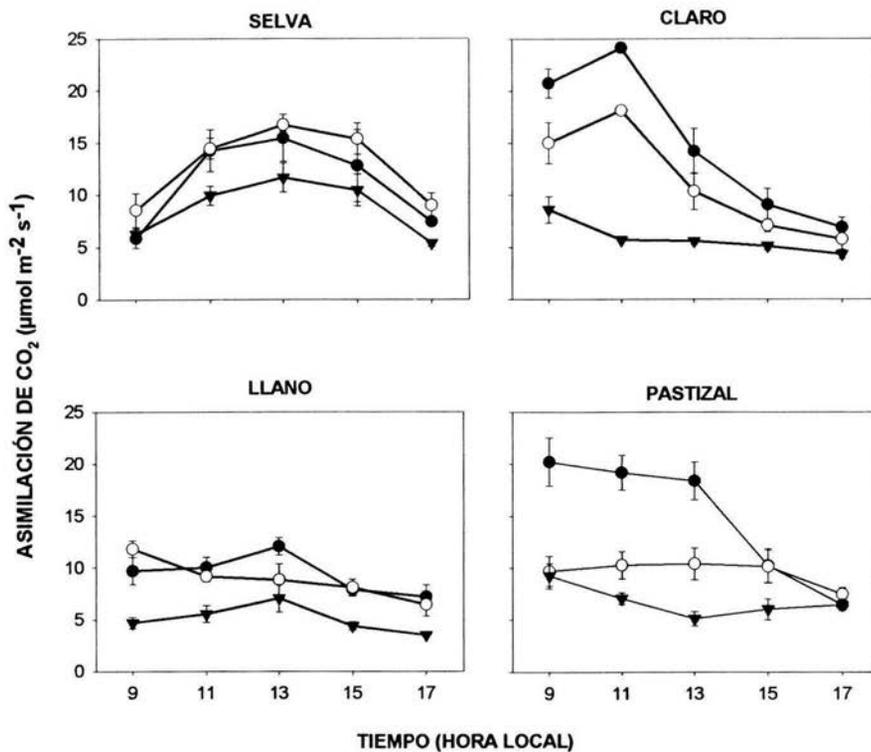


Figura. 14. Asimilación de CO<sub>2</sub> estimada de *L. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpúrea* (▼), en los diferentes sitios de estudio, selva, claro, llano y pastizal en septiembre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

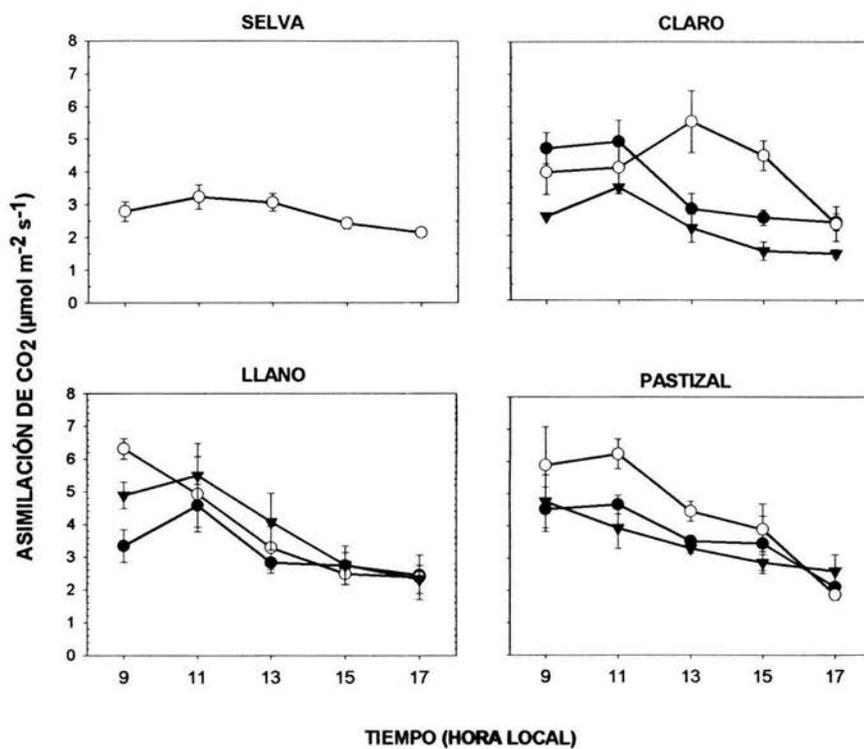


Figura. 15. Asimilación de CO<sub>2</sub> estimada de *L. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpúrea* (▼), en los diferentes sitios de estudio selva, claro, llano y pastizal en octubre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

### 7.4.3.3 Eficiencia fotosintética

La eficiencia fotosintética se obtuvo por medio de la relación entre la asimilación de  $\text{CO}_2$  de campo y los valores de radiación fotosintéticamente activa de campo obtenidos con el porómetro; las curvas calculadas para cada especie tuvieron los siguientes coeficientes de regresión: *Ipomoea wolcottiana* =  $r^2$  de 0.936 ( $F = 573$ ;  $p = 0.0001$ ), *L. eriocarinalis* =  $r^2$  de 0.899 ( $F = 486$ ;  $p = 0.0001$ ) y *S. purpurea* =  $r^2$  de 0.898 ( $F = 314$ ;  $p = 0.0001$ ), teniendo variación entre las especies, *I. wolcottiana* presentó la mayor capacidad fotosintética con una máxima  $\text{ACO}_2$  de  $17.0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , seguida muy por abajo por *L. eriocarinalis* con  $6.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y al final *S. purpurea* con  $4.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 16).

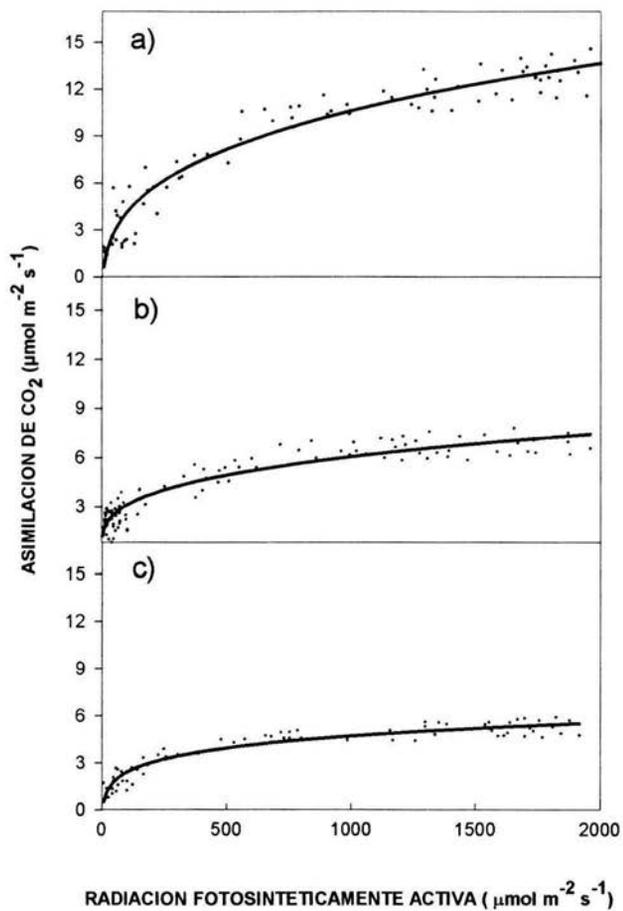


Figura 16. Curvas de asimilación de CO<sub>2</sub> en función de la radiación fotosintéticamente activa ajustadas a datos obtenidos en el campo de las especies en estudio, (a) *I. wolcottiana*, (b) *L. eriocarinalis* y (c) *S. purpurea*.  $y = a + b x^c$

