

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Balance energético y evapotranspiración de una comunidad nativa de pinos y un pastizal en la Región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz, México

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA

Carlos Renato Ramos Palacios

DIRECTOR DE TESIS: DE VIZCARRA LUIS BARRADAS MIRANDA

México, D.F.

Diciembre, 2005



0350096



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.



Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Carlos Renato Ramos
 FECHA: 14-NOV-05
 FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
 Director General de Administración Escolar, UNAM
 Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de agosto del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **RAMOS PALACIOS CARLOS RENATO** con número de cuenta **92360826** con la tesis titulada: **Balance energético y evapotranspiración de una comunidad nativa de pinos y un pastizal en la Región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz, México**, bajo la dirección del(a) Dr. Víctor Luis Barradas Miranda.

Presidente:	Dra. Rocio Cruz Ortega
Vocal:	Dr. Martin Ricker Reymann Hans
Secretario:	Dr. Víctor Luis Barradas Miranda
Suplente:	Dr. Mark Olson Earl
Suplente:	Dra. María del Pilar Huante Pérez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
 "POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
 Ciudad Universitaria, D.F., a 7 de noviembre del 2005


 Dr. Juan Muñoz Farfán
 Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Becas para Estudios de Posgrado de la UNAM por la beca DGEP otorgada para el estudio de la Maestría en Ciencias Biológicas.

Al CONACYT por la beca otorgada para realizar el estudio de Maestría en Ciencias Biológicas.

Al Dr. Víctor Barradas por su apoyo y conocimientos que durante la Maestría y por siempre me servirán.

A la Dra. Ma. del Pilar por sus valiosos comentarios y sugerencias en los temas de fondo de la tesis.

Al Dr. Martín Ricker por visualizar los aspectos de importancia biológica en el desarrollo de la tesis.

Al comité que integró el jurado: Dra. Rocío Cruz y Dr. Mark Olson porque sus comentarios y correcciones le dieron más vigor y forma a la tesis.

A la Dra. Alma Orozco, a la M. en C. Ma. Esther Sanchez, la M. en C. Guadalupe Barajas, al Biol. Gustavo Calvo, al Pas. de Biol. Alejandro Puig, la M. en C. Teresa Ruiz, la Pas. de Biol. Sofía y el Pas. de Biol. Rodrigo del laboratorio de Ecología Fisiológica por su gran ayuda durante el trabajo en campo y consejos en la escritura del manuscrito de la tesis.

Al Sr. Jesús Alberto García del CNA de Xalapa y al Sr. Rogelio Morales, propietario del terreno en La Joya que amablemente se ofreció para que fuera el sitio de estudio de la investigación.

A la Dra. Marina de la Vega por sus importantes y atinados consejos.

A mi familia por su apoyo y comprensión durante el tiempo de la Maestría.

A Heidi Cedeño por sus sugerencias y demás ayudas que fueron de mucha importancia para llegar al final de la tesis.

A Ana Gilardi por su gran apoyo para conseguir la meta de la tesis.

A la Dra. Demetria Mondragón.

A la Universidad Nacional Autónoma de México.

Para Heidi
por su amor y los momentos más felices vividos y por vivir

RESUMEN

El balance de energía en un ecosistema pretende conocer la relación entre la vegetación y la atmósfera. En esta interacción, la evapotranspiración de un ecosistema, comprende factores a evaluar como el microclima de un sitio y la respuesta ecofisiológica de la vegetación. La transpiración vegetal puede disminuir por cambios ambientales originados por la deforestación, debido a que afecta el control estomático y ocasiona una reducción en la fotosíntesis neta y la productividad del ecosistema.

El sitio de estudio fue un bosque de pino-encino y un pastizal del poblado de La Joya, en el municipio de Acajete, Veracruz, México. Las mediciones microclimáticas fueron de radiación neta, temperatura del aire y rapidez del viento, y ecofisiológicas de conductividad estomática e índice de área foliar. Se determinó la redistribución de la energía disponible en el bosque y el pastizal mediante la Razón de Bowen, y su evapotranspiración a partir del modelo de Penman-Monteith. Se calculó la transpiración de un conjunto de pinos, mediante la medición del flujo de savia.

El microclima fue diferencialmente significativo entre el bosque y el pastizal, y las condiciones microclimáticas del bosque fueron menos extremas que en el pastizal. La respuesta ecofisiológica fue diferente en cada sistema, en donde el bosque presentó una menor resistencia estomática, aerodinámica y del dosel que el pastizal. En ambos sistemas, la resistencia a la difusión del vapor de agua en los estomas y el dosel disminuyeron en la época húmeda, tal vez, por la influencia de las condiciones microclimáticas y la época de crecimiento. Es probable que, en dicha época, el aumento del índice de área foliar, haya favorecido el incremento de la evapotranspiración del bosque, en comparación con el pastizal.

En el bosque, la radiación neta se convirtió más en calor latente que en sensible, y viceversa en el pastizal, de ahí que los valores más altos de la razón de Bowen correspondieron al pastizal. Tal vez, el bosque mitigó las condiciones microclimáticas extremas a través de la evapotranspiración, mientras que el pastizal calentó y secó el aire. Posiblemente, esto afecte el microclima local e incluso regional. Además, el microclima del pastizal y su baja capacidad transpirativa pueden tener implicaciones climáticas, como la reducción de la precipitación en la zona, y biológicas, al afectar el crecimiento y

la productividad del bosque, así como en la captura de carbono atmosférico.

ABSTRACT

The energy balance study within an ecosystem pretends to know the relationship between vegetation and atmosphere. That interaction, evapotranspiration of ecosystem to embrace factors like a site microclimate and ecophysiology response of vegetation. Transpiration vegetal should lower by environmental changes originate by deforestation events, due to an effect on stomatal control and a net photosynthesis and the ecosystem productivity.

Study site was a pine-oak forest and grassland of village "La Joya" in the Acajete municipality, Veracruz, México. Microclimates measurements was net radiation, air temperature and velocity wind, and ecophysiology stomatal conductivity and leaf area index. The redistribution energy forest and grassland was evaluated starting from Bowen ratio, and evapotranspiration of Penman-Monteith model. We estimate the transpiration of a pines group through sap flow measurement.

Microclimate was differentially significant between forest and grassland, and the conditions forest was less extreme than grassland. The ecophysiology response was different in each system, where forest show least stomatal resistance, aerodynamic, and canopy than grassland. Both ecosystems, the diffuse of water vapour resistance in the stomata and canopy, decreased in the wet time, possibly, due to influence of the microclimate conditions and the growth time. Probably, in that time, elevate of leaf area index, been contributed to increase the forest evapotranspiration comparing with grassland.

In the forest, net radiation was fractionated, mainly, in latent heat, than sensible heat fluxes, and conversely in grassland, thus, the high values of Bowen ratio belong to the grassland. Perhaps, the forest mitigates the microclimate conditions extremes through evapotranspiration, while the grassland show one air more hot and dry. Probably, the grassland conditions are affecting the microclimate local and regional. In addition, the microclimate to grassland and your lower transpirative capacity can influence climatic implications, like the reduction of precipitation events in the zone, and biologists, affecting the growth and productivity of forest, just as the carbon capture by the atmosphere.

ÍNDICE

	Páginas
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	2
2.1 Balance de energía	2
2.2 La actividad estomática y la evapotranspiración	6
2.3 El equilibrio energético en la relación planta-atmósfera	9
2.4 Las propiedades energéticas y evapotranspirativas del dosel vegetal	11
2.5 El efecto del cambio en el uso del suelo en el microclima y su impacto ecológico	13
3. OBJETIVOS	16
4. HIPÓTESIS	16
5. MATERIALES Y MÉTODO	16
5.1 Descripción del área de estudio	16
5.1.1 Clima	17
5.1.2 Suelo	18
5.1.3 Vegetación	18
5.2 Material vegetal	18
5.3 Mediciones	20
5.3.1 Teoría	20
5.3.2 Desarrollo de las mediciones	23
5.3.3 Análisis y cálculo de las variables	25
6. RESULTADOS	27
6.1 Variables microclimáticas en el bosque y el pastizal	27
6.2 Respuesta ecofisiológica y energética del bosque y el pastizal	33
7. DISCUSIÓN	40
7.1 Microclima en el bosque y el pastizal	40
7.2 Características biofísicas en el control estomático del bosque y el pastizal	44
7.3 Balance de energía y evapotranspiración del bosque y el pastizal	47
7.4 Impacto ecológico del cambio de uso del suelo en el bosque de pino-encino	52
8. CONCLUSIONES	55
9. APÉNDICE	56
10. REFERENCIAS	57

1. INTRODUCCIÓN

El estudio del balance de energía en un ecosistema pretende conocer la relación entre la vegetación y la atmósfera a través de un conjunto de mediciones como la radiación solar, la temperatura del aire, la resistencia estomática, entre otras variables, así como establecer las bases fisiológicas y microclimáticas, propias de cada zona de estudio (Jones, 1992; Barry y Chorley, 1998). Así mismo, la productividad de un ecosistema puede variar debido a los cambios de ciertos factores ambientales que influyen la fotosíntesis, la eficiencia en el uso del agua o los beneficios ambientales que brinda la vegetación al clima local (Salisbury y Ross, 1994; Barradas, 1994). En el balance de energía, es importante conocer los flujos de calor latente y sensible, siendo primordial el papel que desempeña la vegetación, en relación con la evapotranspiración. En este sentido, las mediciones microclimáticas en el dosel son un indicador importante para determinar el balance energético de un ecosistema (Green, 1993; Kjelgaard *et al.*, 1996), y así conocer las condiciones ambientales que influyen directamente en el clima (Barradas, 2000; Bosvel y Bouten, 2001).

Uno de los mayores problemas ambientales en México es la deforestación (LACDE, 1990), lo que genera cambios en el ciclo hidrológico y afecta los climas locales (microclima), regionales e incluso el global, según la magnitud de la deforestación (Barradas, 1986; Adem *et al.*, 1995; Henderson-Sellers y McGuffi, 1995). En el caso del centro del estado de Veracruz, los estudios realizados sostienen que debido a la deforestación, puede disminuir el calor latente y aumentar el calor sensible, así como la reducción de la transpiración vegetal. De continuar esto, pueden ocurrir cambios en la distribución de las lluvias en esa región montañosa (Barradas, 2000). Recientemente existe una disminución anual en la precipitación pluvial de 3.13 mm en Xalapa y de 4.4 mm en Las Vigas, por lo que, de mantenerse esta tendencia significaría una disminución del 30 % y 50 %, respectivamente, hacia el año 2023 (Lara-García, 2000).

A través del estudio del balance energético se pueden conocer los cambios derivados de la deforestación como las variaciones en los flujos de calor (latente y sensible) y el efecto que produce la vegetación en el clima (Fitzjarrald *et al.*, 1990; Sakai *et al.*, 1994; Grace *et al.*, 1995). Así mismo, es relevante el conocimiento de los factores

ecofisiológicos como son el índice de área foliar (Asner, *et al.*, 2002), el control estomático y la evapotranspiración del ecosistema (Oke, 1987; Larcher, 2003). De esta forma, este tipo de evaluaciones se realizan en los estudios ambientales, como por ejemplo en el cambio del uso de suelo, al realizar comparaciones entre un bosque y un pastizal (Randow, *et al.* 2004). Algunos de los procesos biológicos que pueden verse afectados como resultado del deterioro ambiental, son la capacidad fotosintética (Nobel, 1991), la productividad del ecosistema (Waring y Running, 1998), así como el establecimiento de las especies (Kramer y Kozlowski, 1990). De esta forma, en el presente estudio se abordan los efectos derivados de los cambios en el microclima, la ecofisiología y el balance energético en ecosistemas que presentan coberturas vegetales contrastantes. En este sentido, se estudió un bosque de pino-encino y un pastizal, ante los posibles efectos del cambio en el uso del suelo y las repercusiones biológicas y ambientales en la zona.

2. ANTECEDENTES

2.1 Balance de energía

El balance de energía permite analizar, a partir de la radiación disponible, las tasas evaporativas en un ecosistema, así como el ambiente térmico a través de gradientes de temperatura y humedad entre el dosel y la atmósfera terrestre (Monteith y Unsworth, 1990; Waring y Running, 1998; Barradas, 2000a). Así, la radiación solar es una de las formas más importantes de intercambio de energía entre la vegetación y la atmósfera (Jones, 1992).

La cantidad de radiación proveniente del Sol que es recibida en el límite superior de la atmósfera es de 1367 W m^{-2} conocida como constante solar y representa la única entrada de energía radiante a la Tierra (Oke, 1987). Esta porción de energía radiante es modificada en sus propiedades espectrales y su distribución angular como resultado de la dispersión por las diferentes moléculas de la atmósfera y la reflexión de nubes y partículas. Los principales constituyentes atmosféricos son el vapor de agua (H_2O), el nitrógeno (N_2), el bióxido de carbono (CO_2), el ozono (O_3) y otros gases, por lo que la

radiación solar que llega a la superficie terrestre es de 642.49 W m^{-2} , que representa el 47% de la constante solar (Oke, 1987; Jones, 1992). La radiación que recibe la Tierra del Sol se cataloga como radiación de onda corta (con una longitud de onda que oscila entre 300 a 1100 nm) y a su vez la Tierra emite radiación de onda larga (Oke, 1987). Cerca del 95 % de la radiación solar que recibe la Tierra es de onda corta, la cual comprende una porción de los rayos ultravioleta, con longitud de onda menor a 400 nm, la luz visible, que se encuentra entre 400 y 700 nm que corresponde al espectro visible y a la radiación fotosintéticamente activa (RFA), y una parte de rayos infrarrojos, con longitud de onda mayor a 740 nm (Jones, 1992; Waring y Running, 1998). La superficie de la Tierra también refleja la energía radiante en onda corta y la medición de su coeficiente comúnmente se le llama albedo (Barradas, 1994).

La radiación solar que en su trayecto hacia la superficie terrestre no es modificada se denomina radiación solar directa, mientras que la radiación solar difusa incluye la radiación reflejada y dispersada de todas las porciones del cielo (Jones, 1992). De este modo, la radiación total en una superficie dada está compuesta por la radiación directa de onda corta proveniente de los rayos solares, la radiación difusa de onda corta procedente del cielo, la reflejada de onda corta de las superficies y cuerpos cercanos, la radiación de onda larga derivada de las emisiones atmosféricas y la radiación de onda larga de las superficies y cuerpos cercanos (Waring y Running, 1998).

Todos los elementos del ecosistema absorben la radiación de onda corta y emiten en onda larga hacia la atmósfera (Jones, 1992) y en este intercambio radiativo entre la superficie de la Tierra y la atmósfera, la diferencia entre la radiación incidente (de onda corta y larga) y la que después es reflejada y emitida a través de un plano se conoce como la radiación neta (Etherington, 1982; Barradas, 1994). Esta variable microclimática de intercambio, representa, en la mayoría de los ecosistemas, el límite para que la energía esté disponible ya sea como fuente o sumidero (Oke, 1987), ya que a partir de su medición se puede cuantificar la energía absorbida por un sistema y así poder predecir la pérdida de agua por evaporación y transpiración vegetal (Domingo *et al.*, 2000). De esta forma, la radiación neta es un factor que puede gobernar el equilibrio de la temperatura del aire y la dirección y magnitud del flujo del vapor de agua (Etherington, 1982; Barradas, 1994).

En un sistema, la radiación neta representa la energía disponible que se divide en forma de calor disipado como son el latente, el sensible y el calor que se almacena en el suelo (Leppanen y Harbeck, 1960; Oke, 1987) Así mismo, en un ecosistema existe una porción mínima de calor necesaria en las reacciones bioquímicas, como por ejemplo en la formación de enlaces químicos que presentan los mecanismos de respiración y fotosíntesis en las plantas (Jones, 1992; Waring y Running, 1998). Esta distribución de la energía es influenciada por el tipo de cobertura vegetal, las propiedades de la superficie y la capacidad del suelo y la atmósfera para transferirla (Konzelmann *et al.*, 1997; Randow *et al.*, 2004).

El calor latente es la energía necesaria en el cambio de fase del agua. Por ejemplo, en la evaporación del agua, esta energía se requiere para cambiar su estado de líquido a gas y viceversa. Así, un litro de agua a 20 °C se evapora con aproximadamente 2.45 MJ de energía (Oke, 1987). El calor latente depende, entre otros factores, del gradiente de temperatura y la humedad relativa entre el suelo y la atmósfera (Ahrens, 1991; Garduño, 1995) y es un índice importante dentro del equilibrio hídrico y energético de la cobertura vegetal de un sistema (Etherington, 1982; Frank, 2003). El calor sensible es una forma de medir la variación de la temperatura del aire, por ejemplo, el aire puede perder o ganar calor al disminuir o aumentar su temperatura, respectivamente y se presenta cuando existe un gradiente de temperatura entre dos masas de aire diferentes (Arhens, 1991; Garduño, 1995). El tipo de transmisión de la energía es aplicable al calor, ya que este es acarreado por el aire, en corrientes convectivas (transferencia de calor en la atmósfera por movimientos ascendentes y descendentes del aire) y advectivas (transporte de calor por viento horizontal) (Arhens, 1991; Barry y Chorley, 1998).