#### 7.4.4 Eficiencia de uso del agua

##### 7.4.4.1 Eficiencia del uso del agua obtenida en el laboratorio

La eficiencia de uso del agua (EUA) obtenida en el laboratorio, indicó que *I. wolcottiana* es la especie que presentó la EUA mayor ( $1.174 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), con una asimilación de  $\text{CO}_2$  máxima de  $28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una transpiración de  $68 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; seguida en orden descendente por *L. eriocarinalis* con una EUA de  $0.937 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , con una asimilación de  $\text{CO}_2$  máxima de  $18 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una transpiración de  $35 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y por último *S. purpurea* con una EUA de  $0.652 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , con una asimilación de  $\text{CO}_2$  máxima de  $6.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a una transpiración de  $43.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Fig. 17). La EUA fue significativamente diferente entre especies ( $F_{(2,102)} = 5.412$ ;  $p = 0.0057$ ).

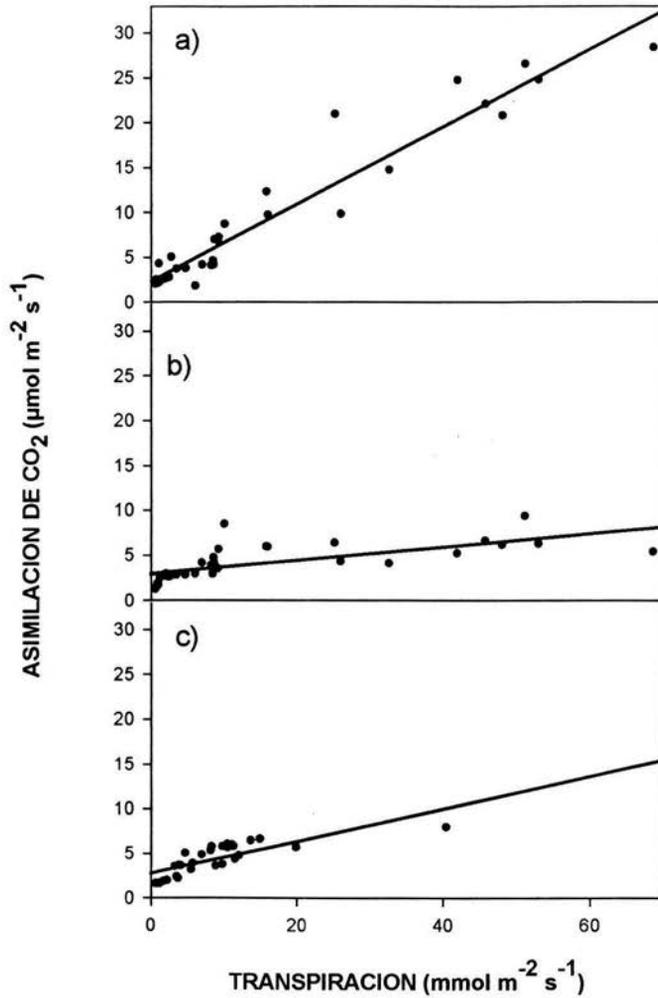


Figura 17. Eficiencia del uso del agua obtenida en el laboratorio de (a) *I. wolcottiana*, (b) *L. eriocarinalis* y (c) *S. purpurea*, bajo condiciones constantes de radiación ( $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y con variaciones de la temperatura de 15 a 40 °C.  $y = a + b x^c$

#### 7.4.4.2 Eficiencia del uso del agua estimada en el campo

La eficiencia de uso del agua estimada en el campo indicó diferencias entre las especies ( $F_{(2,484)} = 167.9$ ;  $p = 0.0001$ ), entre sitios ( $F_{(3,483)} = 4.571$ ;  $p = 0.0351$ ) y entre épocas ( $F_{(1,462)} = 14.448$ ;  $p = 0.0001$ ). Los valores promedio y las diferencias se muestran en la Tabla 5.

El comportamiento de las especies en septiembre en la selva fue parecido, iniciaron con valores máximos al principios del día, *I. wolcottiana* ( $2.6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), *L. eriocarinalis* ( $1.7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y *S. purpurea* ( $1.4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), continuaron con un descenso gradual hacia las 13 hl, por último un incremento hacia el final del día, es el sitio donde se presentaron los valores máximos de la época. En el claro iniciaron con valores máximos, *I. wolcottiana* ( $1.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), *L. eriocarinalis* ( $1.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y *S. purpurea* ( $1.1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), siguieron con un descenso gradual hacia el final del día. El comportamiento observado en el llano y el pastizal es fue parecido, mostraron valores medios al inicio del día, continuaron con una disminución hacia el medio día y un incremento máximo hacia el final del mismo (Fig. 18). Las especies tuvieron poca variación en los sitios y entre los sitios, así como los valores más bajos de EUA en los lugares de mayor perturbación (LL y P).

En octubre las especies tuvieron valores mayores de eficiencia de uso del agua, respecto a septiembre; en la selva, *L. eriocarinalis* presentó valores medios al inicio del día, para continuar con una disminución hacia el medio día y alcanzar su máximo hacia el final del mismo ( $1.9 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). En el claro se encontró un comportamiento parecido entre especies, donde las especies iniciaron con valores bajos entre las 9 y 11 hl, continuaron con un ascenso gradual hacia el final del día, donde tuvieron sus valores máximos (entre 1 y 3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), siendo *I. wolcottiana* la especie que tuvo la mayor EUA. En el llano se observó un comportamiento similar entre especies, las tres especies presentaron valores medios al inicio del día, seguido por un descenso hacia el medio día y terminaron hacia las 17 hl con sus valores máximos

(entre 1.5 y 2.5  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), *I. wolcottiana* mostró la mayor EUA del sitio. En el pastizal las especies presentaron valores bajos y parecidos durante el transcurso del medio día, los cuales aumentaron hacia el final del mismo (entre 1 y 3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), a partir de las 13 h *I. wolcottiana* mostró un fuerte incremento, siendo esta la que alcanzó los mayores valores del día; *L. eriocarinalis* y *S. purpurea* presentaron un menor incremento (Fig. 19).

Tabla 5. Valores promedio ( $\pm$  ES) de eficiencia de uso del agua de (**Iw**) *I. wolcottiana*, (**Le**) *L. eriocarinalis* y (**Sp**) *S. purpurea* en los diferentes sitios de trabajo, selva (S), claro (C), llano (LL) y pastizal (P) en septiembre y octubre. Las letras mayúsculas indican diferencias en la respuesta de las especies por sitio y las letras minúsculas las diferencias de la especie entre sitios.

(\* ) no se tuvieron datos por falta de hojas en la especie correspondiente.

Época	Especie Sitio	Eficiencia de uso del agua $\pm$ ES ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )			
		S	C	LL	P
Septiembre	Iw	A a 1.3 $\pm$ 0.2	A b 0.74 $\pm$ 0.05	A c 0.59 $\pm$ 0.05	A dc 0.6 $\pm$ 0.05
	Le	B a 0.93 $\pm$ 0.16	A b 0.68 $\pm$ 0.06	A c 0.56 $\pm$ 0.05	A dbc 0.65 $\pm$ 0.06
	Sp	CB a 0.85 $\pm$ 0.14	A ba 0.73 $\pm$ 0.05	A c 0.61 $\pm$ 0.06	A dc 0.55 $\pm$ 0.06
Octubre	Iw	*	A a 1.68 $\pm$ 0.2	A ba 1.86 $\pm$ 0.2	A ca 1.4 $\pm$ 0.1
	Le	a 1.35 $\pm$ 0.1	B b 0.75 $\pm$ 0.14	B cb 0.88 $\pm$ 0.12	B db 0.64 $\pm$ 0.08
	Sp	*	C a 1.21 $\pm$ 0.15	CB b 0.7 $\pm$ 0.1	CB db 0.72 $\pm$ 0.12

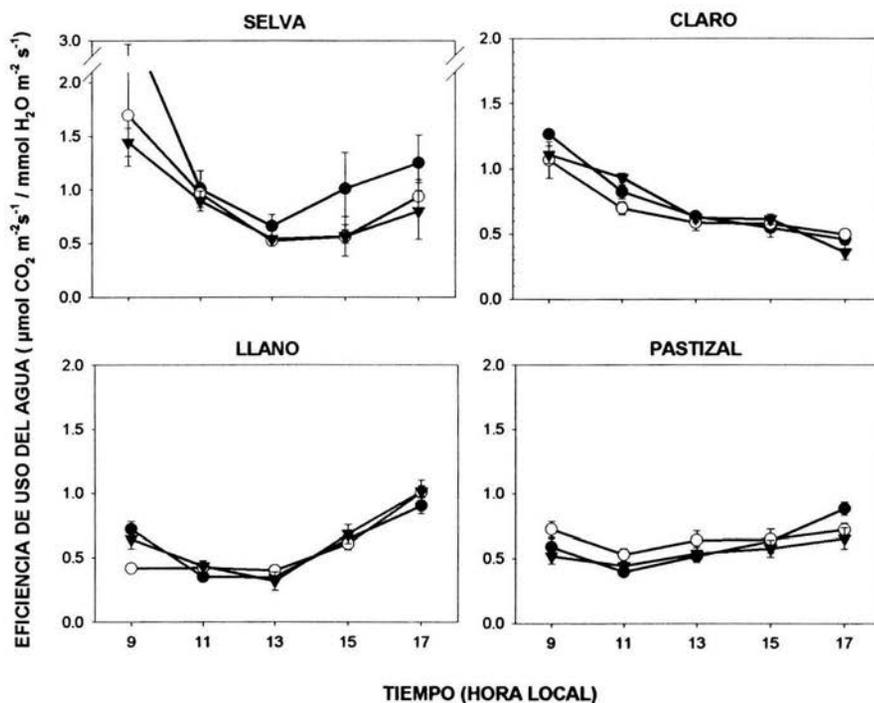


Figura 18. Eficiencia de uso del agua estimada de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpúrea* (▼), en los diferentes sitios de estudio en septiembre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

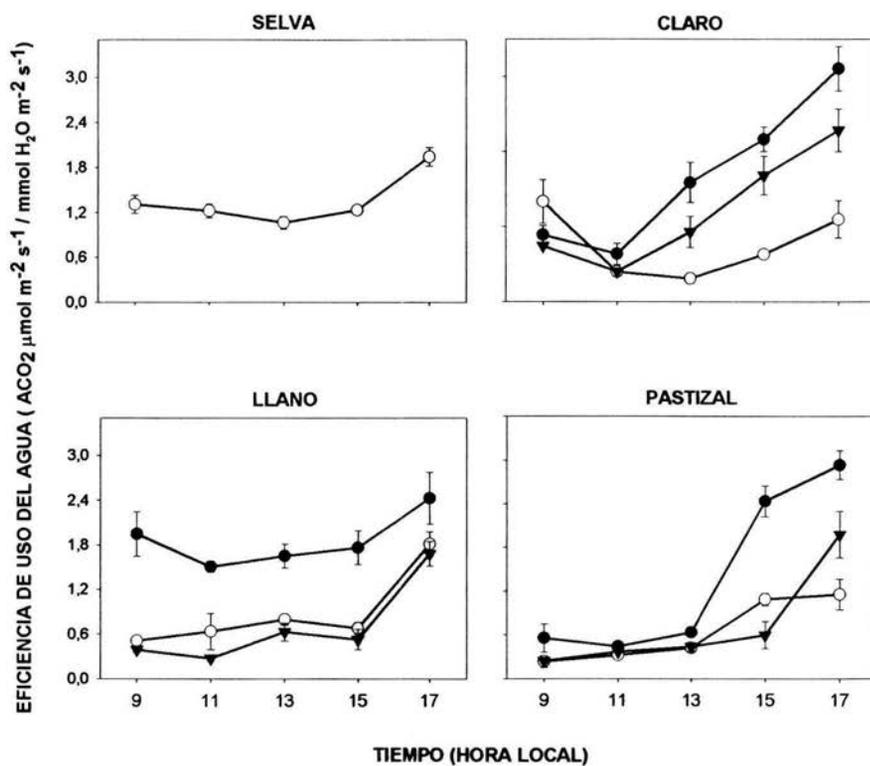


Figura 19. Eficiencia de uso del agua estimada de *I. wolcottiana* (●), *L. eriocarinalis* (○) y *S. purpurea* (▼), en los diferentes sitios de estudio en octubre del 2001 en un bosque tropical caducifolio. Los símbolos representan la media y las barras el error estándar, n = 6.

#### 7.4.4.3 Eficiencia del uso del agua de campo

La eficiencia del uso del agua (EUA) de campo se calculó a partir de la radiación fotosintéticamente activa calculada en el campo y la EUA de cada sitio, obteniendo los siguientes coeficientes de regresión para las especies, *I. wolcottiana* una  $r^2 = 0.924$  ( $F = 511$ ;  $p = 0.0001$ ), *L. eriocarinalis* una  $r^2 = 0.883$  ( $F = 332$ ;  $p = 0.0000$ ) y *S. purpurea* una  $r^2 = 0.872$  ( $F = 231$ ;  $p = 0.0001$ ). Siendo *I. wolcottiana* la especie que presentó la mayor EUA ( $3.368 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), seguida por *L. eriocarinalis* ( $0.63 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y por último *S. purpurea* ( $0.412 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Fig. 20).