Una de las formas para conocer la cantidad de calor latente en relación con el calor sensible a lo largo de un día o en las estaciones del año es a través de la razón de Bowen, siendo este un índice importante para conocer la variación de la radiación neta y las pérdidas de calor (Malek y Bingham, 1993; Ibáñez *et al.*, 1998; Barry y Chorley, 1998; Inman y Mc Glinchey, 2003). Si el calor sensible es mayor que el calor latente, la temperatura del aire probablemente sea más alta, mientras que cuando ocurre lo contrario, la temperatura del aire puede ser más baja (Oke, 1987). Durante el día la disponibilidad de radiación neta se parte en los flujos de calor latente y calor sensible en la atmósfera, y

el flujo de calor conductivo en el suelo, mientras que en la noche la radiación neta se vuelve negativa debido al escape de radiación de onda larga que emite la superficie terrestre, aunque también existe una transmisión de calor conductivo del suelo (Barry y Chorley, 1998). Así, la temperatura del aire, constituye una medida fundamental en el conocimiento de los cambios energéticos (Jones, 1992), y el grado de alteración ecológica, por ser parte de los factores que afectan los mecanismos biológicos (Shukia, *et al.*, 1990; Salisbury y Ross, 1994; Lewis, 1998), y ser respuesta de los mismos, ya que su oscilación puede variar en función de la abundancia de vegetación (García, 1986; Samani, 2000).

Otra variable ambiental de importancia en el estudio del balance de energía es la humedad del aire, debido a la movilidad del agua a través de la relación planta-atmósfera, sus cambios de fase y su papel en los procesos fisiológicos (Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994). En un sistema el vapor de agua posee la capacidad de regular la velocidad de calentamiento o enfriamiento del aire y representa una cantidad de energía en forma de calor latente (García, 1986). La presión de vapor de agua depende de la temperatura del aire por que al aumentar esta última, el aire puede contener más vapor de agua (García, 1986; Barradas, 1994; Waring y Running, 1998). Un tipo de medición de gran interés es la humedad relativa, ya que describe el grado de saturación de vapor de agua que el aire puede retener (Waring y Running, 1998). Otra forma de evaluar el grado de saturación del vapor de agua en el aire es el déficit de presión de vapor (dpv) (Barradas, 1994), el cual determina la diferencia entre la presión de vapor de agua actual y la presión de vapor de saturación a una temperatura dada (Kimmins, 1987). También, la determinación del grado de humedad en el ambiente, afectan, en cierto grado, la tasa de evapotranspiración (Barry y Chorley, 1998).

El viento es un factor ambiental de importancia en el estudio de un sistema debido a que su rapidez y dirección pueden afectar la temperatura y la humedad del aire, ya que tiene la propiedad de transportar vapor de agua y calor (Barradas, 1994) y puede alterar la tasa de transpiración vegetal (Salisbury y Ross, 1994). De esta manera, la cuantificación de la energía radiante y las propiedades radiativas de las plantas permiten entender un microclima determinado, además de los factores ambientales que conforman el estudio energético y evapotranspirativo de un ecosistema (Domingo *et al.*, 2000).

Las propiedades energéticas de un ecosistema pueden determinar las condiciones del microclima asociado. De esta manera, la temperatura del aire es un factor ambiental de importancia en el cambio climático, ya que su aumento es proporcional al de las concentraciones de CO₂ en el aire (Waring y Running, 1998; Larcher, 2003), y su variación puede afectar el desempeño ecofisiológico, por ejemplo, en las plantas C₃, la fijación de CO₂ se presenta bajo condiciones de bajas temperaturas (Kramer y Kozlowski, 1998). Resulta importante mencionar, que la fotosíntesis y el crecimiento vegetal, son procesos dependientes de las concentraciones de CO₂ en el aire, en donde las restricciones estomáticas y la disponibilidad de agua juegan un papel importante en los mismos (Larcher, 2003). Así mismo, un dosel que conforma cuatro capas de hojas orientadas de tal forma que cada capa reciba un cuarto de la densidad de flujo fotónico fotosintético, puede tener una mayor captura de CO₂ que el dosel de una sola capa, por lo que este proceso depende de la arquitectura del dosel, así como por el espacio entre plantas y su tamaño (Nobel, 1991). En el caso de los ecosistemas forestales, son un factor clave en el secuestro de carbono, ya que forman parte del 80 % de la masa vegetal del planeta (Larcher, 2003). De esta forma, los cambios microclimáticos ocasionados por la deforestación, pueden tener consecuencias de importancia biológica, como son los cambios en la fotosíntesis, la productividad o el reclutamiento de las especies en un tiempo determinado.

2.2 La actividad estomática y la evapotranspiración

Las plantas de cualquier comunidad vegetal presentan una interacción con los elementos de su entorno, y responden con gran sensibilidad a los cambios ambientales. El estudio de la relación entre las plantas y el medio aéreo ha sido de gran importancia, incluso desde los primeros estudios en la ecología vegetal (Wagner y Lenz, 1989; Ennis y Marcus, 1996). Actualmente se estudian los efectos que tiene la vegetación en el medio aéreo y viceversa (Barradas y Fanjul, 1985; Shukia *et al.*, 1990; Henderson-Sellers y McGuffie, 1995). En respuesta a esta interacción, entre la vegetación y la atmósfera, está la evapotranspiración que depende de los factores atmosféricos y fisiológicos (Jones, 1992). La evapotranspiración comprende la pérdida de agua por transpiración vegetal más la

evaporación del agua procedente del suelo o cualquier otra superficie en interacción con el aire atmosférico (Rey, 1999; Sommer *et al.*, 2002).

La evaporación del agua depende de la carga de energía que pueda tener el sistema en la superficie terrestre, como anteriormente fue descrito. Así mismo, los factores ambientales como la temperatura y humedad del aire y los mecanismos de conducción y convección influyen en las tasas de evaporación de un lugar (Barry y Chorley, 1998). De esta forma, la evaporación del agua, como un proceso físico en la planta, depende de la energía disponible en el medio, del déficit de presión de vapor y de las resistencias que el vapor de agua encuentre a su paso desde el interior de la planta hasta el aire que la rodea (Kramer y Kozlowski, 1990; Barradas, 1994).

La transpiración vegetal es la pérdida de agua en forma de vapor que se lleva a cabo principalmente cuando los estomas se abren durante el día, excepto por las plantas CAM que los abren durante la noche. Estas estructuras regulan la salida y entrada del agua y bióxido de carbono entre el interior de la hoja y su medio externo (Kaufmann, 1990). En la actividad estomática existen cambios en la turgencia de las células guardas. Estas células, al aumentar y disminuir la cantidad de agua intracelular provocan la apertura y cierre de los estomas, respectivamente, lo que genera cambios en el potencial hídrico foliar (Salisbury y Ross, 1994). Por lo tanto, la transpiración ocurre cuando la presión de vapor de agua en las células internas de la hoja es mayor que la del medio externo (Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994). Una mínima cantidad de vapor de agua es transpirada por las lenticelas y la epidermis, mientras que el 90 % de la transpiración vegetal se lleva a cabo por los estomas (Kaufmann, 1990).

La densidad del flujo fotónico fotosintético y la diferencia en el déficit de presión de vapor de agua entre la hoja y el aire son factores primarios en la regulación de la respuesta estomática de la vegetación de un bosque, mientras que la temperatura del aire y el estrés hídrico pueden ser secundarios debido a que sus efectos son intermitentes. La mayoría de los efectos de la temperatura en la transpiración ocurren a través del gradiente de vapor de agua y las temperaturas extremas pueden disminuir la conductividad estomática (Kaufmann, 1990). Así mismo, ante un estrés hídrico foliar o radicular moderado la conductividad no es afectada a menos que se rebase el umbral de potencial hídrico de la especie (Kaufmann, 1990; Salisbury y Ross, 1994). De esta forma, la

apertura estomática, es uno de los factores principales que controlan el estado hídrico y el uso del agua por la planta. Desde el punto de vista microclimático, la falta de transpiración, es causada por un incremento diurno en la diferencia de presión de vapor del aire al aumentar la temperatura, ocasionando una mayor demanda evaporativa del ambiente, y por lo tanto una mayor pérdida de agua de la planta hacia la atmósfera; cuando la toma de agua no iguala a la pérdida, se produce una deficiencia hídrica (Jones, 1992). La pérdida excesiva de agua por transpiración o el agotamiento de la humedad edáfica provocarán un cierre estomático generando un decremento en el intercambio gaseoso. La actividad estomática presenta diferentes grados de resistencia al intercambio de vapor de agua y CO₂ entre la planta y la atmósfera, esto convierte a la vegetación en un agente activo dentro de la determinación del clima (Oke, 1987). De esta forma, los factores primordiales que afectan la resistencia estomática (favoreciendo la conductividad) son la intensidad de luz, la temperatura de la hoja, el déficit de presión de vapor del aire, la concentración de bióxido de carbono, el potencial hídrico foliar y la edad de la hoja (Oke, 1987).

La función de los estomas es muy importante en la economía del agua de las plantas, ya que pueden evitar el marchitamiento y la desecación, permitiendo su sobrevivencia en condiciones adversas o en ambientes secos, por ejemplo cuando la absorción del agua en el suelo puede ser menor que la tasa de transpiración (Ziemer, 1979; Ritchie, 1981). Así mismo, la transpiración controla la tasa de absorción de agua del suelo y el ascenso de savia en los árboles, por ejemplo, cuando la hoja se enfrenta a procesos de déficit hídricos. La transpiración es un factor dominante en las relaciones hídricas de las plantas debido a que se establece un gradiente de energía entre la planta y la atmósfera que causa el movimiento ascendente del agua a través del sistema vascular vegetal (Kramer y Kozlowski, 1990). Como parte del funcionamiento de este gradiente, se produce una tensión en las columnas de agua del sistema vascular, además de la cohesión molecular del agua, de acuerdo con la teoría de Tensión-Cohesión (Salisbury y Ross, 1994). El movimiento del flujo del agua a través del sistema vascular por unidad de tiempo, depende de las propiedades hidráulicas de cada especie vegetal, el grado de apertura estomática y las condiciones ambientales (Larcher, 2003). Así, el proceso de la transpiración está controlado por factores físicos, como el proceso de la evaporación del

agua o las condiciones ambientales y por factores fisiológicos como la actividad estomática, el potencial hídrico, la anatomía foliar, y las propiedades hidráulicas entre otros (Kramer y Kozlowski, 1990; Salisbury y Ross, 1994).

Según varios autores, el enfriamiento de las hojas, el ascenso de la savia en los árboles y en consecuencia la absorción y traslocación de nutrimentos minerales son considerados beneficios intrínsecos en el fenómeno de la transpiración vegetal (Pesson, 1978; Kramer y Kozlowski, 1990; Salisbury y Ross, 1994; Hurtalová y Matejka, 1999). También existen fenómenos particulares en la transpiración de cierto tipo de plantas, por ejemplo, en las plantas de crecimiento herbáceo, como el pasto, se presenta la gutación. (Salisbury y Ross, 1994). No obstante, la pérdida de agua a través de este mecanismo es despreciable, dentro del balance hídrico de la planta (Larcher, 2003).

La medición de la evapotranspiración es una forma de conocer las demandas evaporativas de la atmósfera y la capacidad de la vegetación para regular el balance hídrico en un tiempo (Barry y Chorley, 1998). La importancia ecofisiológica de la transpiración es que a través de la pérdida de vapor de agua aumenta la humedad del aire, provoca el movimiento de los nutrimentos a través de la planta y la captura asociada de calor latente, siendo estos los mejores medios para la disipación de la carga energética en las hojas (Oke, 1987). Uno de los modelos más usados para describir la transpiración de una hoja o del dosel vegetal es el de Penman-Monteith, el cual relaciona la respuesta estomática con diferentes variables microambientales (Ripley y Saugier, 1978; Green, 1993; Rey, 1999; Sommer, 2002).

2.3 El equilibrio energético en la relación planta-atmósfera

El proceso de difusión de vapor de agua y bióxido de carbono vía transpiración al nivel de estomas esta vinculado con el de la transferencia de la energía a nivel de hoja (Ziemer, 1979). En el intercambio energético, las hojas tienen un amplio intervalo de absorción de la radiación en el espectro visible, ya que los pigmentos (especialmente clorofila y carotenoides) son capaces de absorber en longitudes de onda en el azul y el rojo, mientras que una parte de la porción verde es reflejada (Jones, 1992). Sin embargo, los tejidos fotosintéticos reflejan la mayor parte del infrarrojo, ya que esta porción no es útil en la

fotosíntesis y el contenido de calor de esta radiación es muy alto, por lo que su reflejo es una forma de liberar la carga de calor en la hoja (Oke, 1987; Salisbury y Ross, 1994). Durante el día la hoja gana calor por la radiación de onda corta, pero es disipada por la radiación de onda larga más las pérdidas convectivas de calor sensible y latente. La transferencia de calor también es análoga a la ley de Ohm, ya que el flujo de calor convectivo es proporcional al gradiente de temperatura entre la hoja y la atmósfera e inversamente proporcional a la resistencia del flujo de calor convectivo de la hoja hacia la atmósfera (Salisbury y Ross, 1994). A esta resistencia del flujo de calor convectivo se le llama capa límite o resistencia aerodinámica, la cual es influenciada por la temperatura del aire, la densidad de presión de vapor del agua y el tamaño de la superficie foliar (Oke, 1987; Salisbury y Ross, 1994). Generalmente, existe una diferencia de temperatura entre la hoja y el aire estableciendo un flujo de difusión de calor convectivo. La transferencia de este calor es rápida o más lenta cuando la capa límite es más delgada o más gruesa, respectivamente. En el caso de las hojas pequeñas, la capa límite es delgada y opone menor resistencia a la transferencia convectiva de calor, ya que la temperatura de las hojas es más cercana a la temperatura del aire que en hojas grandes, especialmente si hay viento (Salisbury y Ross, 1994).

Entre la hoja y la atmósfera, más allá de la capa límite, existe un gradiente de densidad de vapor de agua y de temperatura. Comúnmente, cuando la hoja tiene la misma temperatura que el aire contiguo a la capa límite, casi en cualquier condición, la densidad de vapor de agua es mayor dentro de la hoja. Al existir un gradiente térmico se acentúa en gran medida el gradiente de densidad de vapor, ya que el aire caliente puede retener más agua que el aire frío. Así, la hoja puede estar más caliente que el aire cuando es expuesta a la luz solar, en donde la transpiración se puede presentar a una humedad relativa del 100% (Salisbury y Ross, 1994). Cuando la hoja de una planta está más caliente que el aire que la rodea, este calor se suma a la pérdida de calor sensible en el sistema (Jones, 1992). En la transpiración, la fuente de vapor de agua proviene de la cavidad subestomática donde el aire casi siempre está saturado, aún en condiciones de estrés hídrico. El vapor de agua transpirado debe pasar a través del estoma abierto y la capa límite para alcanzar el aire del medio externo. Durante este trayecto, la cavidad subestomática y las células guardas representan por separado una resistencia a la

difusión, y por último la resistencia de la capa límite (Oke, 1987).

Por otro lado, la conductividad y resistencia estomática y el fenómeno de la capa límite de una hoja se puede hacer extensivo al dosel de un árbol o de un bosque (Green, 1993; Sommer, 2002). De esta forma, la resistencia aerodinámica puede ser estimada en función de la rapidez del viento y las características aerodinámicas del dosel como la altura de la medición del viento, la altura del dosel, el índice de área foliar y la resistencia estomática que son parametrizadas en un modelo biofísico (Oke, 1987; Giambelluca *et al.*, 2003). Dentro del balance de energía, las características a evaluar en la vegetación, como la radiación interceptada por el sistema foliar, es uno de los factores más importantes en los procesos de transpiración y fotosíntesis de las plantas, así como la densidad y distribución del follaje, el patrón de ramificación, la arquitectura foliar y la cercanía entre plantas vecinas (Jones, 1992; Green, 1993).

Una de las funciones que tiene la cobertura vegetal en un ecosistema es emplear la energía radiante en los procesos de fotosíntesis y transpiración (Domingo *et al.*, 2000). Este último mecanismo, como respuesta al medio hace posible la refrigeración de las hojas, genera un microclima en el lugar y por lo tanto la vegetación en conjunto disminuye la carga energética del ecosistema (Barradas y Fanjul, 1985; Jones, 1992). De esta manera, en la relación planta-atmósfera, la evapotranspiración, como parte de una serie de condiciones físicas y propiedades fisiológicas, puede ser extrapolada al conjunto de la vegetación, mediante el balance de energía a partir de la radiación absorbida y retenida por el sistema (radiación neta) (Waring y Running, 1998), así como las características físicas y morfológicas del dosel que intervienen en el intercambio de energía entre la vegetación y la atmósfera (Jones, 1992).

2.4 Las propiedades energéticas y evapotranspirativas del dosel vegetal

Generalmente, en las plantas, las unidades de intercambio energético con el medio son las hojas, y en consecuencia la variación vertical de la densidad del follaje en la vegetación es de gran interés en el estudio de la transpiración y el balance de energía de un ecosistema. En este sentido, la mayor parte del agua evaporada proviene del follaje situado en la parte superior del dosel, aunque es compensado por las hojas inferiores y de

menor tamaño pero con mayor conductividad aerodinámica, lo que se traduce en una menor resistencia al flujo de vapor de agua entre la superficie foliar y el aire (Barradas y Fanjul, 1985). La transpiración de los bosques depende de factores como las condiciones hídricas del suelo, así como de factores fisiológicos y biométricos (Bosveld y Bouten, 2001) y fenológicos (Barradas y Fanjul, op cit). En el dosel vegetal existen cambios en el patrón de entrada y salida de la radiación neta, por lo que se modifica la transferencia de la energía en la vegetación (Barry y Chorley, 1998).

En un bosque de coníferas, por su anatomía y tamaño pequeño, las acículas pueden presentar una capa límite delgada y una resistencia menor, lo cual hace que la temperatura de la hoja sea casi igual a la del aire y condiciones favorables en los mecanismos energéticos, a favor de un mayor aprovechamiento de la energía disponible (Grace, 1983; Oke, 1987). Además, el follaje presenta una densidad considerable, pero también diferencias en su densidad conforme a los gradientes verticales y horizontales que existen en varias capas del dosel (Waring y Running, 1998). En cambio, en un pastizal el follaje no varía mucho con la altura, por lo que la cubierta vegetal del lugar, representa el dosel (Oke, op. cit.), y aunque el pastizal natural puede tener una composición heterogénea (Hurtalová y Matejka, 1999), generalmente es posible realizar mediciones micrometeorológicas para la estimación de flujos como parte de un equilibrio en una superficie determinada (Schmid, 1997). Por ejemplo, otra diferencia entre los lugares con cubierta vegetal disímiles, es que en los lugares boscosos la resistencia de la superficie foliar y aerodinámica es mayor y menor, respectivamente, que la de los pastizales (Rey, 1999). También, en un sistema con un dosel vegetal estratificado la cantidad de energía proveniente de la radiación neta que se transfiere al suelo en forma de calor sensible es pequeña (Salvador, 1959). En consecuencia, la cantidad de vapor de agua que se evapora del suelo es mínimo, aún en zonas con vegetación en donde el clima es estacional y el índice de área foliar es muy contrastante (Barradas y Fanjul, 1985). Por otro lado, cuando la vegetación es escasa, la transpiración es casi insignificante aunque la evaporación del suelo es mayor que en un sitio con cubierta vegetal superior, presentando, al mismo tiempo, una gran capacidad de absorción y reflexión energética (Rey, 1999; Domingo, *et al.*, 2000). Así mismo, se sabe que por las características emisivas y reflectivas de la vegetación y el suelo el balance de energía puede cambiar

dentro de un ecosistema (Domingo, *et al.*, 2000).

Una medición de importancia en el balance energético de un ecosistema es el índice de área foliar del bosque y de un pastizal. Esto permite conocer la superficie aprovechable con que cuenta la planta o el dosel para la interceptación e intercambio de energía con la atmósfera (Ritchie, 1991). Así mismo, un mayor o menor índice de área foliar permite conocer la cantidad de agua transpirada por la vegetación (Salisbury y Ross, 1994; Rey, 1999). La vegetación natural responde de tal manera que el índice de área foliar refleja el máximo grado de agua disponible que puede mantener para la transpiración. Así, por ejemplo, en lugares lluviosos, el potencial de evapotranspiración de áreas con gran cobertura vegetal es mayor que el de un pastizal debido a un aumento del índice de área foliar y la evaporación del agua que ha interceptado el dosel (Rey, 1999). Por ejemplo, en áreas de pastoreo se remueve y reduce el área foliar, por lo cual, la defoliación cambia la estructura del dosel y el componente energético, lo que en consecuencia puede aumentar el proceso evaporativo y disminuir la evapotranspiración a lo largo de un día (Frank, 2003).

Según la estructura del bosque, la evapotranspiración presenta variaciones, por ejemplo, esta disminuye al reducir la espesura (grandes aclareos) y al mismo tiempo aumenta el escurrimiento a nivel de cuenca (Pesson, 1978). Por ejemplo, dentro de los problemas ecológicos en los bosques, en el efecto de borde, se ha llegado a determinar que ante periodos de sequía severos o prolongados es posible que la humedad almacenada en el suelo pueda llegar a agotarse y el área foliar disminuir significativamente, lo que se traduce en bajas tasas de transpiración cerca del borde que en el interior (Giambelluca *et al.*, 2003). De esta manera, en el estudio del microclima, la evapotranspiración, depende, en gran medida, de la humedad y la heterogeneidad aerodinámica que presentan las superficies (Ács y Szász, 2002).

2.5 El efecto del cambio en el uso del suelo en el microclima y su impacto ecológico

La vegetación tiene la función de restituir la humedad hacia el clima a través de la evapotranspiración (Salati, *et al.*, 1991), especialmente a nivel de microclima (Rincón, *et al.* 1999), en donde los bosques, constituyen un lugar de absorción de la energía solar

(Waring y Running, 1998). La vegetación de un bosque se caracteriza por un alto grado de heterogeneidad aerodinámica, existiendo una fuerte interrelación entre los bosques y la atmósfera (Bosveld y Bouten, 2001). En esta relación, existe un efecto amortiguador de los factores ambientales a través del potencial de evapotranspiración (Rey, 1999). Por ejemplo, al contener una gran masa vegetativa, los bosques pueden transpirar, considerablemente, más que los pastizales, bajo condiciones climáticas similares (Larcher, 2003), por lo que en un ambiente húmedo, el agua tiene gran capacidad de absorber la radiación, provocando que ésta se convierta en un buen medio de almacenaje de energía (Moore, *et al.*, 1994).

Sin embargo, en la relación vegetación-atmósfera, el cambio de la cobertura vegetal puede alterar el clima en varias escalas (Pokorný, 2001), y uno de los efectos ambientales, durante y después de la deforestación, es el aumento de la temperatura en la superficie del suelo (Lewis, 1998). Así mismo, la energía disponible en el ecosistema (radiación neta), se disipa en forma diferente cuando se deforesta, aumentando el calor sensible por la pérdida de la cobertura vegetal y disminuyendo el calor latente, al reducirse la transpiración (Barradas, 2000). De esta forma, la disipación de la energía solar en un campo desnudo o un terreno agrícola puede presentarse en forma de calor sensible (60 a 70 % del total de la energía disponible), mientras que en un área cubierta de vegetación la evapotranspiración puede disipar la energía (70 a 80 %) en forma de calor latente. Estos flujos de calor tienen un efecto directo en la temperatura y humedad del aire y el microclima asociado (Ahrens, 1991; Pokorný, *op. cit.*).

En todo caso, el cambio en el uso del suelo es una de las causas del cambio climático (Ennis y Marcus, 1996; Maass, 2003), y también puede desencadenar impactos ecológicos (Salati, 1991; Lewis, *op. cit.*), como por ejemplo, el detrimento de los beneficios que brinda la vegetación al constituir una superficie de intercambio de energía con la atmósfera, modular el clima de una región determinada y representar un reservorio natural de CO₂ (Dickinson, 1987; Giambelluca, 2003). Por lo tanto, la deforestación y además la energía disipada en grandes extensiones provocan cambios importantes en el clima local y regional (Pokorný, *op. cit.*), como por ejemplo, la destrucción de los mecanismos que controlan las concentraciones de CO₂ en la atmósfera (Chambers, *et al.*, 2001). Otra de las consecuencias climáticas al cambiar el tipo de cobertura vegetal, es la

disminución de la precipitación a nivel regional (Wagner y Lenz, 1989; Kelliher, *et al.*, 1993; Randow, *et al.*, 2004). Así, la baja disponibilidad de agua tiene efectos directos en la vegetación e interviene en todos los procesos fisiológicos de la misma (Clements, 1970).

La transpiración vegetal es uno de los mecanismos que se ven afectados por cambios ambientales generados por la deforestación, debido a que el ecosistema se enfrenta a condiciones microclimáticas desfavorables (Shukia, *et al.*, 1991; Giambelluca, 2003). Por ejemplo, el aumento de la temperatura en la superficie del suelo, durante y después de la deforestación, provoca una disminución en el crecimiento del bosque (Lewis, 1998). En el crecimiento vegetal, existe un intervalo de temperatura que representa el óptimo fisiológico según la especie (Salisbury y Ross, 1994; Kramer y Kozloski, 1998). Por lo general, la temperatura en la que crece cada planta es la óptima para la fotosíntesis, sin embargo, cuando dicha variable ambiental se eleva, puede afectar la eficiencia del proceso (Salisbury y Ross, 1994), por ejemplo, en las plantas C₃, las temperaturas elevadas pueden ralentizar el mecanismo de fijación de CO₂ (Leegood, 1995). Esto puede generar cambios importantes en el control estomático y ocasionar una disminución en la productividad vegetal, dado que existe una correlación positiva entre la transpiración del ecosistema y su productividad (Mass, 2003).

En el caso de México, el grado de deforestación que fomenta el crecimiento de los pastizales sobre los bosques es el siguiente: de acuerdo con el inventario forestal nacional más reciente, las tasas de deforestación varían entre 370 mil y 1 500 millones de hectáreas por año (Velázquez, *et al.*, 2001). Con base en esto, el bosque de pino-encino de las zonas templadas sub-húmedas, ha cedido, al menos, 21 % de su superficie a la ganadería (Toledo y Ordoñez, 1989), por lo que el área total de bosques y selvas juntos, es de 51.5×10^6 ha, mientras que el de zonas para agricultura y pastizales juntos, es de 51.7×10^6 ha (Klooster y Masera, 2000).

Finalmente, en el análisis de las propiedades energéticas y la evapotranspiración de un ecosistema, se pueden hacer estimaciones del microclima local (Barradas 2000) y entonces comprender el impacto ecológico derivado de los cambios en la distribución de la energía y la alteración ambiental en los ecosistemas vulnerables.

3. OBJETIVOS

General:

Evaluar el balance de energía y el desempeño ecofisiológico de dos comunidades vegetales contrastantes en la Región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz.

Particulares:

Determinar el Índice de área Foliar en una comunidad de pinos y un pastizal en diferentes épocas del año.

Determinar la conductividad estomática de las dos comunidades contrastantes.

Determinar el flujo de calor latente (transpiración) y sensible en las dos comunidades contrastantes.

Determinar la redistribución de la energía radiante en ambas comunidades y el efecto del cambio en el uso del suelo en la evapotranspiración del bosque (comunidad de pinos).

4. HIPÓTESIS

El bosque de pino-encino y el pastizal presentan diferencias en la absorción y distribución de la energía radiante y por ello se espera que el bosque utilice más energía radiante en los mecanismos evapotranspirativos que el pastizal.

5. MATERIALES Y MÉTODO

5.1 Descripción del área de estudio

El sitio de estudio, se encuentra en el poblado de La Joya, del municipio de Acajete de la Región de las Grandes Montañas, en el estado de Veracruz. Esta zona forma parte de la vertiente húmeda (barlovento), en la ladera oriental del Cofre de Perote, del lado este de

la Sierra Madre Oriental que recibe la precipitación pluvial y humedad proveniente del Golfo de México (Meza, 1996). Se localiza geográficamente en los 19° 35' 32" N de latitud y 97° 02' 13" W de longitud a una altitud de 2100 msnm. Se encuentra en una zona ganadera donde los pastizales mantienen actividad de pastoreo para el ganado bovino con zonas de bosque fragmentado y con cierto grado de conservación.



Figura 1. Fotografía satelital de la Región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz, donde se halla el poblado de la Joya y otras localidades. (Google Earth, 2005).

5.1.1 Clima

El clima es de tipo templado húmedo, con una temperatura media anual de 17.4 °C y una precipitación media anual de 723.7 mm (Gómez-Pompa, 1978). En estos bosques, la frecuencia de neblinas puede ser de 10 días, aproximadamente (Fitzjarrald, 1986).

5.1.2 Suelo

En esta zona, el suelo es de tipo andosol o con procesos de andosolización, por encontrarse en la zona montañosa donde prevalece este tipo de suelo, que se ubica desde los 1200 hasta los 4200 msnm (Meza, 1996). El suelo se caracteriza por tener un pH de neutro a ácido (Wagner y Lenz, 1989).

5.1.3 Vegetación

El tipo de vegetación es bosque de pino-encino con algunas especies de matorrales con izotes y matorrales espinosos (Gómez-Pompa, 1978). Este tipo de bosque se encuentra entre el ecotono del bosque caducifolio (2000 msnm) y el límite del bosque de pino-encino (3000 msnm), como parte del perfil altitudinal de la vegetación del Cofre de Perote. El estrato arbóreo del bosque de pino-encino tiene un intervalo de 15 a 25 m de altura (Meza, 1996).

5.2 Material Vegetal

Las especies de árboles que se utilizaron para realizar las mediciones en el bosque fueron: *Pinus patula* y *Quercus crassifolia* por ser las dominantes del lugar, y en el pastizal fue *Lolium multiflorum* (Rye grass) por ser la especie de pasto que presentó mayor cobertura en el sitio de estudio. De este modo, las características de cada especie se describen a continuación:

Pinus patula Schied & Deppe. Los árboles maduros pueden alcanzar de 20 a 30 m de altura, y hasta 40 m muy ocasionalmente. Son notables por su corteza papirácea, escamosa y de color rojizo en la parte superior del tallo y en las ramas. Tiene una raíz pivotante con raíces laterales bien distribuidas y su profundidad puede aumentar con facilidad en suelos bien irrigados. Es susceptible al daño físico por el viento y por las sequías. Crece en gran variedad de suelos, prefiriendo los acídicos profundos y húmedos. Se establece de forma natural en los estados de Querétaro, Hidalgo, México, Puebla y Veracruz. Dentro de su área de distribución natural se encuentran en lugares de cálidos a frescos, a menudo en valles elevados, montanos y húmedos (Andrew, 1992).

Quercus crassifolia Humb. & Bonpl. Arbol de 10-12 m de alto, algunas veces hasta de 20 m, diámetro de 30-40 cm, corteza oscura y acanalada. Presentan un haz de hojas jóvenes con un denso tomento y las hojas son tardíamente decíduas, al madurar muy gruesas y rígidas, el envés de color verde oscuro brillante y repleto de tomento. Esta especie se localiza en asociaciones vegetales de encino en intervalos altitudinales entre 600 y 2450 m snm; también es común en asociaciones pino-encino entre los 1400 y 2950 m snm. Suele aparecer en bosques de pino entre 1600 y 2300 m snm. Su tallo es usado para la fabricación de implementos agrícolas, y también como leña o para elaborar carbón (González, 1993).

Lolium multiflorum Lam. (Rye grass). Este pasto presenta una hoja de 4 a 10 mm de ancho y de 6 a 20 cm de largo, y es de color verde brillante. Los tallos se comprenden en nodos e internados, en el que cada internado sostiene una hoja. El sistema radicular es altamente ramificado y denso, con muchas fibras y raíces adventicias. Se adapta mejor a climas frescos y fríos, creciendo mejor de 20 a 25 °C. Es un pasto de una gran palatabilidad y digestibilidad, lo cual lo hace altamente valioso para el forraje de los sistemas ganaderos. Además de otros países, este pasto es una especie importante forrajera en el centro de México. Aunque es una planta anual, en climas templados, algunos tipos pueden ser bianuales, perennes de vida corta o perenne. Es de rápido establecimiento en el terreno y su crecimiento puede llegar a tener un alcance extensivo. Tiene un amplio intervalo de adaptabilidad al tipo de suelo, pero se establece mejor en suelos húmedos, siendo tolerante a suelos de ácidos a alcalinos (pH de 5 a 7.8). Puede ser relativamente tolerante a la defoliación, pero vuelve a crecer en periodos de por lo menos tres semanas de duración, lo cual, la vuelve una especie forrajera propicia para una buena rotación del ganado (Hannaway, *et al.*, 1999).

5.3 Mediciones

5.3.1 Teoría

El balance energético de un ecosistema se representa en forma de diferentes flujos a partir de la primera ley de la termodinámica en la que la energía disponible en el medio o la radiación neta se parte o disipa en diferentes formas. Un modelo sencillo del balance de energía es la siguiente expresión:

$$Q_N = Q_E + Q_H + Q_S + Q_A \quad (1)$$

donde Q_N es la radiación neta o la energía disponible ($W m^2$), Q_E es el flujo de calor latente (que se identifica con la evapotranspiración), Q_H es el flujo de calor sensible (destinado a calentar las diferentes capas del aire), Q_S es el flujo de calor en el suelo y Q_A es el transporte horizontal (advección) de energía producida por el viento. Sin embargo, Q_S puede ser despreciada debido a que la proporción diaria promedio es muy baja para ser estimada, en comparación con los demás flujos. De igual manera, Q_A puede despreciarse al instalar los instrumentos en un área homogénea de al menos un kilómetro de distancia a barlovento (Barradas y Fanjul, 1985).

La energía necesaria para aumentar o disminuir la temperatura del aire, en relación con la energía que evapora el agua disponible en el medio se puede conocer mediante la proporción de pérdida de flujo de calor sensible y de calor latente. Dicha proporción, se determina a través de la razón de Bowen:

$$\beta = \frac{Q_H}{Q_E} \quad (2)$$

donde β representa la unidad cuando Q_H y Q_E son del mismo valor, y con base en esto, β puede ser mayor o menor a la unidad si Q_H es mayor que Q_E o Q_E es mayor que Q_H , respectivamente.

Una forma de medir la evapotranspiración de una hoja o de una fracción del dosel vegetal es a partir del modelo de Penman-Monteith, el cual tiene la ventaja de emplear

pocos parámetros físicos y fisiológicos (Bosveld y Bouten, 2001). El modelo que se ha empleado para realizar esos cálculos es el siguiente:

$$\lambda ET = \frac{\Delta(Q_N) + \rho_a C_p (dpv) / r_a}{\Delta + \gamma(1 + r_s / r_a)} \quad (3)$$

donde, λET es la tasa de evapotranspiración ($\text{kg m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en plano del área de la hoja, λ es el calor latente de vaporización (kJ g^{-1}), Δ es la pendiente de la curva de saturación de la presión de vapor ($\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$), Q_N es el flujo de la radiación neta (W m^{-2}), ρ_a es la densidad del aire a una presión constante (kg m^{-3}), C_p es el calor específico del aire a una presión constante ($\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$), dpv es el déficit de presión de vapor del aire (k Pa), γ es la constante psicrométrica ($\text{Pa } ^\circ\text{K}^{-1}$), r_s y r_a son la resistencia estomática (s m^{-1}) y la resistencia aerodinámica de la hoja (s m^{-1}), respectivamente (FAO, 2004).