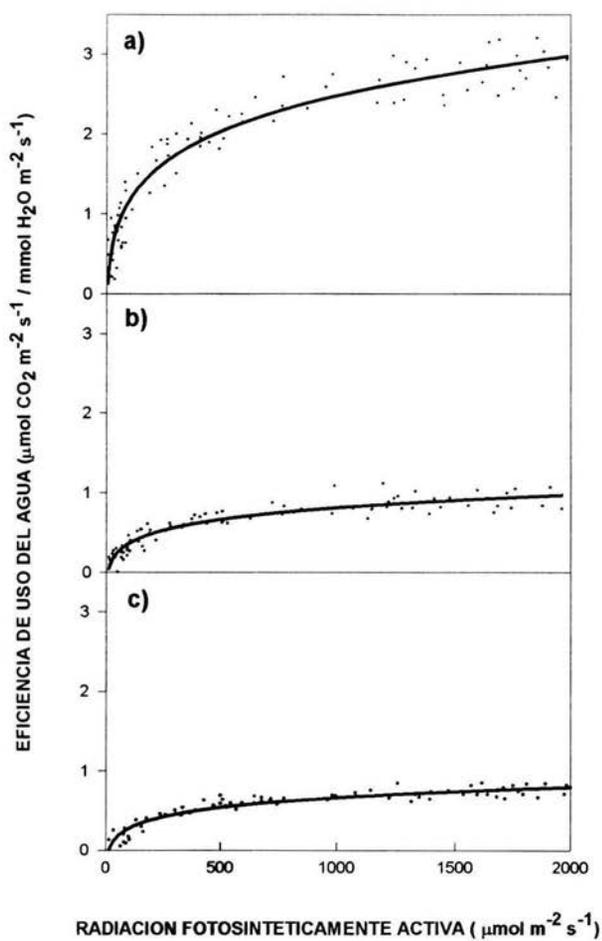


Figura 20. Comportamiento de la eficiencia del uso del agua en función de la radiación fotosintéticamente activa en el campo de *I. wolcottiana* (a), *L. eriocarinalis* (b) y *S. purpurea* (c). y  $= a + b x^c$

## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 MICROCLIMA

En la selva la cantidad de radiación recibida al nivel de piso fue menor, seguida en orden ascendente por el claro, mientras que en el llano y el pastizal son los que presentaron la mayor radiación, a pesar de que estos dos últimos sitios se vieron afectados por el incremento de nubosidad durante los días de medición. La variación en la cantidad de radiación en cada uno de los sitios se debe a la vegetación presente, la vegetación capta la mayor proporción de radiación evitando el paso a estratos inferiores, como indican Moreno (1988) y Barradas (1991), los estratos bajos del bosque tropical caducifolio presentan la menor radiación. De esta forma, la cantidad de radiación recibida por las plantas que se encuentran a nivel del piso aumentó en función directa al grado de perturbación del sitio (Vázquez-Yanes *et al.*, 1990), dado que en la selva y el claro presentaba una cubierta vegetal arbórea dominante, mientras que, en el llano y pastizal la vegetación estaba dominada por pastos. Por otro lado, la diferencia de radiación entre las dos épocas (menor radiación en septiembre que en octubre) pudo deberse principalmente a la mayor nubosidad (Jones 1992) que hay en septiembre, más que a cambios en la cubierta vegetal (Barradas 1991).

Al igual que en el caso de la radiación, la temperatura del aire ( $T_a$ ) y la temperatura del suelo ( $T_s$ ) de la selva mantuvo los valores más bajos, seguidos ascendentemente por los del claro y el pastizal, por último el llano presentó los valores más elevados, esta variación entre sitios se debió en parte a la presencia de la cobertura vegetal, la cual mantiene y modifica el ambiente, evitando el paso directo de la radiación a niveles bajos del ambiente, por lo que disminuyó la temperatura del aire y de la superficie del suelo en los sitios que tienen vegetación arbórea, mientras que los sitios más perturbados se encontraron mucho más expuestos a la radiación durante el día y con ello a un mayor calentamiento del aire y del suelo (Forseth y Rosa, 1999). Además, se observó una clara diferencia de  $T_a$  y  $T_s$  entre las dos épocas, debido posiblemente a la disminución de la nubosidad y por lo tanto de la precipitación (Jones, 1992) en octubre, presentando los valores más bajos en septiembre.

Al igual que las otras variables microclimáticas, el DPV en cada uno de los sitios de estudio se vio afectado por la presencia de la cubierta vegetal, en donde las plantas permiten mantener ciertas condiciones climáticas en algunos casos favorables y otros desfavorables para el establecimiento y desarrollo de las plantas (Turner *et al.*, 1984); el DPV se modifica porque la cobertura vegetal permite un aumento de humedad en el ambiente, por otra parte, la transpiración hace que se humedezca el ambiente; de esta forma se observó que en el sitio de selva existe una mayor humedad en el ambiente y por lo tanto un menor DPV, mientras que el sitio con mayor DPV fue el llano, donde no existe un dosel arbóreo y la radiación alcanza los niveles inferiores, produciendo una mayor y más rápida evaporación del agua del suelo. En el pastizal se esperaba un DPV alto, el cual se modificó por las condiciones climáticas durante el día de mediciones. Además se observó una variación entre épocas, en septiembre encontramos una mayor humedad (menor DPV), debido a que se encuentra establecida la época de lluvias.

De esta forma, se tuvo que la interacción de los distintos factores bióticos y abióticos modificaron las condiciones climáticas de cada uno de los sitios (ambiente-sitio) y mostraron un conjunto de condiciones ambientales distintas en cada uno de ellos; definidos por la presencia de la vegetación, época de lluvias (disponibilidad de agua), radiación, temperatura del aire y suelo. Estas condiciones difieren en magnitud y variación, por lo que afectaron la respuesta morfológica y fisiológica de las especies de estudio, como indican los estudios realizados por Williams y colaboradores (1996), debido a que las variaciones ambientales pueden alterar el crecimiento y el establecimiento de las plantas a través de su influencia en la tasa y balance de procesos fisiológicos, tales como la fotosíntesis, respiración, absorción de agua, minerales y la translocación de sustancias necesarias para el crecimiento (Huante, 1992); teniendo así que el llano y el pastizal, son los ambientes que presentaron condiciones más extremas para el establecimiento y desarrollo de plantas que se desarrollan en hábitats estables y productivos, con poco estrés y poca perturbación; sin embargo, son sitios donde las plantas pioneras, como *I. wolcottiana*, se establecen y desarrollan más adecuadamente (Grime, 1979).

## 8.2 SOBREVIVENCIA

En general se obtuvieron porcentajes de sobrevivencia por arriba del 50 % para las tres especies, encontrando que *I. wolcottiana* y *L. eriocarinalis* tuvieron los mayores porcentajes de sobrevivencia, y *S. purpurea* siempre se encontró por debajo de estas dos, excepto en el llano. Estos porcentajes de sobrevivencia pudieron deberse a las características propias de cada una de las especies, ya que las especies de crecimiento rápido y crecimiento medio pueden establecerse en sitios abiertos o perturbados debido a la alta plasticidad que presentan (Huante y Rincón, 1998), *L. eriocarinalis* es de crecimiento medio y capaz de colonizar ambientes degradados, *I. wolcottiana* y *S. purpurea* son especies de crecimiento rápido y colonizadoras de ambientes perturbados. Por lo que se encontró alta sobrevivencia en la mayoría de los sitios, excepto en el claro.