Para conocer el grado de saturación de vapor de agua en el aire, se calculó el dpv con la siguiente expresión:

$$dpv = e_s - e \quad (4)$$

donde e_s (Pa) es la presión de vapor de saturación, que fue calculada por:

$$e_s = (6.11) \cdot 10^{(7.3 \cdot T_A / 237.3 + T_A)} \quad (5)$$

donde T_A ($^\circ\text{C}$) es la temperatura del aire, y e (Pa) es la presión de vapor de agua actual y se calculó con la siguiente expresión:

$$e = e_s \cdot Hr / 100 \quad (6)$$

donde Hr (%) es la humedad relativa del aire (Barradas, 1994).

Uno de los factores físicos que se establece en función de la densidad y distribución del dosel vegetal, así como de su altura es la medición de la resistencia

aerodinámica ($s\ m^{-1}$) que se estimó con la siguiente relación:

$$r_a = \left[\frac{1}{k^2 \cdot u} \right] \ln \left[\frac{z_w - d}{z_0} \right] \ln \left[\frac{z_w - d}{0.2 \cdot z_0} \right] \quad (7)$$

donde Z_w es la altura a la que fue medido el viento (m), d es el nivel de cero desplazamiento, es decir la altura de la superficie activa que determina el grado de desviación del volumen de aire ejercido por la vegetación (m), K es la constante de von Karmann, u es la rapidez del viento ($m\ s$) y Z_0 es una medida de la heterogeneidad aerodinámica de la superficie, en este caso, de la vegetación (m) (Diekkrueger, 2003).

Como parte de los factores fisiológicos, se determinó la conductividad estomática y se calculó la resistencia estomática (r_s) a partir de su inverso con la siguiente expresión:

$$r_s = 1/g_s \quad (8)$$

Así mismo, se calculó la resistencia del dosel (r_d) ($s\ m^{-1}$) a partir de su inverso o conductividad del dosel (g_d), el cual se determinó de la siguiente forma:

$$1/r_d = g_d = (g_s) (IAF) \quad (9)$$

donde IAF representa el índice de área foliar ($m^2\ m^{-2}$) (Barradas, 1994).

Una técnica para determinar la transpiración de un árbol, es la medición del flujo de savia en el sistema vascular a través de un sensor que se inserta en el tronco. Durante el funcionamiento del sensor, un calentador genera pequeños pulsos de calor, y estos, al ser conducidos por el movimiento ascendente de la savia, son detectados por tres termopares. Los datos obtenidos son convertidos a velocidades de pulsos calóricos conductivos y a partir de esto se calcula el flujo de savia mediante la siguiente ecuación:

$$J = (p_c / p_w \cdot c_w) \cdot (\sum V_i \cdot A_i) \quad (10)$$

donde J es el flujo de savia ($\mu\text{l s}^{-1}$), pc es el calor volumétrico específico de la madera húmeda ($\text{J } ^\circ\text{C}$), $pw cw$ es el calor volumétrico específico del agua ($\text{M J m}^{-3} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$), V_i es la velocidad de la savia en cada sensor ($\text{mm}^{-3} \text{ s}^{-1}$) y A_i es el área que cubre cada sensor (mm^2). El componente pc se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$pc = \frac{Q}{e^{\Pi r^2 \Delta t m}} \quad (11)$$

donde Q es el calor al comienzo de un pulso calórico (J m), e es el logaritmo base, Π es el número pi (3.1416...), r^2 es la distancia entre el termopar y el calentador (0.006m) y $\Delta t m$ es el diferencial de temperatura de cada termopar. Así mismo, el valor de Q se estimó con la siguiente expresión:

$$Q = (t) (I^2) (Rh/L) \quad (12)$$

donde t es el tiempo de calentamiento (8 s), I^2 es la corriente del calefactor (A) y Rh/L es la resistencia del calefactor por metro ($1041 \text{ } \Omega \text{ m}$). El componente I^2 fue calculado de la siguiente forma:

$$I = Es/Rs \quad (13)$$

donde Es representa el voltaje aplicado al sensor (V) y Rs la resistencia del sensor ($40 \text{ } \Omega$) (Thermal Logic, 2001).

5.3.2 Desarrollo de las mediciones

El área delimitada del sitio de estudio fue de 5.250 y 13.248 m^2 en el bosque y el pastizal, respectivamente. Las mediciones y monitoreos de datos en cada sitio de estudio se realizaron en las épocas, húmeda (junio y agosto), de “nortes” (octubre y noviembre) del 2003 y seca (marzo) del 2004. En cada época, las mediciones se realizaron durante ocho días, de los cuales cuatro fueron en el bosque y otros cuatro en el pastizal. Dentro del

sitio de estudio en el bosque, se escogieron previamente diez individuos de *Pinus patula* y *Quercus crassifolia* en buen estado aparente de salud, mientras que en el pastizal la especie de pasto fue *Lolium multiflorum*. Aunque en el pastizal se rotaban ciertas áreas para la alimentación del ganado, siempre se consiguió realizar todas las mediciones en un solo sitio.

Mediante la colocación de un tubo telescópico se realizaron las mediciones microclimáticas a un metro de altura por encima del dosel vegetal en el bosque y el pastizal durante quince días en cada sitio. En el caso del bosque, el tubo telescópico se instaló en el ápice del pino previamente escogido. Debido a que la respuesta buscada en el bosque y el pastizal se restringió al estudio de la transpiración diurna, las mediciones microclimáticas y las marchas diurnas de conductancia estomática se llevaron a cabo de las 6:00 a las 18:00 hora local (hl).

La radiación neta se midió con un radiómetro neto tipo Rebs (Q-7.1, Campbell Scientific, Seattle, Washington, EUA). La dirección y rapidez del viento se midieron con una veleta-anemómetro (05103, R.M. Young, U.S.A.). La temperatura y humedad relativa del aire se midieron con dos termopares y sensores de humedad (HMP35C, Vaisala, Finlandia) y HOBO (H8 Pro RH/Temp, U.S.A.). Todo este instrumental (excepto el HOBO) se conectó a un *data logger* (CR23X, Micrologger, Campbell Scientific, INC., U.S.A.), que realizó el monitoreo de los datos cada minuto de 6:00 a 18:00 (hl) durante los ocho días de medición en cada sitio. Durante todo este tiempo, se utilizaron dos módulos de almacenamiento (SM192, Campbell Scientific, INC., U.S.A.) para guardar los datos obtenidos. Estos fueron revisados y depurados cada tercer día con el fin de volverse a usar y continuar las mediciones. Posteriormente se utilizó el programa computacional PC208 (Datalogger Support Software, U.S.A.) para cargar los programas a la *data logger* necesarios para enviarle instrucciones y la recuperación de los datos.

Las mediciones de conductividad estomática en marchas diurnas se realizaron con un porómetro de difusión de gases (LI-1600, LI-COR, Lincoln, NE, U.S.A.). En el bosque, se escogieron lugares accesibles en el dosel y se hicieron las mediciones en tres fascículos de cinco acículas por árbol de diez individuos de cada especie, mientras que en el pastizal, se escogió una hoja de cinco pastos diferentes. Las mediciones se realizaron a partir de las 8:00 hl. debido a que las hojas aún permanecían húmedas antes de esta hora.

Se realizaron mediciones de flujo de savia con dos sensores (Thermal Logic, Pullman, Washington, U.S.A.) en un árbol de *Pinus patula* y *Quercus crassifolia* seleccionados en el sitio de estudio del bosque. Las mediciones solo se realizaron el 26 de noviembre de 2003 y 25 de marzo de 2004, para conocer la respuesta de la transpiración en los árboles dominantes del sitio de estudio en dos épocas contrastantes. Durante estos días el flujo de savia se midió en forma simultánea a la del microclima y las de conductividad estomática en los meses evaluados. Los sensores se insertaron en el tronco de cada árbol y se conectaron a un *data logger* (21X, Micrologger, Campbell Scientific, Inc. Logan, UT, U.S.A.) que realizó las mediciones cada veinte minutos a lo largo del día. Se utilizaron los módulos de almacenamiento de datos con el procedimiento antes mencionado. Se midió el grosor del corcho, extraído del tronco para insertar los sensores, y la circunferencia del tronco al nivel de cada sensor, como parte de los datos necesarios para calcular la velocidad de la savia de cada árbol. También fue medido el diámetro de la sombra proyectada por la cobertura del árbol de cada especie, al que se midió con los sensores de flujo de savia.

Se midió el área foliar de los árboles dentro del área de estudio en el bosque, empleando un medidor de índice de área foliar (LAI-2000, LI-COR, Lincoln U.S.A), y se calculó el área de cobertura proyectada por el dosel de cada árbol mediante la medición del área de un círculo. Para obtener el área foliar en el sitio de estudio del pastizal se cortaron cinco metros cuadrados de pasto en cinco puntos al azar. Posteriormente, se midió el área foliar de cada hoja de un conjunto de pastos con un sensor de área portátil (LI-3000A, LI-COR, U.S.A.) y después se determinó su peso seco con una balanza granataria (ADAM, AFP-110 L, U.S.A.). Con base en esto, se calculó el área foliar de cinco metros cuadrados mediante su peso seco y después en un metro cuadrado de pasto.

5.3.3 Análisis y cálculo de las variables

A partir del muestreo de datos microclimáticos medidos cada minuto durante los días evaluados en cada sitio de estudio, se elaboraron bases de datos de cada época, y de éstas se obtuvo un conjunto de datos en intervalos de 20 minutos para cada variable. De este conjunto de datos, se calculó el promedio de cada variable en los días evaluados de los

dos sitios de estudio, para representar su respuesta en forma gráfica. Así mismo, a partir de las bases de datos de cada época, se calcularon los promedios de cada variable que fueron usados en los cálculos del balance de energía. Para conocer la magnitud de Q_N , T_A , dp_v y R_v entre el bosque y el pastizal, se realizó una prueba de t-student de un día promedio. Se calculó la radiación neta acumulada durante su variación diurna, mediante el cálculo de la integral de la curva generada por los datos.

Se utilizó el modelo de Penman-Monteith (ecuación 3) para calcular la evapotranspiración de cada sitio de estudio a partir del cálculo del déficit de presión de vapor (ecuación 4), la resistencia aerodinámica (ecuación 7) y el inverso de la conductividad estomática (ecuación 8). Así mismo, mediante la conductividad estomática y el índice de área foliar medidos, se calculó la resistencia del dosel (ecuación 9) para conocer el grado de transferencia de vapor de agua entre la vegetación y la capa límite en el bosque y el pastizal. De esta manera, se calcularon los promedios de los datos obtenidos a partir de las mediciones de resistencia estomática e índice de área foliar. El valor de Q_H no fue medido, sino que fue calculado a partir de la diferencia entre Q_N y Q_E con el modelo del balance de energía (ecuación 1). Así mismo, se calcularon las proporciones de energía empleada en la evapotranspiración y el caldeoamiento del aire utilizando la razón de Bowen (ecuación 2).

De los datos obtenidos por los pulsos calóricos, se transformaron a velocidades mediante el programa computacional HPANAL usado como macro en una hoja de cálculo del programa Excell. Así, se calcularon las velocidades del flujo de savia (ecuación 10) en el árbol seleccionado por cada especie en el sitio de estudio del bosque. A partir de este cálculo, y el índice de área foliar del árbol, se determinó su transpiración a lo largo de un día en el mes evaluado. El valor de la transpiración por árbol en unidad de volumen ($\text{mm}^3 \text{ s}^{-1}$) fue convertido en unidad de energía (W m^{-2}) para hacer una validación con la transpiración obtenida a partir del modelo de Penman-Monteith y así validar ambos resultados. También, se calculó, mediante la integral de la curva generada por los datos de la transpiración obtenida por el modelo de Penman-Monteith y la técnica del flujo de savia, la tasa de transpiración por día para cada mes evaluado.

6. RESULTADOS

6.1 Variables microclimáticas en el bosque y el pastizal

Es importante señalar que las variables microclimáticas y ecofisiológicas fueron obtenidas en un mismo periodo de tiempo en cada época, sin embargo, las mediciones realizadas en el bosque y el pastizal no corresponden a los mismos días, por lo que su respuesta puede verse desfasada entre ambos sistemas. Así mismo, resulta importante mencionar que ocurrió un evento de "norte" en el mes de marzo, durante los días de medición en el pastizal. Esto provocó nublados y lluvias constantes, lo que afectó la respuesta de dichas variables en esta época.

La respuesta de la radiación neta (Q_N) a lo largo del día, en las épocas climáticas estudiadas se presenta en la Fig. 2. La Q_N se incrementó gradualmente en las primeras horas de la mañana y alcanzó valores máximos alrededor del medio día. Su respuesta fue más variable entre las 10:00 y las 15:00 hl. Después fue disminuyendo conforme avanzó el día. Por lo general, Q_N presentó valores negativos de 6:00 a 6:40 hl, y de las 17:00 hl. en adelante. La Q_N máxima fue de 1078.3 W m^{-2} perteneciente al pastizal en el mes de agosto de la época húmeda y la mínima de 0.003 W m^{-2} se presentó en el pastizal durante la época seca. El valor máximo y mínimo de la Q_N acumulada fue de 13.9×10^6 y $5.4 \times 10^6 \text{ W m}^{-2}$ en el pastizal (agosto) y el bosque (noviembre), respectivamente. La Q_N promedio fue, significativamente, mayor en el pastizal que en el bosque en todas las épocas ($P < 0.001$), excepto en el mes de marzo ($P = 0.09$), donde presentó el valor de 202.2 y 195.1 W m^{-2} en el bosque y el pastizal, respectivamente (Tabla 2).

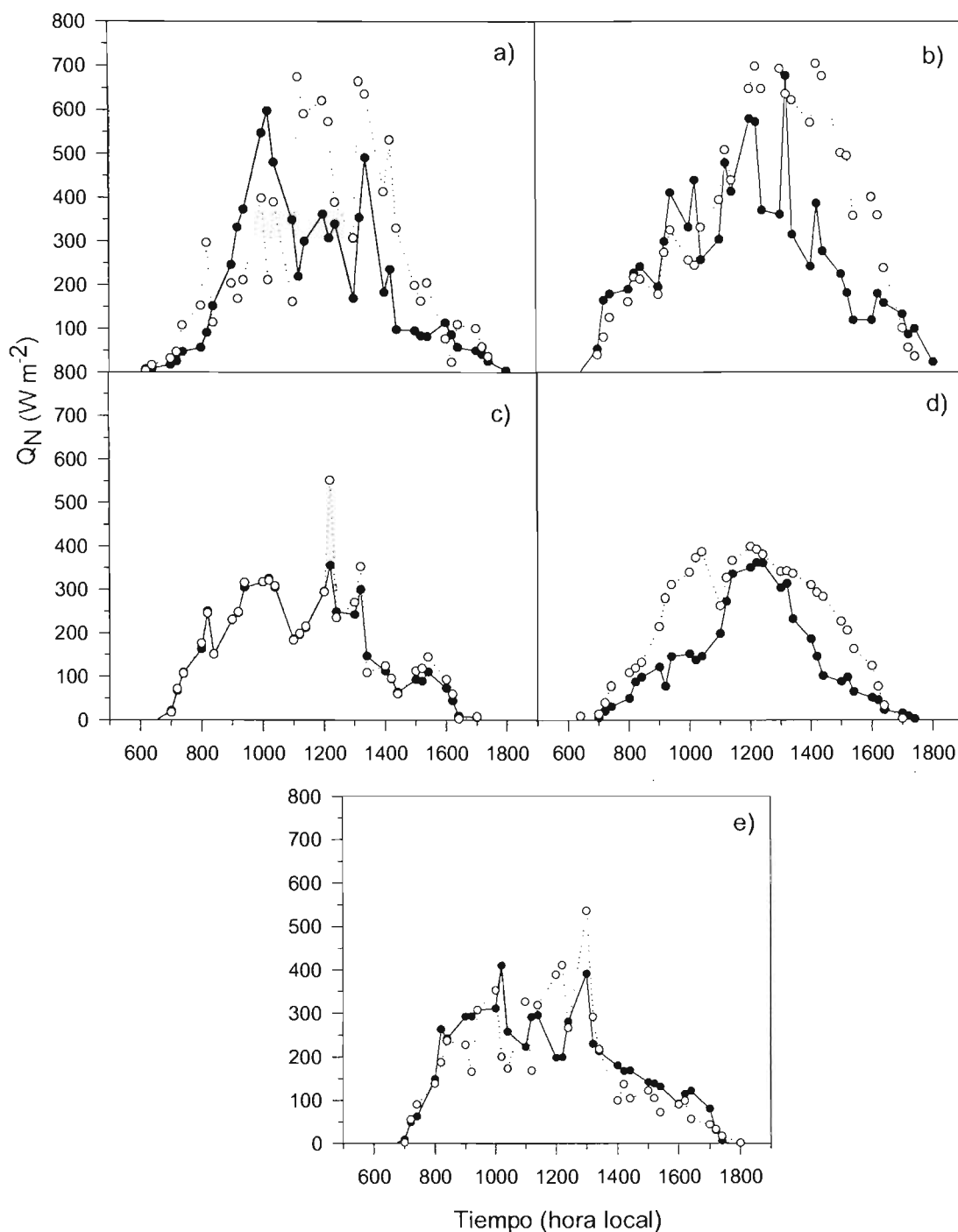


Figura 2. Variación diaria de la radiación neta (Q_N) promedio en el sitio de estudio del bosque (●) y del pastizal (○) en los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre (d) de 2003 y marzo (e) de 2004.

La marcha de la temperatura del aire (T_A) se presentó en aumento durante las primeras horas de la mañana hasta alcanzar sus valores máximos entre las 10:00 y las 14:00 h, para posteriormente disminuir. La T_A máxima se presentó en el pastizal (23.8 °C) en el mes de junio de la época húmeda y la mínima en el bosque (4.57 °C) en noviembre en la época de "nortes". Así mismo, T_A fue más variable en el pastizal, a lo largo del día, que en el bosque (Fig.3). La T_A promedio fue mayor en el pastizal que en el bosque en todas la épocas ($P < 0.001$), excepto en el mes de octubre ($P = 0.08$), en donde fue de 14.6 y 14.7 °C en el bosque y el pastizal, respectivamente.

El comportamiento del déficit de presión de vapor (dpv) a lo largo del día para cada mes en las diferentes épocas climáticas estudiadas se muestra en la Fig. 4. Se observa que su respuesta tendió a incrementarse en las primeras horas de la mañana y después presentó un máximo alrededor del medio día para posteriormente disminuir conforme avanzaba la tarde. La distribución de la curva del dpv es variable entre el bosque y el pastizal. El dpv máximo (8.67 k Pa) se presentó en el pastizal en junio y el valor mínimo (0 k Pa) en el pastizal en el mes de agosto. El dpv promedio fue mayor en el pastizal que en el bosque ($P < 0.001$), excepto en el mes de octubre ($P = 0.15$) en el cual se presentó un valor de 2.1 y 1.97 k Pa en el bosque y el pastizal, respectivamente. Además, a pesar de la prueba estadística, el valor promedio del dpv fue mayor en el bosque (1.2 k Pa) que en el pastizal (0.9 k Pa) en el mes de noviembre.

La rapidez del viento (V_R) en las tres épocas de estudio fue diferente, pero con tendencia a formar una distribución en forma de campana (Fig.5). En general, se aprecia que V_R aumentó aproximadamente entre las 11:00 y las 14:00 h, y sus valores máximo (4.76 m s⁻¹) y mínimo (0 m s⁻¹) se presentaron en forma simultánea en el pastizal en el mes de agosto de la época húmeda. El valor de V_R promedio fue mayor en el pastizal que en el bosque en todas las épocas ($P < 0.001$), excepto, en el mes de marzo, que fue de 2.8 y 1.8 m s⁻¹ en el bosque y el pastizal, respectivamente, en donde la prueba estadística no detectó alguna diferencia significativa entre ambos sitios.

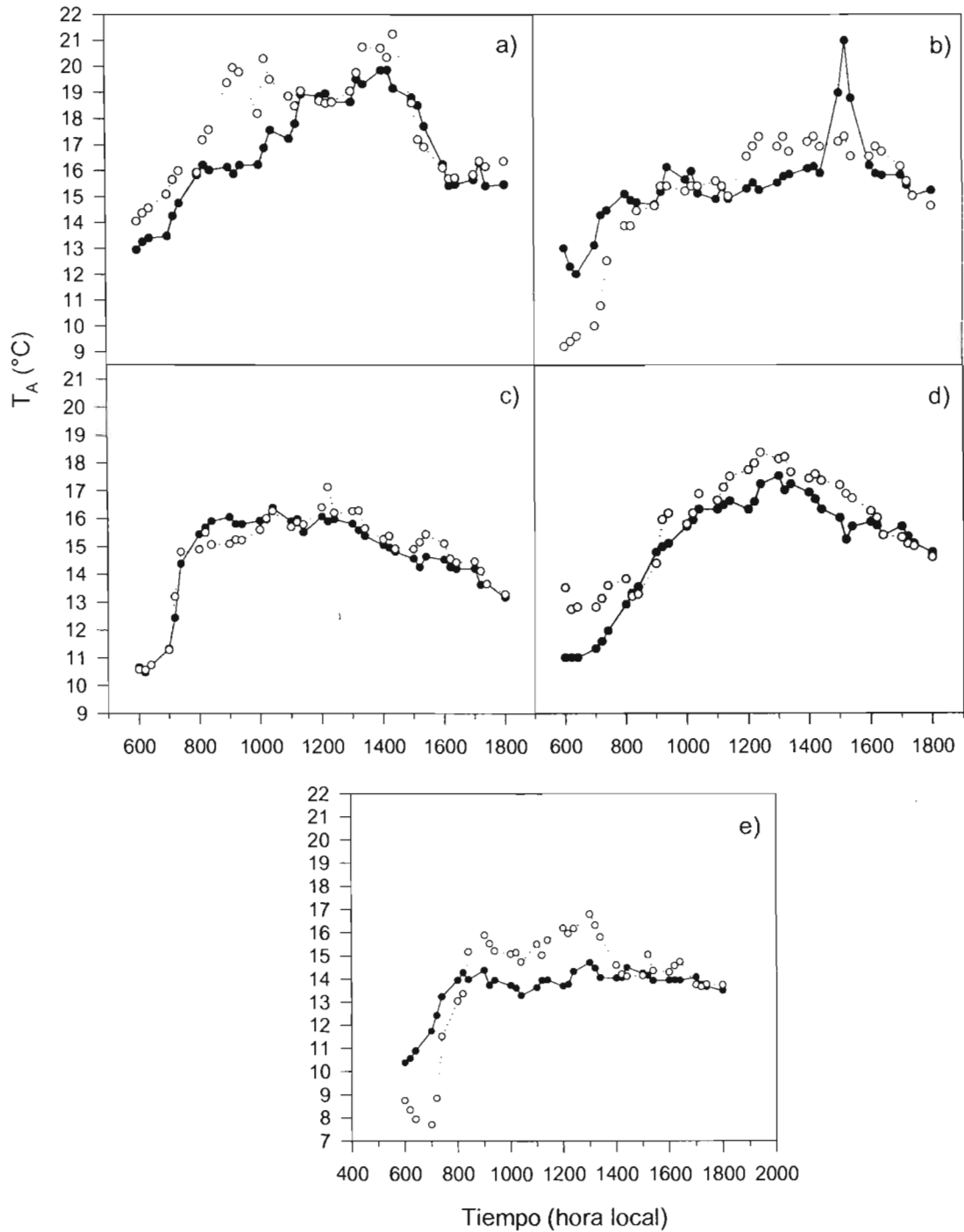


Figura 3. Variación diurna de la temperatura del aire (T_A) promedio en el sitio de estudio del bosque (●) y del pastizal (○) en los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre (d) de 2003 y marzo (e) de 2004.

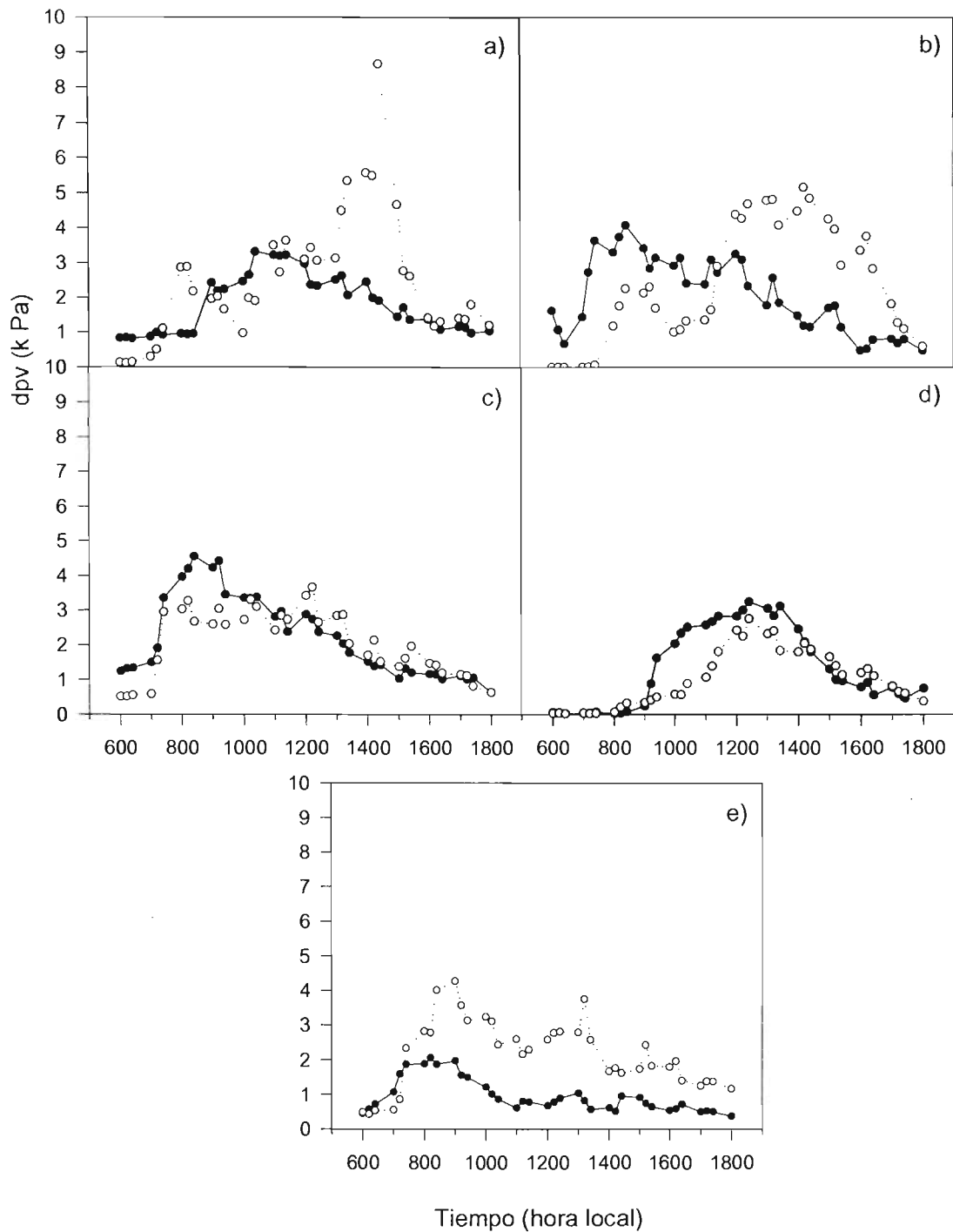


Figura 4. Variación diurna del déficit de presión de vapor (dpv) promedio en el sitio de estudio del bosque (●) y del pastizal (○) en los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre (d) de 2003 y marzo (e) de 2004.

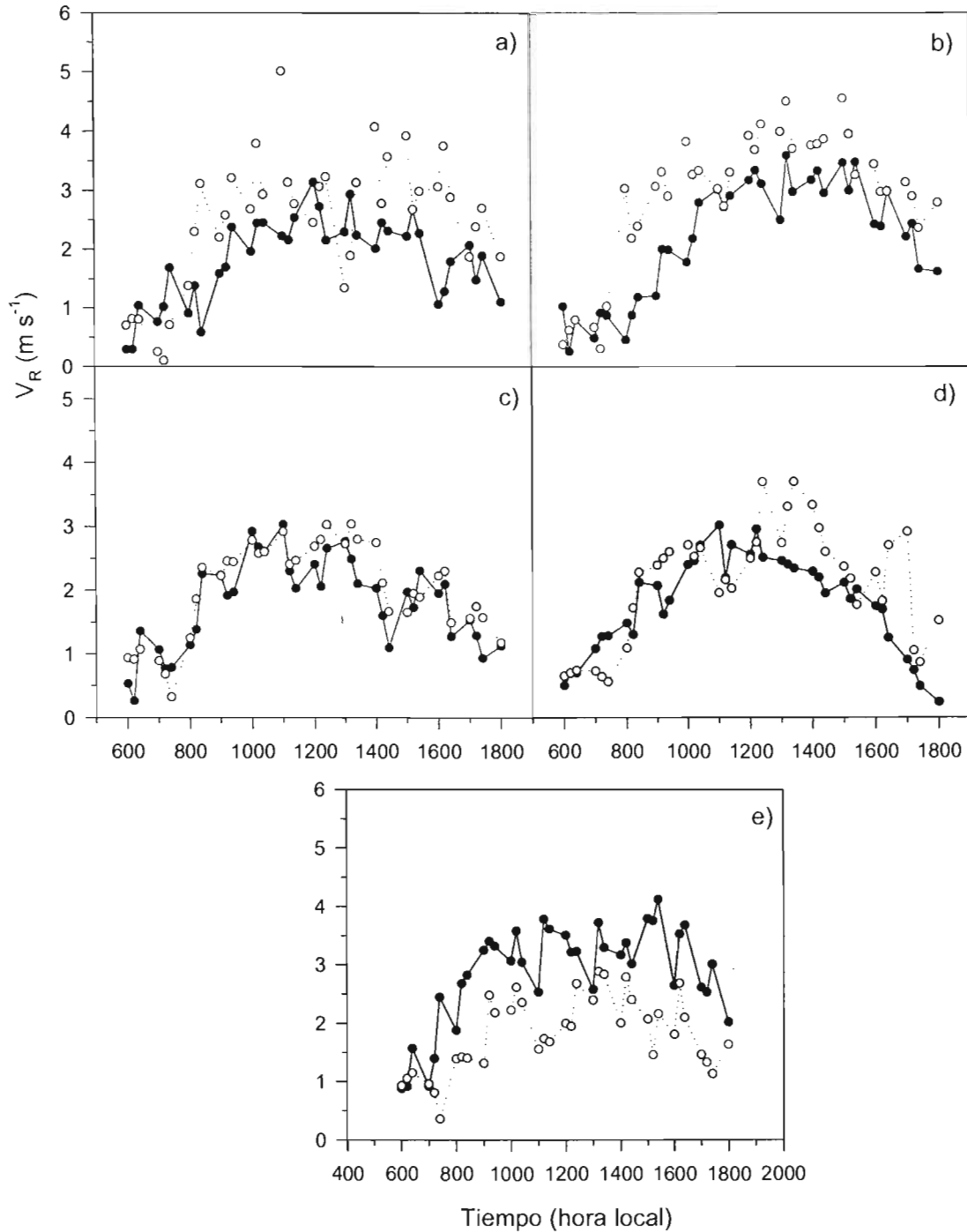


Figura 5. Variación diaria de la rapidez del viento (V_R) promedio en el sitio de estudio del bosque (●) y del pastizal (○) en los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre (d) de 2003 y marzo (e) de 2004.

6.2 Respuesta ecofisiológica y energética del bosque y el pastizal

El índice de área foliar (IAF) en el bosque corresponde solo a la especie de *Pinus patula*, debido a que el número de sus árboles (47) y densidad (0.009), fueron mayores a los de *Quercus crassifolia* con 7 y 0.001, respectivamente, en el sitio de estudio. De esta forma, IAF fue variable en el bosque, mientras que en el pastizal siempre fue de $1.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ en los meses de cada época. Por lo tanto, el valor más alto en el bosque fue de $6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ en la época húmeda con una tendencia a disminuir hacia la época de "nortes" y seca (Tabla 1).

Tabla 1. Índice de Área Foliar (IAF, $\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$) promedio de *P. patula* en el sitio de estudio del bosque (B) y *L. multiflorum* en el pastizal (P), y la resistencia estomática (r_s , s m^{-1}) promedio, del dosel (r_d) y aerodinámica (r_a) (8:00-18:00 hora local) en los meses evaluados de las diferentes épocas climáticas.

	JUNIO		AGOSTO		OCTUBRE		NOVIEMBRE		MARZO	
	B	P	B	P	B	P	B	P	B	P
IAF	6	1.2	5.47	1.2	5.3	1.2	5.1	1.2	4.7	1.2
r_s	0.3	1.16	0.45	1	0.9	0.92	1.3	0.8	0.56	1.3
r_d	0.04	0.6	0.06	0.6	0.14	0.7	0.17	0.6	0.1	0.8
r_a	9.02	20.7	7.4	18	9.03	26.3	9.13	25	6	29.2

La Fig. 6 muestra la variación de la resistencia estomática (r_s) en las hojas de los individuos de *Pinus patula* en el bosque y del pasto *Lolium multiflorum* en el pastizal, durante las marchas diurnas en las estaciones climáticas. La medición de la conductividad estomática, convertida posteriormente en resistencia (ecuación 8), empezó a las 8:00 hl para no sobrestimar su valor, ya que las hojas seguían mojadas por el rocío antes de este tiempo. Se observa que la respuesta de r_s fue disminuyendo durante la mañana hasta presentar sus valores más bajos entre 10:00 y 16:00 hl, y después se incrementó en el atardecer. El valor máximo fue de 4.76 s m^{-1} en el pastizal durante junio de la época húmeda y en el mismo mes se presentó el mínimo en el bosque con un valor de 0.5 s m^{-1} (Tabla 1). De esta forma, en la época húmeda el bosque presentó un menor r_s que el pastizal, y por lo tanto, la diferencia de r_s fue mayor que en las demás épocas. Al

contrario de esto, durante la época de "nortes" la respuesta de r_s fue similar entre ambos sistemas, mientras que en marzo la respuesta de r_s volvió a ser menor y mayor en el bosque y el pastizal, respectivamente (Figura 6).