Es importante señalar que en la selva y el claro, que son los sitios que se encontraban dentro de la reserva, se incrementó la mortalidad debido a la presencia de fauna local, siendo éste un factor que ocasionalmente afecta fuertemente la sobrevivencia de las especies (Augspurgers, 1984), en el claro, aparecieron desenterrados indistintamente individuos de las tres especies, mientras que en la selva parece ser que hubo una preferencia por *S. purpurea*. Aunque éste es un proceso natural al que se encuentran expuestas todas las plantas, es importante señalarlo, para ser tomado en cuenta en posteriores trabajos de restauración. Considerando la magnitud de la depredación podemos descartar que la radiación tuvo una influencia directa en la mortalidad.

Dado que las primeras etapas del desarrollo son con frecuencia afectadas por diferentes factores abióticos y bióticos, que representan un filtro poblacional (Harper, 1977), podemos decir que estas especies presentan una sobrevivencia adecuada en diferentes condiciones ambientales; tanto en condiciones extremas, como en condiciones más favorables.

### 8.3 CRECIMIENTO

*Ipomoea wolcottiana* presentó el mayor **IA** y **DBT** en todos los sitios (con excepción del llano, donde *S. purpurea* tuvo mayor **DBT**), particularmente en el claro, donde presentó un incremento muy alto, probablemente debido a las condiciones de suficiente radiación y una buena disponibilidad de agua, sin dejar de mencionar que también exhibió un buen desarrollo en altura y diámetro en la base del tallo en los sitios con alto grado de perturbación (LL y P). Otra especie que también tuvo un incremento importante en **IA** y **DBT**, pero menor que la especie anterior fue *S. purpurea*, la cual tuvo su mayor desarrollo de **IA** y **DBT** en los sitios con mayor grado de perturbación (LL y P). (Fig. 5), dado por que ambas especies son de crecimiento rápido y colonizadoras de ambientes perturbados (Huante, 1992; Lott, 1993). Por último *L. eriocarinalis* fue la especie que presentó el menor **IA** en todos los sitios, presentando su mayor incremento en el sitio de menor perturbación (C).

Con base en el desarrollo de **IA** y **DBT** observamos que *I. wolcottiana* y *S. purpurea* se desarrollaron muy bien en sitios muy perturbados (LL y P), como se ha propuesto para especies con tasas de crecimiento rápido (Huante, 1992); mientras que *L. eriocarinalis* presentó un desarrollo menor y mantuvo un bajo promedio de crecimiento en los cuatro sitios, como se esperaría para especies con tasa de crecimiento medio (Bazzas y Pickett, 1980). En promedio, obtuvimos un mayor incremento de **IA** y **DBT** en el pastizal, seguido por el claro y el llano, por último la selva, debido a que las especies asociadas a sitios con disturbio presentan una gran dependencia a la luz y un rápido crecimiento bajo condiciones de alta luminosidad (Rincón y Huante, 1993).

El incremento en cobertura exhibió un comportamiento distinto a las otras variables de crecimiento, este difiere notablemente entre especies y sitios, en la selva se observó el menor incremento en cobertura, donde la cantidad de radiación fue menor, este tipo de desarrollo puede estar relacionado con mecanismos de evasión de la sombra (Turner y Kramer, 1981), mientras que, el claro tuvo el mayor desarrollo de cobertura, debido a la mayor cantidad de radiación y la disponibilidad de agua que reciben las plantas. El comportamiento del incremento en cobertura de las especies varió en todos sitios, donde *I.*

*wolcottiana* tuvo el mayor incremento de cobertura en el claro, además de ser el máximo de todos los sitios, dado principalmente por la plasticidad de la especie y la mejor disponibilidad de los recursos (agua y radiación), *L. eriocarinalis* exhibió mayor cobertura en la selva y *S. purpurea* tuvo el mayor incremento en cobertura en el pastizal; En el llano las tres especies mostraron similares incrementos de cobertura (Fig. 7).

La forma en la cual crecen las plantas bajo sitios con distintos grados de estrés ambiental puede dar una idea de la plasticidad con que cuenta cada especie para sobrevivir y desarrollarse en estos ambientes (Del Amo y Gómez-Pompa, 1985; Bassow *et al.*, 1994). De esta forma, tenemos que *I. wolcottiana* y *S. purpurea* presentaron un mejor desarrollo (incremento en altura, en cobertura y en DBT) en el sitio de menor perturbación (C), sin dejar de ser significativo su desarrollo en los sitios muy perturbados (LL y P), bajo condiciones climáticas extremas; mientras que, *L. eriocarinalis* mostró su mejor desarrollo en la selva, donde las condiciones ambientales son menos estresantes, pero la disponibilidad de luz es menor. La variación en el desarrollo de las especies se dio principalmente por los diferentes mecanismos de crecimiento de las especies y la variación en las condiciones climáticas de los sitios. Ya que, aquellas especies que tienen tasas altas de crecimiento, presentan mayor plasticidad y se asocian a sitios perturbados, exhibieron una respuesta favorable en términos de crecimiento, a cambios contrastantes en la disponibilidad de luz, beneficiándose más por un incremento de luz, que por un descenso en la misma (Huante y Rincón, 1998; Iriarte, 1987; Steven, 1991). Es importante señalar que *S. purpurea* (especie con una tasa de crecimiento rápida, asociada a sitios perturbados) tuvo un promedio de crecimiento menor, respecto a *I. wolcottiana*, aunque encontró su mejor desarrollo en el pastizal. Dado los resultados de crecimiento obtenidos, donde *I. wolcottiana* se desarrolló muy bien en sitios con diferente grado de perturbación, se sugiere que puede ser utilizada para restaurar sitios con alto grado de perturbación; mientras que *S. purpurea* es capaz de desarrollarse sólo en sitios perturbados y ha sido utilizada en trabajos de investigación sobre restauración en Costa Rica (Leopold *et al.*, 2001), sin embargo presentó menor crecimiento.

## 8.4 FISILOGIA

### 8.4.1 Conductividad estomática y transpiración

Se tuvieron valores mayores de conductividad estomática ( $g_s$ ) y transpiración en septiembre, respecto a octubre, debido a la diferencia climática entre las dos épocas, incrementando fuertemente la radiación y disminuyendo la disponibilidad de agua durante octubre; así la conductividad estomática y la transpiración se reducen evitando la pérdida de agua (Cowan, 1977), indicando su dependencia a las condiciones atmosféricas (Maier-Maercker, 1998). En septiembre los valores de  $g_s$  y TPR mayores se observaron en el claro, por la combinación de suficiente humedad (tanto del aire como del suelo) y una buena cantidad de radiación; mientras que, en el llano donde las condiciones climáticas fueron más desfavorables se encontraron los valores menores, estos resultados se esperaban y van de acuerdo a la relación fuerte entre el cierre de estomas y las condiciones de alta demanda evaporativa (Maier-Maercker, 1998), aunque se esperaba que fueran menores los valores de conductividad en el pastizal, pero recordemos que hubo una fuerte disminución en las variables climáticas (RN, DPV,  $T_a$  y  $T_s$ ) durante el día de mediciones en este sitio. En octubre los valores de  $g_s$  y TPR fueron parecidos en los sitios perturbados (C, LL y P) y menores en la selva, ésta poca variación durante octubre esta asociada a la sensibilidad estomática, la cual muestran una menor sensibilidad a las variables ambientales de radiación, temperatura y DPV durante la estación seca (Ramos-Vázquez y Barradas, 1998).