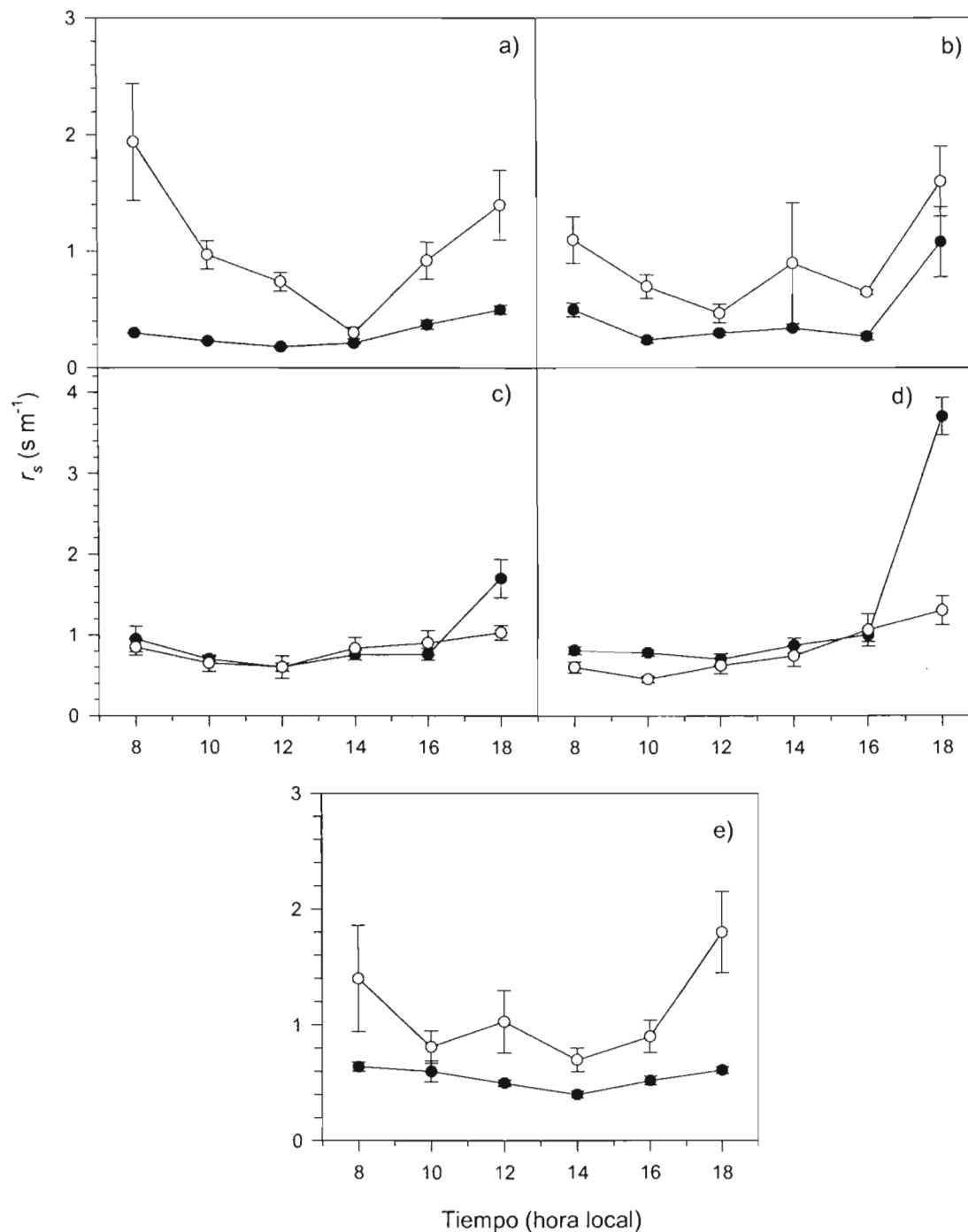


Figura 6. Resistencia estomática (r_s) del bosque (●) y el pastizal (○) en los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre (d) de 2003 y marzo (e) de 2004. Cada punto representa el valor promedio de los días evaluados y las barras el error estándar.

En todas las épocas, el valor de la resistencia del dosel (r_d) y aerodinámica (r_a) fue menor en el bosque que en el pastizal, y siguieron una tendencia similar en cada sistema (Figura 7). El valor máximo de r_d , fue de 0.8 s m^{-1} en el pastizal durante la época seca y el mínimo de 0.04 s m^{-1} en el bosque durante el mes de junio de la época húmeda. En cuanto a r_a , el valor máximo y mínimo fue de 29.2 s m^{-1} en el pastizal y de 6 s m^{-1} en el bosque, respectivamente, ambos en la época seca (Tabla 1). Al parecer, r_d del pastizal no presentó gran variación, excepto en el mes de noviembre y marzo, respectivamente, mientras que en el bosque fue menor en la época húmeda y posteriormente fue aumentando. La respuesta de r_a fue más variable en el pastizal: que en el bosque, sin embargo, se observa que tienden a aumentar y disminuir, respectivamente, desde la época húmeda hasta la seca (Figura 7).

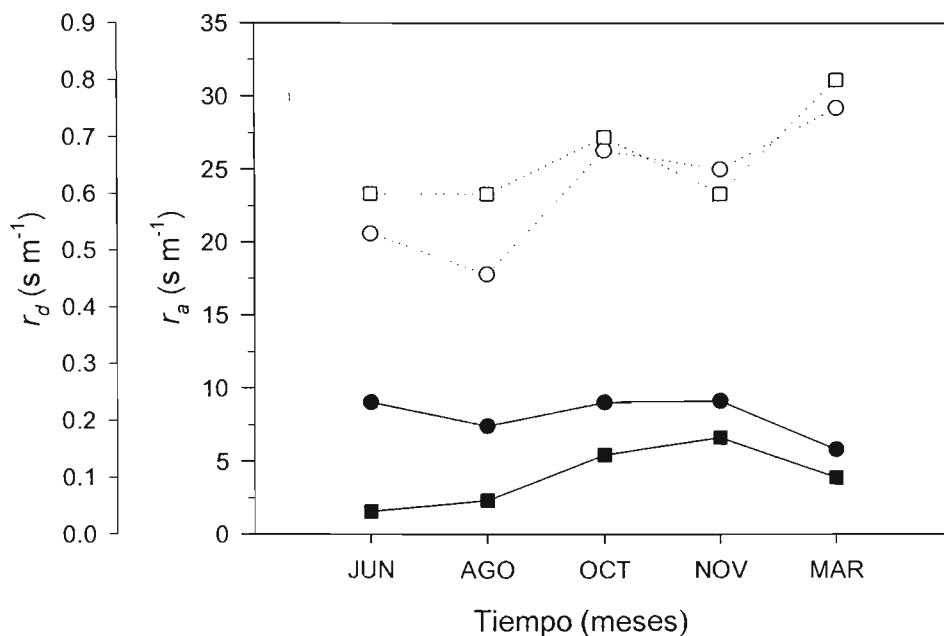


Figura 7. Resistencia aerodinámica (r_a) y del dosel (r_d) en el sitio de estudio del bosque (●), (■) y del pastizal (○), (□), respectivamente, en cada mes.

En la figura 8 se muestra la variación de la radiación neta (Q_N), el calor latente (Q_E) y el calor sensible (Q_H) en cada mes evaluado. Generalmente, cada flujo energético presentó una respuesta de aumento por la mañana, llegando a su máximo alrededor del mediodía y su disminución gradual por la tarde. De esta forma, se observa que Q_E y Q_H son de menor magnitud y varían de acuerdo con Q_N . También, se muestra que Q_H fue de

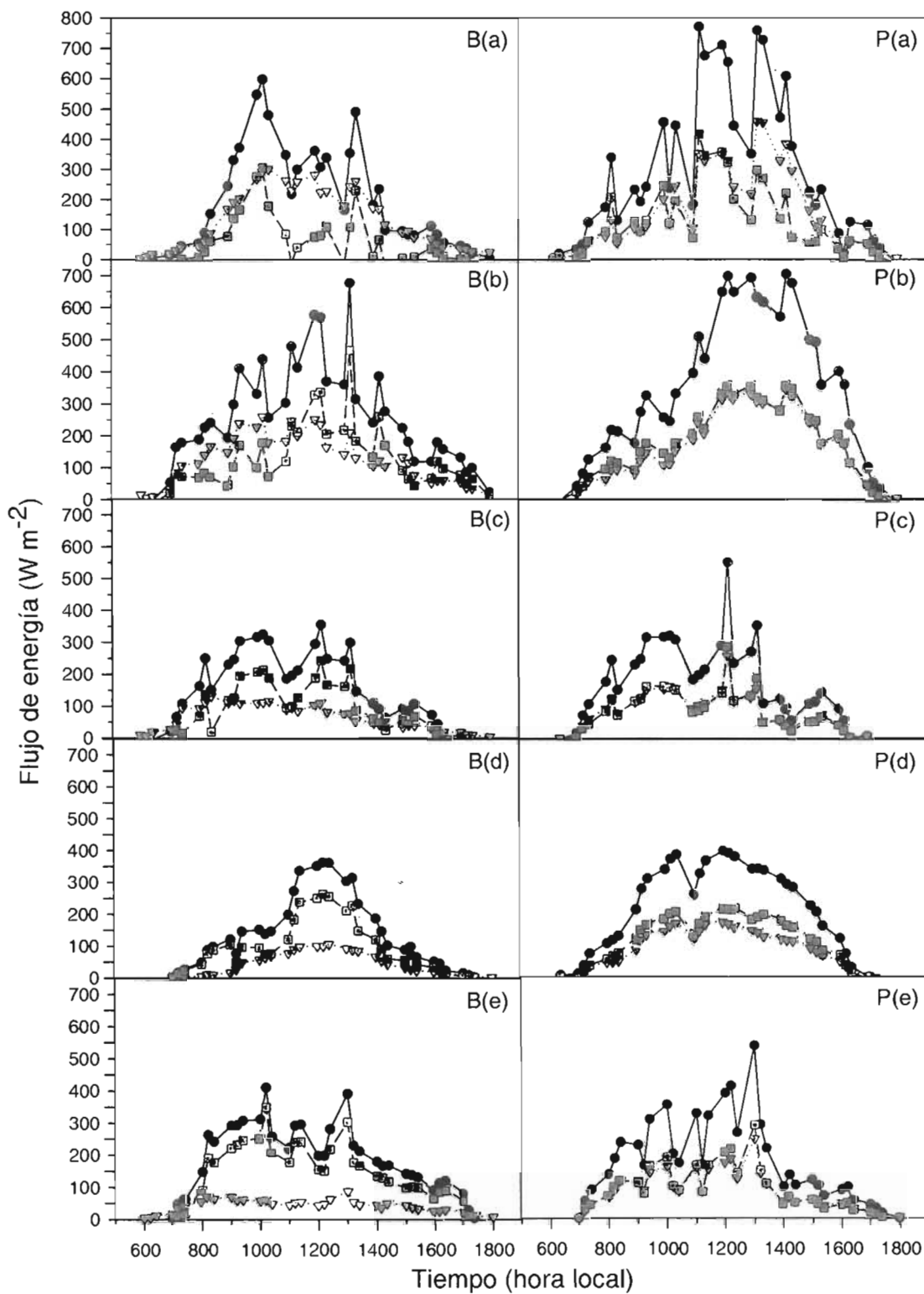


Figura 8. Variación diurna de la radiación neta (Q_N) (●), el calor latente (Q_E) (▼), y el calor sensible (Q_H) (■), en el sitio de estudio del bosque (B) y el pastizal (P) durante los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre de 2003 (d) y marzo de 2004 (e).

mayor magnitud que Q_E , excepto en la época húmeda, tanto en el bosque como en el pastizal, siendo más visible en el primero que en el segundo. Así mismo, en el cálculo de los mismos flujos a partir de Q_N promedio (Tabla 2), Q_E fue máximo en agosto con 131 y 113 $W m^{-2}$ y mínimo en noviembre con 36 y 67 $W m^{-2}$ en el bosque y el pastizal, respectivamente. La cantidad de Q_E en el bosque fue menor a la del pastizal, excepto en la época húmeda, y solo fue mayor que Q_H en el bosque en el mes de junio. El valor de Q_H máximo fue de 153 y 242 $W m^{-2}$ en el bosque (marzo) y el pastizal (agosto), respectivamente, y el mínimo de 66 y 114.4 $W m^{-2}$ en el bosque (junio) y el pastizal (octubre), respectivamente. La cantidad de Q_H fue mayor en el pastizal que en el bosque, excepto en la época seca con un valor de 153 y 127 $W m^{-2}$, respectivamente. En relación con Q_N , la fracción de Q_H fue mayor que Q_E en cada sistema durante todas las épocas, excepto en el bosque en junio, donde el 66 % de la energía se disipó en forma de Q_E y el 34% de Q_H . En contraste, el 24 % de la energía fue disipada por Q_E y el 76 % por Q_H en el bosque en la época seca.

Tabla 2. Flujos del balance de energía ($W m^{-2}$) de calor latente (Q_E), calor sensible (Q_H) y la razón de Bowen (β), calculados a partir de la radiación neta promedio (Q_N) en su variación diurna (6:00-18:00 hora local) para el sitio de estudio del bosque (B) y el pastizal (P) en los meses evaluados de las diferentes épocas climáticas.

	JUNIO		AGOSTO		OCTUBRE		NOVIEMBRE		MARZO	
	B	P	B	P	B	P	B	P	B	P
Q_N	192.9	271	271.5	355.2	173.5	187.4	140.5	228	202.2	195
Q_E	127	113	131	113	64.5	73	35	67	49.4	68
Q_H	66	158.4	140.4	242	109	114.4	105.4	161	153	127
Q_E/Q_N	0.6	0.4	0.5	0.5	0.37	0.39	0.2	0.3	0.2	0.3
Q_H/Q_N	0.3	0.6	0.5	0.5	0.6	0.6	0.7	0.7	0.7	0.6
β	0.5	1.4	1.07	2.1	1.7	1.6	3	2.4	3.1	1.8

Por otro lado, el valor de la razón de Bowen fue variable a lo largo del día durante las épocas climáticas en el bosque y el pastizal, siendo menos marcado en el segundo. Sin embargo, se puede notar que β es menor en el bosque que en el pastizal durante junio y

aproximadamente la primera mitad del día de agosto en la época húmeda. En las demás épocas, el valor de β fue mayor en el bosque que en el pastizal (Figura 9). El valor máxi-

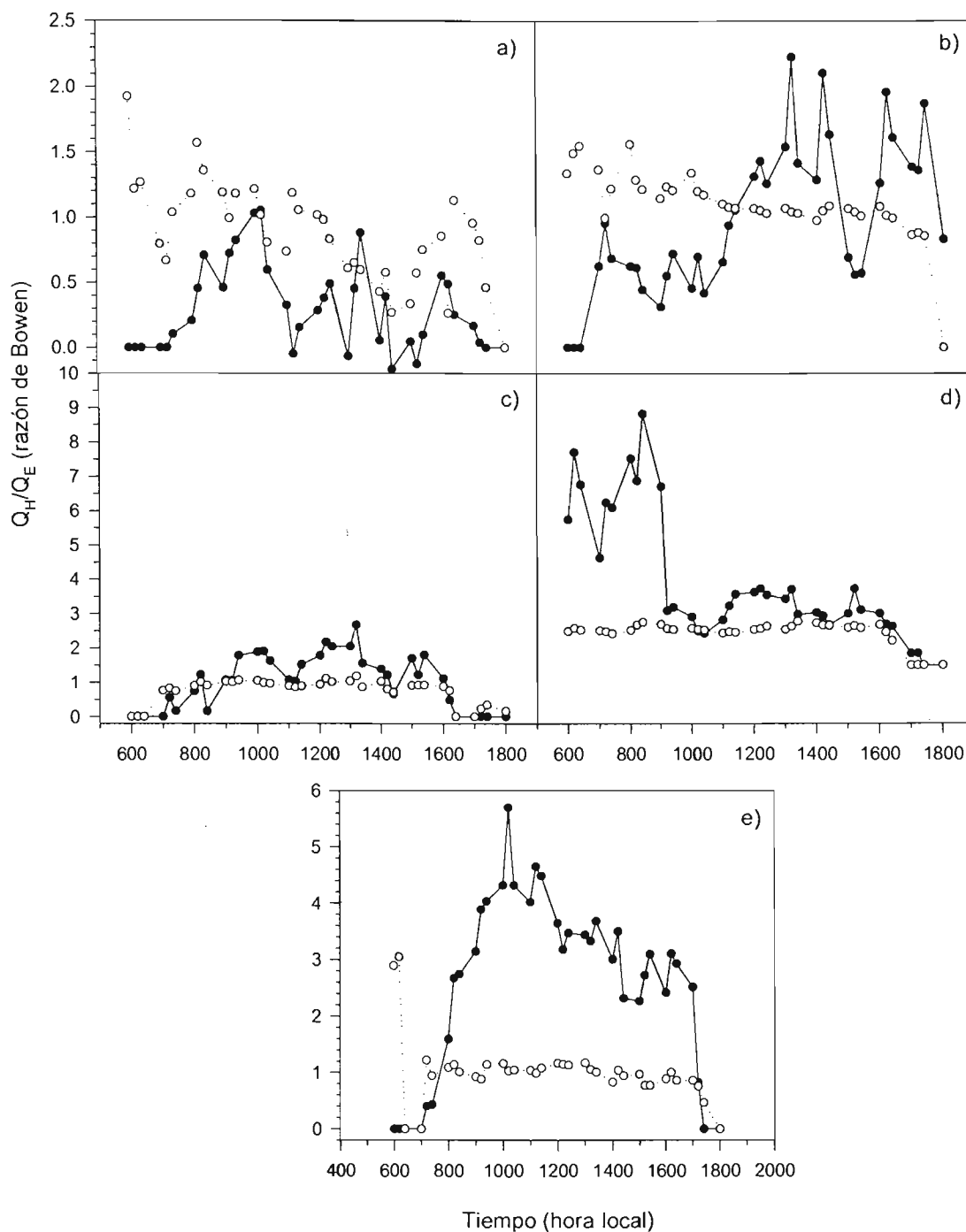


Figura 9. Razón de Bowen (β) en el sitio de estudio del bosque (●) y el pastizal (○) en los meses de junio (a), agosto (b), octubre (c), noviembre (d) de 2003 y marzo (e) de 2004.

mo y mínimo ($\beta = 3.1$ y 0.5) se presentaron en el pastizal (marzo) y el bosque (junio), respectivamente. Así, es importante mencionar que β fue mayor a la unidad en todas las épocas, excepto en el bosque durante el mes de junio o valor mínimo (Tabla 2).