En septiembre, *I. wolcottiana* tuvo los valores más altos de conductividad estomática y transpiración, este comportamiento se vio reflejado en el crecimiento, ésta especie presentó un mayor desarrollo de altura y DBT, como muestran especies con rangos de crecimiento rápido, mayor plasticidad, una capacidad fotosintética alta y una mayor conductividad estomática, durante la época en que las condiciones ambientales son más favorables (Huante y Rincón, 1998), sin embargo, *S. purpurea* tuvo valores bajos de conductividad estomática y un incremento medio de desarrollo, lo cual puede ser debido a una menor plasticidad de la misma; para la transpiración el comportamiento de las especies en los sitios no varió mucho (Tabla 3). En octubre la conductividad estomática y la

transpiración de las especies es mayor en los sitios con cierto grado de perturbación (S, C y LL) en estos sitios *I. wolcottiana* y *S. purpurea* exhibieron una fuerte disminución de  $g_s$  como mecanismo para reducir la transpiración y por lo tanto para evitar la pérdida de agua, a costa de una disminución en la productividad (Asimilación de  $CO_2$ ), como muestran estudios realizados por Santos y Ochoa (1990), los valores de estas dos especies en fueron menores que en *L. eriocarinalis*, lo cual les permitió sobrellevar más adecuadamente las condiciones de la época seca, evitaron la pérdida de agua cuando se incrementa el déficit de presión de vapor (época seca), así la conductividad estomática esta jugando un papel muy importante en la economía del agua en las plantas (Cowan, 1977; Grantz, 1990). De esta forma la conductividad estomática y la transpiración está reflejando el comportamiento de las variables de crecimiento y la plasticidad de las especies estudiadas.

#### 8.4.2 Asimilación de $CO_2$

La asimilación de  $CO_2$  obtenida en el laboratorio fue mayor en *I. wolcottiana*, mientras que, *L. eriocarinalis* y *S. purpurea* presentaron valores mucho menores bajo las mismas condiciones y al mismo rango de conductividad estomática, esto coincide con el comportamiento de las mismas en el campo, en donde *I. wolcottiana* tuvo mayor crecimiento, mayores valores de conductividad estomática y de transpiración, el comportamiento descrito también es corroborado por la asimilación de  $CO_2$  obtenida en el campo (Fig. 16). Al igual que en el laboratorio, en el campo *I. wolcottiana* mostró la mayor asimilación de  $CO_2$  en relación con la radiación fotosintéticamente activa, mientras que *L. eriocarinalis* y *S. purpurea* tuvieron una  $ACO_2$  muy por debajo de *I. wolcottiana*.

El comportamiento de la asimilación de  $CO_2$  de las especies varió en los sitios de estudio, se observó que en septiembre existió una  $ACO_2$  mucho mayor respecto a octubre; siendo usual que el estrés hídrico durante la temporada de sequía reduzca la capacidad fotosintética (Mendoza, 2002; Jones *et al.*, 1997), así como los estudios en laboratorio bajo estrés hídrico (Maier-Maercker, 2002). Mientras que, septiembre, periodo en el cual el agua no es un factor importante de estrés y las plantas pudieron mantener los poros estomáticos abiertos para poder asimilar la mayor cantidad de  $CO_2$  posible, sin importar la pérdida de

agua por transpiración (Morison, 1985), además es la época en que presentan los valores más altos de transpiración, esto ya que la fotosíntesis y la transpiración son dependientes del clima local y a su vez están regulados por la conductividad estomática (Williams *et al.*, 1998).

En septiembre, *I. wolcottiana* tuvo valores mayores de  $ACO_2$  en los tres sitios con cierto grado de perturbación, con los máximos en el claro y el pastizal respectivamente; solamente es superada en la selva, donde *L. eriocarinalis* presentó los valores mayores, aunque estos no fueron muy elevados con respecto a las otras especies, mientras que, *S. purpurea* siempre mantuvo los valores menores de  $ACO_2$  en todos los sitios. Para octubre, no se encontró variación, las tres especies mostraron valores parecidos en cada uno de los sitios; los resultados obtenidos muestran la habilidad de respuesta de las especies en ambientes con distinto grado de perturbación, además de los recursos limitantes para cada especie en estos hábitats (Peracy *et al.*, 1987).

Los resultados sobre la  $ACO_2$  son reflejo del comportamiento fisiológico de las especies, *I. wolcottiana* presentó la mayor transpiración en condiciones de mayor presencia de agua y por lo tanto, tuvo una mayor asimilación de  $CO_2$  y a su vez un mayor crecimiento, *S. purpurea* y *L. eriocarinalis* tuvieron valores bajos de  $ACO_2$ , dado que tanto en condiciones favorables, como desfavorables mostraron baja transpiración y baja conductividad estomática, por lo que se vio disminuida su capacidad de asimilación de  $CO_2$  y su desarrollo, sin embargo la primera presentó mayor tasa de crecimiento, debido a su característica de especie colonizadora de ambientes perturbados.

### 8.4.3 Eficiencia de uso del agua (EUA)

Con relación a la eficiencia de uso del agua obtenida en el laboratorio, *I. wolcottiana* es la especie con mayor asimilación de CO<sub>2</sub> versus pérdida de agua (transpiración), lo cual indica que esta especie presentó la mayor EUA, mientras la ACO<sub>2</sub> de las otras dos especies fue menor, bajo las mismas condiciones de laboratorio y con la misma transpiración (Fig. 17), como se vio reflejado en la EUA observada en el campo, donde *I. wolcottiana* tuvo la mayor eficiencia de uso del agua, mientras que los valores de EUA exhibidos por *L. eriocarinalis* y *S. purpurea* estuvieron muy por debajo de los de *I. wolcottiana* (Fig. 20). Lo anterior indicó, *I. wolcottiana* tuvo una mejor adaptación a ambientes con estrés hídrico (Martin y Thorstenson, 1988), además se observó la misma relación con el crecimiento de las especies, dado que la EUA depende directamente de la ACO<sub>2</sub> y de la TPR.

El comportamiento de la EUA en el campo, en octubre se encontró valores mayores de EUA, dado por la menor disponibilidad de agua, por lo que las especies evitan la pérdida de la misma (Baldocchi *et al.*, 1985), *I. wolcottiana* mostró los valores mayores de EUA en los sitios con perturbación (C, LL y P), también, las otras especies presentaron valores mayores en los sitios perturbados, pero valores más bajos que *I. wolcottiana*, lo cual indicó una mayor plasticidad de *I. wolcottiana* para poder regular la pérdida de agua bajo condiciones climáticas más extremas, cuando aun presenta hojas. En septiembre los valores de EUA fueron menores y el comportamiento fue muy parecido entre las especies en los diferentes sitios, debido a la mayor disponibilidad de agua.

## 9. CONCLUSIONES

### *\*Ipomoea wolcottiana :*

-Tuvo la mayor asimilación de CO<sub>2</sub>, así como la mejor eficiencia de uso del agua y valores elevados de conductividad estomática y transpiración.

-Presentó un porcentaje de sobrevivencia alto y el mayor crecimiento en todos los sitios de trabajo.

-Es la especie que tiene las mejores características para ser utilizada con éxito en campañas de restauración, a esto se suma a otras características de la especie, como alto porcentaje de germinación y utilización antrópica.