De acuerdo con el número de individuos y densidad de especies en el área de estudio del bosque antes mencionados, solo se realizaron los cálculos de flujo de savia en

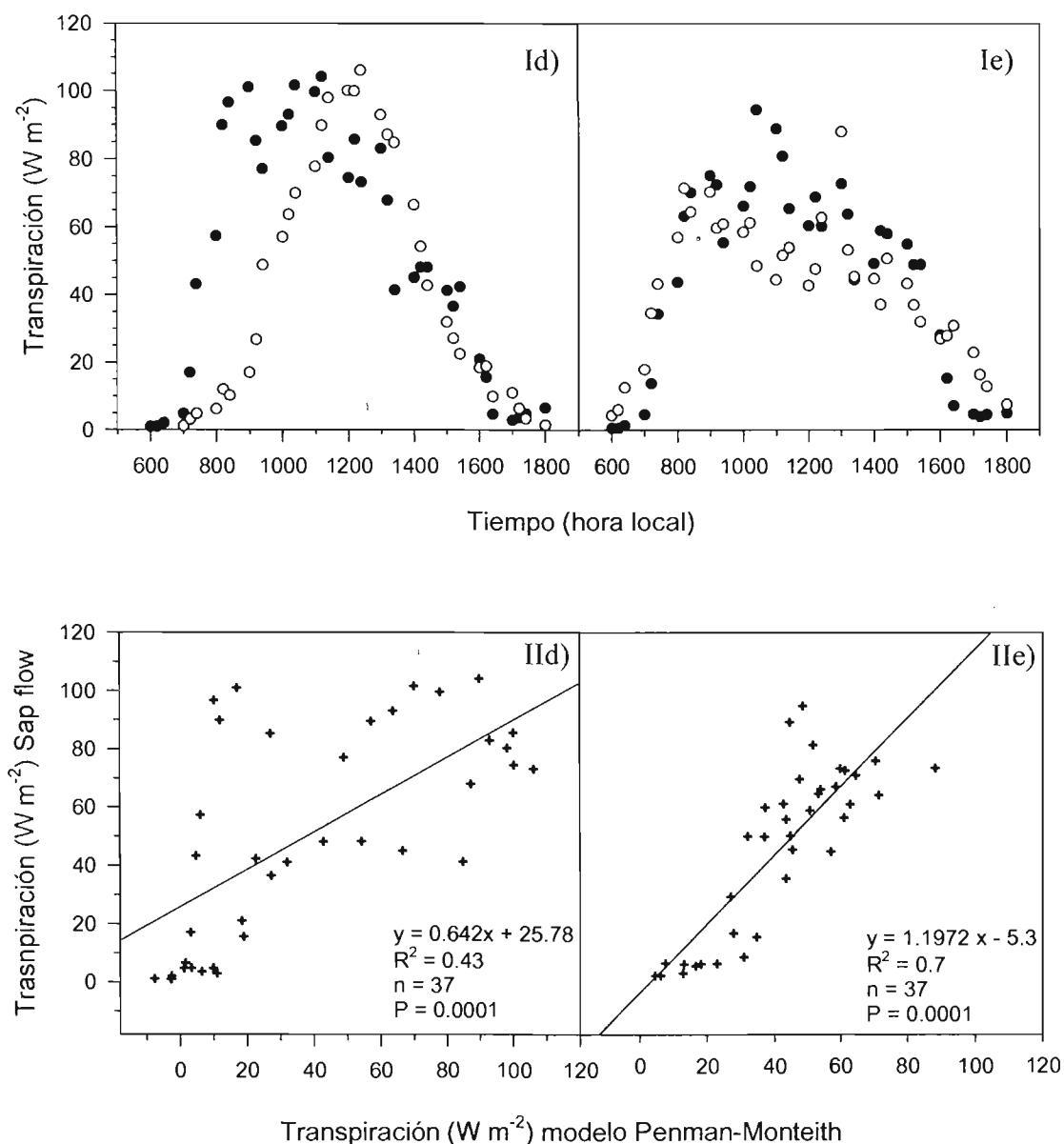


Figura 10. Variación diaria de la transpiración del bosque (I) (*Pinus patula*) obtenida a partir del cálculo del flujo de savia (●) y del modelo de Penman-Monteith (○), y su comparación (II) en el mes de noviembre de 2003 (d) y marzo de 2004 (e), respectivamente. La línea continua corresponde a la línea de regresión.

los datos obtenidos de *Pinus patula*, además de que su IAF fue mayor que en *Quercus crassifolia*. La transpiración calculada a partir del modelo de Penman-Monteith fue ligeramente menor a la estimada con el flujo de savia, sin embargo presentaron la misma variación y tendencia a lo largo del día en el mes de noviembre y marzo. También, se observa que la transpiración, en ambos casos, disminuyó en el último mes (época seca) (Figura 10-I). Así, en el mes de noviembre, la tasa de transpiración a partir del resultado con Penman-Monteith y con el flujo de savia fue de 0.7 y 0.9 l por día, mientras que en el mes de marzo fue de 0.7 y 0.8 l por día, respectivamente. La transpiración calculada (modelo Penman-Monteith) mostró mayor similitud ($R^2 = 0.7$) ($P = 0.0001$) con la estimada (flujo de savia) en el mes de marzo de 2004, que en noviembre de 2003 ($R^2 = 0.43$) ($P = 0.0001$), en donde existieron menor cantidad de datos que se ajustaron a una recta (Figura 10-II).

7. DISCUSIÓN

7.1 Microclima en el bosque y el pastizal

La respuesta de Q_N fue variable en los meses de cada época climática, pero siempre mantuvo una variación con tendencia a formar una distribución normal, en donde aumentó, después se estabilizó y finalmente disminuyó. Generalmente, Q_N fue variable entre las 10:00 y 15:00 hl., posiblemente debido a las fluctuaciones de la radiación solar como resultado del paso de las nubes. La nubosidad reduce la radiación considerablemente (Samani, 2000; Randow *et al.* 2004). En este sentido, es importante mencionar que el poblado de La Joya se encuentra en la zona de barlovento, por lo tanto es un lugar donde es frecuente el paso de las nubes.

El valor promedio de Q_N mostró que esta variable fue mayor en el pastizal que en el bosque, excepto en la época seca, cuando se presentó un evento de "norte". Es posible que, durante el tiempo de medición en el pastizal, la presencia de nubes y lluvias, hayan disminuido la radiación, como se mencionó anteriormente. En el Golfo de México, las lluvias invernales se asocian con las masas de aire polar o "nortes" (Challenger, 1998), causando el descenso brusco de la temperatura del aire y vientos fuertes, con lluvias

ligeras de uno a tres días, de noviembre a abril (Báez, *et al.*, 1997). De esta forma, se esperaba que por ser la época seca, Q_N aumentara en el pastizal, en mayor grado que en el bosque. Sin embargo, en esta época, la diferencia entre la Q_N acumulada del bosque y del pastizal fue de $0.3 \times 10^6 \text{ W m}^{-2}$ y de la Q_N promedio fue de 7.1 W m^{-2} , siendo las más bajas de todos los meses. Por lo tanto, la radiación neta en el pastizal no fue muy diferente de la del bosque en la época seca (Fig. 2), posiblemente, por que el "norte", provocó la reducción de las características biofísicas y microclimáticas del pastizal en comparación con las del bosque, el cual estuvo bajo condiciones microclimáticas estables.

Considerando el resultado de Q_N antes descrito y exceptuando la época seca, es probable que en las demás épocas, la diferencia en el tipo de cobertura vegetal, así como en el número y volumen de plantas, entre el bosque y el pastizal, provocó una mayor captura de la energía radiante en el bosque, y una redistribución de la misma, así como una mayor cantidad de radiación reflejada en el pastizal. Según el tipo de vegetación, la disponibilidad de la energía varía, ya que los bosques reflejan menos la radiación de onda corta que los pastizales (Kelliher, *et al.*, 1993). Por ejemplo, en una selva baja caducifolia, Barradas y Fanjul (1985) hallaron que los árboles vecinos pueden interceptar una mayor fracción de la radiación solar incidente, lo cual tiene repercusiones directas en el microclima. En los bosques, la vegetación conformada en doseles, representa un sistema complejo de asimilación de la radiación cuando esta es fraccionada (Larcher, 2003). En cuanto a los bosques de coníferas, estos presentan baja reflectividad solar debido a su capacidad de sumidero de energía y una alta dispersión de la luz por parte de las acículas; características que hacen de la superficie un medio de captura de la radiación (Grace, 1983). Así, con base en el hecho de que la radiación es absorbida o reflejada, según sea la superficie (Oke, 1987; Jones, 1992), el pasto puede reflejar la radiación en un intervalo de 10 a 33% y de 14 a 17% en una zona cubierta de árboles (García, 1986; Jones, 1992; Barry y Chorley, 1998). Así mismo, la radiación solar y de onda corta reflejadas por la vegetación del pastizal son más altas que las del bosque (Randow *et al.*, 2004), y en particular, que el de coníferas (Barry y Chorley, 1998). Probablemente, la escasa cobertura vegetal y un aumento del albedo en el pastizal determinaron que la Q_N (máxima, promedio y acumulada) haya sido mayor que la del bosque. Por lo tanto, es

posible que la captura y disipación de la energía disponible (Q_N) fue mayor en el bosque y menor en el pastizal.

Como ya se mostró, T_A fue mayor en el pastizal que en el bosque, excepto en el mes de agosto (época húmeda) (Fig. 3). Probablemente este cambio en la diferencia de T_A no representó un efecto importante en el microclima en agosto, ya que solo hubo una diferencia de $0.5\text{ }^\circ\text{C}$ entre el bosque y el pastizal. Sin embargo, en términos generales, el promedio y la máxima demostraron que T_A fue más alta y variable en el pastizal que en el bosque. Respecto a esto, la variación de la temperatura de un lugar depende, entre otros factores, de la presencia o ausencia de vegetación abundante (García, 1986). Por ejemplo, en zonas de bosques templados que fueron deforestadas, la temperatura de la superficie puede incrementarse de 1 a $2\text{ }^\circ\text{K}$, y mantenerse así mientras no haya reforestación (Lewis, 1998). En el caso de los pastizales, la temperatura en la vegetación es muy cercana a la del aire circundante, debido a la forma estrecha de sus hojas (Ripley y Saugier, 1978). La respuesta de T_A mostró una distribución unimodal a lo largo del día, similar a la de Q_N , aunque menos pronunciada. Esta similitud se debe a que la temperatura del aire se encuentra estrechamente relacionada con la variación de la radiación neta, ya que una forma de transferencia de la energía es el calentamiento del aire (Oke, 1987; Ahrens, 1991). Así mismo, Frank (2003), encontró que el promedio de la radiación neta y la temperatura del aire en diferentes tipos de pastizales fueron similares estacionalmente, en tres fechas de tres años consecutivos. También, Randow *et al.* (2004), mencionan que, a pesar de las diferencias entre dos tipos de superficie como un pastizal y un bosque, las variaciones en la temperatura dependen, principalmente, de la radiación observada.

En cuanto al dpv calculado, el pastizal presentó un valor promedio mayor que el bosque, a excepción de la época de "nortes". Es probable que se haya debido a la respuesta de la humedad relativa, ya que en la época de "nortes" esta variable fue menor en el bosque que en el pastizal. Existe una relación inversamente proporcional entre la humedad relativa y el dpv , en donde su pendiente cambia en función de la temperatura (Grantz, 1990; Jones, 1992). De esta forma, es posible que en la época de "nortes", la cantidad de vapor de agua que pudo retener el aire fue variable por causa de una disminución en la tasa evaporativa y una escasa transpiración del bosque, dado que las condiciones climáticas fueron poco favorables por ser la época invernal y presentarse al

mismo tiempo un microclima cambiante durante esta época. Sin embargo, se puede considerar que la tendencia de dpv fue de aumento en el pastizal, en comparación con el bosque, en la época húmeda y seca (Fig. 4). Es probable, que haya sido por las diferencias entre el bosque y el pastizal, en cuanto a la disipación radiativa, la temperatura del aire y el tipo de vegetación como fuente de humedad. Por ejemplo, durante el invierno, existe poca energía disponible para la evaporación, lo cual puede provocar que el dpv disminuya o se vuelva cero (Kimmins, 1987). Por esto, la determinación del dpv ayuda a conocer la demanda transpirativa del dosel (Green, 1993), y es una variable importante en la predicción de la conductividad diaria del mismo (Sommer, *et al.*, 2002). De esta forma, el dpv puede ser un indicador importante en el diagnóstico de las condiciones de humedad o desecación del aire, ya que, un aumento del dpv , generalmente está asociado a fenómenos de sequías prolongadas, altas temperaturas y reducción de la humedad del suelo (Freedman *et al.*, 2001). Si bien el aumento del dpv no representa un índice de valor energético por sí mismo, puede explicar de manera anticipada, las consecuencias en el sobrecalentamiento del microambiente y la posibilidad de que un lugar tienda hacia la desertificación.

En el pastizal, V_R fue mayor y más variable que en el bosque (Fig. 5), sin embargo, en la época seca, el resultado fue contrario. Esto también puede explicarse en función de las condiciones cambiantes del clima como resultado del evento de "norte" en el mes de marzo. No obstante, de acuerdo con la tendencia general, posiblemente el tipo y estructura de la cobertura vegetal del bosque y el pastizal, hayan influenciado en las diferencias que presentó la rapidez del viento. En las zonas boscosas, la rapidez del viento se reduce con la cobertura vegetal (Wagner y Lenz, 1989) ya que las grandes variaciones en la rapidez del viento tienen poco efecto dentro del bosque, mientras que en los espacios abiertos ocurre lo contrario (Barry y Chorley, 1998). Por ejemplo, la rapidez del viento fue reducida dramáticamente, del borde al interior de un bosque (Giambelluca, *et al.*, 2003), lo que provoca que variables como la conductividad estomática dependan, en gran medida, de este factor ambiental (Kelliher, 1993). También, en la respuesta de V_R , se observa que aumentó en mayor grado alrededor del medio día en los meses de las épocas del año evaluadas. En este sentido, las diferencias en la presión atmosférica ocasionan el viento, en donde esta presión varía según la temperatura y densidad del aire,

las que a su vez, también pueden generar viento (Barradas, 1994). Así mismo, es posible que tales características estén más acentuadas en el pastizal que el bosque.

Las características microclimáticas de un sitio dependen de las fuentes de distribución y concentración del calor y vapor de agua (Jones, 1992), en donde los procesos físicos y fisiológicos son establecidos por el tipo y altura de la cobertura vegetal, por lo tanto, la presencia de plantas afecta las condiciones locales e influye en el ambiente del cual forma parte (Larcher, 2003). De esta manera, es importante conocer el microclima de un lugar, ya que a través de sus variaciones se puede determinar la influencia de las plantas sobre el ambiente.

7.2 Características biofísicas en el control estomático del bosque y el pastizal

El IAF del bosque fue más alto que el del pastizal, posiblemente debido a un mayor número y volumen foliar en la cobertura del bosque que del pastizal. Uno de los ecosistemas que presentan valores bajos de IAF son los pastizales, mientras que los bosques templados tienen valores más altos (Asner, *et al.*, 2002). También, es probable que el aumento del IAF en el bosque, durante la época húmeda, se haya debido al incremento del follaje en su cobertura vegetal, como resultado de las condiciones microclimáticas favorables en la época de crecimiento. De la misma forma, el aumento de este índice estuvo relacionado con la presencia del cambio en el crecimiento vegetativo de un bosque de abetos (Bosveld y Bouten, 2001). También, los cambios en la humedad del aire, la cantidad de agua de reserva o el estrés hídrico que presenta la vegetación se reflejan de forma directa en el IAF (Rey, 1999). Por otro lado, debido a que el pastizal en estudio ha sido inducido para la actividad ganadera, su superficie conservó una cubierta y densidad constante del pasto "Rye grass" en cualquier época del año, por lo que al parecer, las condiciones ambientales no intervinieron en la dinámica de la vegetación en donde su fenología ha sido interrumpida, y esto pudo determinar un IAF sin cambio en el tiempo (Tabla 1). Sin embargo, en una amplia variedad de coberturas como la de los cultivos y pastizales extensivos, generalmente es posible realizar mediciones micrometeorológicas para la estimación de flujos en una superficie determinada, pudiéndose ajustar bien a las condiciones locales (Schmid, 1997).