### *\*Spondias purpurea :*

-Tuvo valores bajos de asimilación de CO<sub>2</sub> y de EUA, asociados a la baja conductividad estomática y transpiración.

-Presentó una alta sobrevivencia y un desarrollo medio en todos los sitios.

-Esta especie tiene algunas características adecuadas para poder ser utilizada en campañas de restauración, asociado a altas tasa de germinación y utilización por el hombre. Sin embargo, es necesario mayor conocimiento sobre su desarrollo a largo plazo en condiciones de perturbación.

### *\*Lonchocarpus eriocarinalis :*

-Tuvo valores bajos de ACO<sub>2</sub> y de EUA, a su vez valores pequeños de conductividad estomática y de transpiración.

-Presentó una alta sobrevivencia y un desarrollo bajo de sus variables de crecimiento

-Esta especie no se recomienda para lograr buenos resultados en una campaña de restauración.

## 10. REFERENCIAS

- Anónimo. 1991. "Informe de Avances del Programa de Reforestación, Región Montaña. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos". Distrito de Desarrollo 05 y Organización de las Naciones Unidas. México.
- Arriaga, V., V. Cervantes y A. Vargas-Mena. 1994. "Manual de reforestación con especies nativas". INE, SEDESOL, UNAM. México.
- Augspurger, K. C. 1984. "Seedling survival of tropical tree species: interacciones of dispersal distance, light-gap and pathogens". *Ecology* 65: 1705-1712.
- Azocar, A., F. Rada y C. García-Núñez. 2000. "Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes". *Bol. Soc. Bot. México* 65: 89-94.
- Baldocchi, D., S. Verman, N. Rosenberg. 1985. "Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress". *Agric. For Meteorol* 34: 53-65.
- Barradas, V. L. 1991. "Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western Mexico". *Theoretical and Applied Climatology* 44: 57-64.
- Barradas, V. L. 1994. "Instrumentación Biometeorológica". Fondo de Cultura Económica. México. 823 pp.
- Barradas, V. L. 2000. "Modificación del microclima con énfasis en la conservación y la restauración ecológica". *Bol. Soc. Bot. México* 65: 83-88.
- Bassow, S. L., K. D. M. McConnaughay y F.A. Bazzaz. 1994. "The response of temperate tree seedling grown in elevated CO<sub>2</sub> to extreme temperature events". *Ecological Applications* 4: 593-603.
- Bazzaz, F. A. y S. T. A. Ticket. 1980. "Physiological ecology of tropical succession: a comparative review". *Annual Review of Ecology and Systematics*, II: 287-310.
- Bidwell, R. G. 1993. "Fisiología Vegetal". AGT editor, S.A. México. 784 pp.
- Boyer, J. S. 1989. "Water potential and plant metabolism": comments on Dr. P. J. Kramer's article. Changing concepts regarding plant water relations. Vol. 11, N. 7 pp. 568-568, and Dr. J. B. Passioura's response, pp. 569-571. *Plant, Cell and Environment* 12: 213-216.

- Bullock, S. H. 1986. "Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of México". *Arch. Met. Geoph. Biol.* B36: 279-316.
- Butterfield, R. y R. Fisher. 1994. "Untapped potential: native species for reforestation". *J. Forest* 92A: 37-40.
- Bye, R. 1993. "The role of humans in the Diversification of Plants in México". En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Biological diversity of México: Origins and Distribution*. Oxford University Press, Nueva York, 707-731 pp.
- Carabias, J y L. Arizpe. 1993. "El deterioro ambiental: Cambios nacionales, cambios globales". En: Azuela A., Carabias J. y Provencio, E. Eds. *Desarrollo Sustentable hacia una política ambiental*. UNAM. México.
- Cervantes, M. 1996. "La Reforestación en la Montaña de Guerrero: Una estrategia alternativa con Leguminosas nativas". Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F.
- Challenger, A. 1998. "Utilización y Conservación de los Ecosistemas terrestres de México". CONABIO. INST. BIOLOGÍA, UNAM y AGRUP. SIERRA MADRE; México. 847pp.
- Cowan, I. R. 1977. "Stomatal behavior and the environment". *Advances in Botanical Research* 4: 117-218.
- De Ita-Martínez C., y V. L. Barradas. 1986. "El clima y los patrones de producción agrícola en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México". *Biotica* 11: 237-245.
- Del Amo, S. y A. Gómez-Pompa. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias". En Gómez-Pompa y Del Amo, S. [eds.], *Investigación sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. INEREB, México.
- Devlin, R. M. 1982. "*Fisiología Vegetal*". Ed. Pueblo y Educación, Barcelona. 468 pp.
- Ehleringer, J. R. Y T. E. Cerling, 1995. "Atmospheric CO<sub>2</sub> and the ration of intercellular to ambient CO<sub>2</sub> concentration in plants". *Tree physiol* 15: 105-111.
- Fanjul, L. y V. L. Barradas. 1985. "Stomatal behaviour of two heliophile understorey species of tropical deciduous forest in México". *Journal of Applied Ecology* 22: 943-954.

- Forseth, I. N. y L. M. Rosa. 1999. "El efecto de la estructura del dosel vegetal y el tipo de ruta fotosintética en la captación de carbón fotosintético". En: *Ecofisiología Vegetal y conservación de recursos naturales*; Orellano, R., J. Escamilla y A. Larqué-Saavedra. Eds. CICY, Yucatán, México.
- García, E. 1987. "*Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen*". 4a. ed. Edición de la autora, México.
- García-Oliva, F. 1992. "Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano". Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM. México.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. "Pattern of Rainfall distribution in the Central Pacific Coast of México". *Geografiska Annaler* 73<sup>a</sup> (3-4):179-186.
- Grantz, D. A. 1990. "Plant response to atmospheric humidity". *Plant Cell Environ* 13: 667-679.
- Grime, J. P. 1979. "*Plant strategies and vegetation processes*". John Wiles & Sons. Nueva York.
- Hale, M. y G. Orcutt. 1987. "*The physiology of plant under stress*". John Wiley and Sons, New York.
- Harper, J. L. 1977. "*Population biology of plant*". Academic. Press, Londres, U.K.
- Houghton, R. A., D. S. Lefkowitz y D. L. Skole. 1991. "Changes in the landscape of latin America between 1850 and 1985". In progressive loss of forest. *Forest Ecology and Managemet* 38: 143-172.
- Huante, P.P. 1992. Mecanismos de captura de recursos de plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Huante, P. y E. Rincón. 1998. "Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates". *Oecologia* 113: 53-66.
- Iriarte, S. 1987. "Análisis del crecimiento y la plasticidad fenotípica de plántulas de tres especies arbóreas de una selva alta perennifolia". Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México.

- Janzen, O. H. 1988. "Tropical dry forest: the most endangered tropical ecosystem". In *Biodiversity* E. O. Wilson National Academy Press (eds), Washington, E.U.A. 130-137 pp.
- Jones, H. G. 1992. "*Plants and Microclimate*". Cambridge University Press, Cambridge. 428 pp.
- Jones, H. R., P. B. Allen y R. R. Sharitz. 1997. "Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae)". *American Journal of Botany* 84: 1714-1718.
- Jones, M. y H. Rawson. 1979. "Influence of rate of development of leaf water deficit upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum". *Physiologia Plantarum* 45: 103-111.
- Lambers, H., F. Chapin y T. Pons. 1998. "*Plant physiological ecology*". Springer-Verlag, New York.
- Lang, O., P. Nobel, C. Osmond y H. Ziegler. 1982. "Encyclopedia of plant physiology: physiological plant ecology". Springer-Verlag, New York.
- Larcher, W. 1995. "*Physiological plant ecology*". Ed. Springer. Germany. 506 pp.
- Leaf, E. 1990. "Medio ambiente y desarrollo". *Prefacio sobre problemática ambiental en México*; Vol.1, México D.F.
- Leopold, A. C., R. Andrus, A. Finkeldey y D. Knowles. 2001. "Attempting restoration of wet tropical forest in Costa Rica". *Forest Ecology and Management* 142: 243-249.
- Lott, E. J. 1985. "*Listado florístico de la estación de Biología de Chamela, Jalisco*". Instituto de Biología, UNAM, México.
- Lott, E. J. 1993. "*Annotated checklist of the vascular flora of Chamela Bay region, Jalisco, México*". California Academy Sciences, California.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. "Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco". *Biotropica* 19: 228-235.
- Luo, Y. y H. A. Mooney. 1999. "*Carbon dioxide and environmental stress*". Academic Press. USA. 418 pp.
- Maier-Maercker, U. 1998. "Dynamics of change in stomatal responses and water status of *Picea abies* during a persistent drought period: a contribution to the traditional view of plant water relations". *Tree Physiology* 18: 211-222.

- Mansfield, T. A. 1971. "Los estomas: dispositivos sensores versátiles pero difíciles sujetos de experimentación". *Journal of Biological Education* 5: 115-123.
- Martin, B y Y. Thorstenson. 1998. "Stable carbon isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$ ), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *L. pennellii*, and the F1 hybrid". *Plant Physiol* 88: 213-217.
- Martínez, M. 1990. *Las plantas medicinales de México*. Ed. Botas. México, D. F. 656 pp.
- Masera, O. 1996. "Deforestación y degradación forestal en México". Cuaderno de trabajo 19. GIRA, A.C. México.
- Masera, O. R., M. J. Ordóñez y R. Dirzo. 1997. "Carbon emissions from Mexican Forest current situation and long-term scenarios". *Climatic Change* 35: 265-295.
- Maass, J. M. 1995. "Tropical deciduous forest conversion to pasture in agriculture". En Mooney, H. A., S. H. Bullock y E. Medina (Eds). *Seasonally Dry Tropical Forest*. Cambridge University Press. 399-422 pp.
- Matthew, H., D. Whitehead, D. Tissue, W. Schuster, K. Brown, V. Engel y K. Griffin. (2002). "Photosynthetic characteristic in canopies of *Quercus rubra*, *Quercus prinus* and *Acer rubrum* differ in response to soil water availability". *Oecologia* 130: 515-524.
- Mendoza, P. E. 2002. "Sobrevivencia y crecimiento de los estadios iniciales de *Buddleia cordata* en ambientes contrastantes del Ajusco medio, D.F. México". Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Moreno, E. 1998. "Variación espacial y temporal de la conductividad estomática y del potencial hídrico foliar de una selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco, México". Tesis de licenciatura, Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich., México.
- Morison, J. 1985. "Sensitivity of stomata and water use efficiency to high  $\text{CO}_2$ ". *Plant Cell Environ* 8: 467-474.
- Nichols, D., y E. Gonzales. 1992. "Especies nativas y exóticas para la reforestación en la zona sur de Costa Rica". Org. Para Estudios Tropicales, San Jose, Costa Rica.
- Pearcy, R., O. Björkman, M. Caldwell, J. Keeley, R. Monson y B. Strain. 1987. "Carbon gain by plants in natural environments". *Bioscience* 37: 21-29.

- Pemadasa, A. 1979. "Movements of abacial and adaxial stomata". *New Phytol* 82: 290-303.
- Pennington, T y J. Sarukhán. 1998. "*Árboles tropicales de México*"; Fondo de Cultura Económica-UNAM. México. 521pp.
- Pérez, G. y J. Martínez-Laborde. 1994. "*Introducción a la fisiología vegetal*". Ed. Mundo-Prensa. Madrid. 208 pp.
- Ramos-Vásquez, 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 Ángel". *Bol. Soc. Bot. México* 62: 63-71.
- Rincón, E. y P. Huante. 1993. "Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions". *Tree* 7: 202-207.
- Rosas, Barrera, M. Dolores. 2000. "Estructura y distribución de *Cordia eleagnoides* en un paisaje de Bosque Tropical Deciduo en Chamela, Jalisco, México". Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Rzedowski, J. 1978. "*La vegetación de México*". Editorial Limusa. México.
- Salas, G. 1990. "Evaluación de una plantación de Coníferas en el Ajusco, D.F.". Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Salisbury, B. y W. Ross. 1994. "*Fisiología Vegetal*". Ed. Iberoamericano, México, D.F. 759 pp.
- Santos, D. y N. Ochoa. 1990. "Adaptación de las Plantas al Déficit Hídrico", *Ciencias* 41: 333-344 p.
- Sarmiento, G. 1992. "Adaptative strategies of perennial grasses in South American savannas". *Journal of Vegetation Science* 3: 325-336.
- Smirnoff, N. 1995. "*Environment and plant metabolism*". Bios. Sc. Publ. Oxford, U.K.
- Sutcliffe, J. 1979. "*Las plantas y el agua*". Omega. Barcelona.
- Stephenson, N. L. 1990. "Climate control of vegetation distribution; the rol of the water balance". *Am. Nat.* 135: 649-670.
- Steven, de D. 1991. "Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth". *Ecology* 72: 1076-1088.
- Toledo, V. M. 1988. "La diversidad biológica de México". *Ciencia y Desarrollo XIV (81)*: 17-30 pp.

- Toledo, V. M., J. Carabias, C. Toledo y C. Gonzáles-Pacheco. 1989. "La Producción Rural en México: Alternativas Ecológicas". Colección Medio Ambiente, Núm. 6. Fundación Universo Veintiuno. México.
- Turner, N. C. y P. J. Kramer. 1981. "Adaptations of plants to water and high temperature estress". John Wiley & Sons, London.
- Turner, N., E. Schulze y T. Gollan. 1984. "The response of stomatal and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content". *Oecologica* 63: 338-342.
- Vásquez-Yanes, C., A. Orozco-Segovia, E. Rincón, M.E. Sánchez-Coronado, P. Huante, J. R. Toledo y V. L. Barradas. 1990. "Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination". *Ecology* 71: 1952-1958
- Vásquez-Yanes, C y V. Cervantes. 1993. "Estrategias para la reforestación con árboles nativos de México". *Ciencia y Desarrollo* 19: 52-58.
- Williams, M., E. B. Rastetter, D. N. Fernandes, M. L. Goulden, S. C. Wofsy, G. R. Shaver, J. M. Melillo, J. W. Munger, S. M. Fan y K. J. Nadelhoffer. 1996. "Modelling the soil-plant atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties". *Cell and Enviroment*. 19: 911-927.
- Williams, M., Y. Malhi, A. Nobre, E.B. Rastetter, M. Grace and M.G.P. Pereira. 1998. "Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: a modelling analysis". *Plant Cell Environ*. 21: 953-968.