De acuerdo con la respuesta de r_s , esta variable fue mayor en el pastizal que en el bosque, excepto en el mes de noviembre (Tabla 1). Posiblemente, la variación del microclima en este mes provocó la disminución de la conductividad estomática y por lo tanto el aumento de r_s en los individuos del bosque, así como la disminución de esta variable en el pastizal. Esto pudo deberse a que existió un mayor dpv promedio en el bosque que en el pastizal durante el mes de noviembre (Fig. 4). Aunado a esto, en el bosque se presentó la Q_N acumulada ($5.4 \times 10^6 \text{ W m}^{-2}$), y promedio (Fig. 2, Tabla 2) y T_A (Fig. 3) fueron las más bajas de todas las demás observaciones realizadas en este sistema y en comparación con las del pastizal en todas las épocas. Los factores ambientales que más afectan la resistencia estomática en los bosques son la radiación, la humedad, la temperatura y el potencial hídrico foliar (Grantz, 1990; Kaufman, 1990; Zhang, 1997). Se puede decir que la respuesta general de r_s , excepto por la época de "nortes", tendió a disminuir y aumentar en el bosque y el pastizal, respectivamente, siendo más evidente en la época húmeda (Fig. 6). De esta forma, es posible que las condiciones microclimáticas generadas en el bosque, así como un mayor IAF, hayan favorecido la reducción de r_s y facilitando la difusión de vapor de agua a través de los estomas en comparación con el pastizal. En diferentes estudios, se ha observado que la resistencia estomática de un pastizal puede ser mayor que la de un bosque (Grace, 1983; Kramer y Kozlowski, 1990). El control estomático, así como la velocidad de respuesta y su grado de eficiencia, varían según la especie y las características del hábitat (Larcher, 2003). Por ejemplo, en la regulación estomática, la proporción de CO_2 fijado por cantidad de agua liberada es menor en hojas maduras de plantas C_3 que de plantas C_4 (Nobel, 1991). Así mismo, factores como el déficit de presión de vapor, la temperatura del aire, la rapidez del viento y la estacionalidad, entre otros, también pueden acentuar las diferencias en la función estomática de las especies (Jones, 1992; Salisbury y Ross, 1994).

La resistencia del dosel (r_d) fue menor en el bosque y mayor en el pastizal durante las épocas climáticas evaluadas (Fig. 7). La variación de r_d es una forma de conocer la función estomática en conjunto al considerar todo el sistema del dosel, por lo que es importante la respuesta del IAF. En este sentido, la conductividad del dosel, por definición, es un valor integrado de la conductividad estomática (Sommer, *et al.*, 2002),

en donde la primera puede ser afectada por el índice de área foliar (Barradas y Fanjul, 1985; Rey, 1999; Frank, 2003). Es probable que el valor de r_d en el bosque fue menor durante la época húmeda por su microclima y un mayor IAF. Por ejemplo, la resistencia del dosel fue inversamente proporcional al aumentar el índice de área foliar durante el crecimiento de los brotes foliares de un bosque de abetos (Bosveld y Bouten, 2001). En el caso del pastizal, r_d fue calculado con un único valor de IAF, como resultado del volumen constante del pasto, como fue descrito anteriormente, por lo que su variación fue solo función de r_s en cada época. Esto indica que la variación del control estomático en el pastizal, prácticamente, fue la del dosel. De esta forma, si bien parte de la respuesta de r_s fue inherente a la especie y las características del sitio, y en donde el dpv tal vez afectó la variación de r_s en el bosque y el pastizal, es posible que el efecto de esta variable microclimática se pueda hacer extensivo al dosel. En este sentido, la conductividad del dosel puede responder de manera importante al déficit de presión de vapor del aire (Kelliher, *et al.*, 1993; Sommer *et al.*, op. cit.).

La resistencia aerodinámica (r_a) fue menor en el bosque que en el pastizal a lo largo de las épocas climáticas evaluadas (Fig. 7). Esta variable es función de factores como la rapidez del viento, la altura de la cobertura vegetal y el IAF, entre otros, lo que determina el grado de resistencia a la difusión de vapor de agua que oponen las superficies y la rugosidad-aspereza del dosel (Oke, 1987; Kelliher, *et al.* 1993; Hortalová y Matejka, 1999). Así, debido a las características biofísicas y fisiológicas contrastantes de la superficie del bosque y el pastizal, existieron amplias diferencias en los valores estimados de r_a entre estos sistemas (Tabla 1 y Fig. 7). Por lo tanto, probablemente la escasa cobertura vegetal en el pastizal, así como su altura e IAF, incrementaron el valor de r_a , mientras que en el bosque, el aumento del IAF y la altura de su vegetación, determinaron un menor valor de r_a . Existe una fuerte influencia del grado de heterogeneidad aerodinámica de la vegetación y la altura de la misma en la respuesta de r_a , por lo que su valor en los bosques puede llegar a ser hasta de un orden de magnitud mayor que en los pastizales (Kelliher, *et al.*, op. cit.), y por esto, en las zonas boscosas, la resistencia de la superficie foliar y aerodinámica es baja y alta, respectivamente, comparado con un pastizal (Rey, 1999). Posiblemente, uno de los efectos físicos indirectos del tipo de vegetación contrastante, fue que al ser mayor V_R en el pastizal, la

respuesta de r_a , haya sido, en parte, más variable que en el bosque (Fig. 7). En un pastizal, existen grandes efectos de turbulencia que cambian la rugosidad-aspereza de la cobertura vegetal (Hurtalová y Matejka, op. cit.).

7.3 Balance de energía y evapotranspiración del bosque y el pastizal

El calor latente (Q_E), correspondiente a la evapotranspiración, fue mayor en el bosque que en el pastizal, excepto en la época de "nortes" y la seca. En el caso de la época de "nortes", tal vez el bosque disminuyó la capacidad transpirativa al reducir su área foliar (Tabla 1) y presentar un mayor dpv (Fig. 4) que el pastizal, lo que afectó la liberación de vapor de agua en los estomas (aumentando r_s) en los individuos del bosque. Se puede decir que el dosel del bosque, generalmente estuvo bajo humedad constante por efecto de los "nortes", sin embargo, ante el cierre estomático, es probable que existiera mayor participación de la evaporación de agua vía interceptación del dosel que la transpiración. Además, en invierno la transpiración disminuye, y si el suelo está frío provoca, que prácticamente toda la radiación se convierta en calor sensible para calentar los árboles por conducción o la atmósfera por convección (Oke, 1987). En el caso de la época seca, Q_E fue menor en el bosque que en el pastizal (Fig. 8). Cabe mencionar, la presencia de un evento de "norte" en los días de medición del pastizal. Es posible que la pérdida de agua en el pastizal, haya sido dominada por la evaporación en vez de la transpiración, ya que sus resistencias en cada nivel (r_s , r_d y r_a), fueron las más altas (Tabla 1 y Fig. 6 y 7) y por lo tanto, poco control fisiológico. Por otro lado, tal vez el bosque experimentó una disminución en la disponibilidad de agua debido a la época seca, contribuyendo a diferenciar la evapotranspiración en ambos sistemas.

De esta forma, sin las excepciones ya mencionadas, el bosque presentó un mayor Q_E (evapotranspiración) que el pastizal en la época húmeda (Tabla 2 y Fig. 8). Es posible que las condiciones microclimáticas, así como las propiedades aerodinámicas y ecofisiológicas del bosque determinaron una mayor evapotranspiración con respecto al pastizal. Se ha observado que las zonas donde existe una mayor cobertura vegetal, se presentan características de tipo aerodinámico, energético y ecofisiológico favorables para aumentar el flujo calor latente y por lo tanto la evapotranspiración que en zonas

desprovistas de vegetación o con una cobertura vegetal menor (Kelliher, *et al.*, 1993; Rey, 1999; Randow, *et al.*, 2004), además de reflejar diferentes tasas de transpiración entre especies (Salisbury y Ross, 1994; Giambelluca, 2003). Así, es posible que el aumento de la humedad debida a la precipitación en la época húmeda y el incremento del IAF, hayan favorecido el aumento del calor latente en el bosque en comparación con el pastizal. Por ejemplo, en las zonas lluviosas, el potencial de evapotranspiración, fue mayor en función del incremento del IAF y la altura de la vegetación, que las áreas de pastizal y con vegetación escasa (Rey, 1999), por lo que, la evapotranspiración, en los sistemas boscosos, está primordialmente controlada por las condiciones de humedad en la vegetación, aún durante periodos húmedos (Konzelmann, *et al.*, 1997). Así mismo, la humedad tiende a incrementarse en zonas con vegetación abundante (Wagner y Lenz, 1989; Waring y Running, 1998), y por el contrario, puede disminuir desde el interior de un parche de bosque hasta el área descubierta de vegetación que lo rodea (Giambelluca, *op. cit.*).

El bosque presentó un mayor Q_E que Q_H en el mes de junio (Tabla 2 y Fig. 8), probablemente debido a que la respuesta de ciertos factores como el microclima, un mayor IAF, la disminución de r_s y r_a en comparación del pastizal, en parte favorecido por la época húmeda, así como por las diferencias en las características biofísicas y ecofisiológicas de las dos coberturas vegetales. Esto, probablemente, provocó que la energía disponible en el bosque se distribuyera, en mayor grado, en forma de calor latente que en calor sensible, y en sentido inverso en el pastizal. En diferentes ecosistemas, la porción de calor latente (evapotranspiración) aumentó, en demanda de una mayor densidad foliar en la época húmeda y de crecimiento, y la disminución del flujo de calor sensible (Saigusa, *et al.*, 1998; Barradas, 2001; Frank, 2003 y Randow, *et al.*, 2004). Además, los cambios en la absorción y fraccionamiento de la radiación están relacionados con fluctuaciones y diferencias según el tipo de cobertura, por lo tanto en un dosel vegetal existe menor variación del flujo de calor que en un claro, ya que las características emisivas y reflectivas de la vegetación pueden cambiar el balance de energía dentro de un ecosistema (Domingo, *et al.*, 2000). Es importante notar que la porción de Q_E en el bosque fue casi el doble de Q_H en junio (Tabla 2). Un área cubierta de árboles, puede transpirar hasta dos veces más agua que un área de pastizales, por lo

que el balance de energía depende del tipo de vegetación bajo estudio (Salati *et al.*, 1991). Si bien un bosque de pino-encino no es comparable con uno tropical del Amazonas, si presentan los mismos mecanismos dentro del balance de energía y la evapotranspiración, así como las alteraciones que experimentan en respuesta del cambio en el uso del suelo.

De este modo, exceptuando el bosque en junio, Q_H fue mayor que Q_E en todas las épocas, en donde esta diferencia fue más pronunciada en el pastizal que en el bosque. Es probable que las variables microclimáticas, el dpv y las diferentes resistencias hayan sido la causa de que la energía disponible se haya distribuido, en mayor proporción, en forma de calor sensible que en calor latente en el pastizal. De aquí que, en relación con Q_N , la fracción de Q_H haya sido mayor que Q_E en todas las épocas y con marcada diferencia en el pastizal, exceptuando el bosque en junio, en donde la proporción de Q_E y Q_H fue de 66 y 34 %, respectivamente, y de 50 % en ambos flujos durante agosto (Tabla 2). La fracción evapotranspirativa de un bosque fue mayor que la de un pastizal en la época húmeda y seca (Randow, *et al.*, 2004), y de menor proporción en zonas de pastoreo, sugiriendo que la radiación neta se haya disipado más en calor sensible que en calor latente (Frank, 2003). En el caso de la época de "nortes" y de la época seca, el aumento de Q_H sobre Q_E en el bosque y el pastizal puede explicarse en función de las posibles variaciones ecofisiológicas antes mencionadas en las excepciones de cada época.

En la razón de Bowen, el valor de β en el bosque durante junio fue menor a la unidad porque la porción de calor latente dominó sobre la del calor sensible y sin limitaciones fisiológicas en la evapotranspiración (Tabla 2 y Fig. 9). En diferentes estudios de balance energético, la razón de Bowen fue menor que la unidad al incrementarse la evapotranspiración (Sommer, *et al.*, 2002; Frank, 2003;), y en el caso de los bosques templados su valor oscila entre 0.4 y 0.8, mientras que en los pastizales entre 2 y 6 (Oke, 1987). Sin embargo, en los meses siguientes, el dominio de una fracción de flujo de calor sobre la otra, demostró el cambio en la distribución de la energía disponible en el bosque y el pastizal. Así, fuera del balance de energía del bosque en junio de la época húmeda, β fue mayor que la unidad en todos los demás casos (Tabla 2 y Fig. 9). Por tal motivo, es probable que la energía disponible (Q_N) en el bosque y el pastizal, haya sido utilizada, principalmente, en calentar el aire que en aumentar su humedad a través de

la evapotranspiración, generándose un alto déficit hídrico en la capa límite del dosel de estos sistemas, siendo más pronunciado en el pastizal en la mayoría de los meses evaluados. Así, cuando β es mayor que uno, probablemente la disponibilidad del agua se encuentre limitada en el suelo y el clima puede calentarse, mientras que al ser menor que la unidad, se incrementa la humedad del sistema y el clima se vuelve más fresco (Oke, op. cit.).

De esta forma, las diferencias observadas entre el bosque y el pastizal pueden deberse a la variación de los factores microclimáticos y ecofisiológicos evaluados, como por ejemplo, la respuesta de Q_N , dp_v y g_s , como fue visto anteriormente. Así, en el modelo de Penman-Monteith, la evapotranspiración puede ser altamente sensible cuando la conductividad aerodinámica es pequeña y varía el déficit de presión de vapor de agua en el aire, los cuales dependen de los cambios en la radiación neta (Barradas y Fanjul, 1985). Además, en este modelo, las diferencias en la anatomía foliar, la regulación estomática, las propiedades aerodinámicas y el albedo, pueden provocar que la evapotranspiración sea diferente en las cubiertas vegetales bajo las mismas condiciones climáticas (FAO, 2004).

Los pastizales naturales pueden evadir el estrés hídrico a través de un periodo de latencia cuando la transpiración se aproxime a cero (Kelliher, *et al.*, 1993). En el presente estudio, el pastizal no fue natural sino inducido para el pastoreo y de cobertura vegetal constante, sin embargo, en términos generales, presentó un balance energético más cambiante y con una menor evapotranspiración que el bosque. De acuerdo con esto, la cobertura vegetal de un bosque tiene ventajas sobre la de un pastizal, por ejemplo, el sistema radicular de los árboles tiene la capacidad de mantener el agua absorbida del suelo, aún después de periodos prolongados de sequía (Randow, *et al.*, 2004), por lo que el calor latente es el resultado de la libre disponibilidad de humedad en el suelo (Oke, 1987). En estudios comparativos, un pastizal puede mostrar cambios estacionales más pronunciados que un bosque (Randow *et al.*, op. cit.). De esta manera, las diferencias observadas en la distribución de la energía disponible y las propiedades ecofisiológicas del bosque y el pastizal, probablemente, determinaron la variación de la evapotranspiración en cada sistema. En todo caso, diferentes tipos de vegetación no presentan la misma disponibilidad de energía radiante, en donde los bosques reflejan

menos radiación de onda corta que los pastizales (Kelliher, op. cit.) y la tasa de transpiración, es mayor y menor en los bosques de coníferas y pastizales, respectivamente (Larcher, 2003).

Por otro lado, se observa que la variación diurna de la transpiración calculada mediante el modelo de Penman-Monteith respondió de forma parecida a la estimada a partir del flujo de savia en los meses evaluados, de ahí que, en los resultados de ambos cálculos, los puntos presentaron una distribución normal (Fig. 10-I). Conforme a esto, es probable que por la radiación neta (Q_N) en el bosque, al ser más variable en marzo que en noviembre (Fig. 8), y una posible reducción en la disponibilidad de agua, como resultado de la época seca, la transpiración en marzo, haya mostrado una disminución en relación con la de noviembre. Se puede decir que, aún cuando solo en marzo se presentó una mayor similitud ($R^2 = 0.7$) entre las dos formas de transpiración calculadas, al parecer, la distribución de la nube de puntos en el mes de noviembre, tendió a ajustarse a una recta (Fig. 10-II). En un estudio análogo, el valor de R^2 fue de 0.8 ($n = 49$) al comparar la transpiración obtenida a partir del modelo de Penman-Monteith y del cálculo con el flujo de savia en un conjunto de árboles (Zhang, *et al.*, 1997). Así mismo, en el presente estudio, la tasa de transpiración por día obtenida a partir de los resultados de cada tipo de cálculo en los meses evaluados, no presentó valores muy distintos. De la misma forma, se compararon las tasas de transpiración a partir del modelo de Penman-Monteith y del cálculo con el flujo de savia en un árbol de nogal aislado (Green, 1993). Es así que, el modelo de Penman-Monteith puede ser una forma confiable para determinar la evapotranspiración del dosel en un bosque, porque, si bien evalúa todo el ecosistema, su resultado no presentó diferencias muy marcadas, en relación con la evapotranspiración estimada a partir del flujo de savia, en el cual solo es considerado el desempeño de un individuo en el bosque. De hecho, es recomendable realizar validaciones para conocer el grado de estimación del flujo de savia con otras formas de medir la transpiración, y poder descartar posibles fuentes de error (Smith y Allen, 1996; Burgess, *et al.*, 2001). Por ejemplo, los valores de transpiración a partir del flujo de savia y la captura de agua presentaron una alta correlación en individuos de *Pinus patula*, por lo que es apropiada la técnica de flujo de savia para conocer el uso del agua en esta especie (Dye, *et al.*, 1996).

7.4 Impacto ecológico del cambio de uso del suelo en el bosque de pino-encino

De acuerdo con las observaciones en el balance de energía y la evapotranspiración del bosque y el pastizal en el poblado de La Joya, se describen a continuación, las posibles consecuencias climáticas y ecológicas derivadas del cambio en el uso del suelo.

Al existir una interacción entre la vegetación y el clima (Ennis y Marcus, 1996), es posible que en esta relación, la participación fisiológica del pastizal haya sido menor, como resultado de un microclima con aire más caliente y seco que en el bosque. Probablemente, esta respuesta del pastizal hubiera sido más pronunciada, de no haberse presentado un evento de "norte" en la época seca. Así, cuando la atmósfera no está en equilibrio con la vegetación, existe un incremento de la presión de vapor en el ambiente y ocurren movimientos de aire advectivos (Barradas, 2001).

Aunque en el presente estudio, la posible alteración ambiental se evaluó a escala local, se puede extrapolar a mayores escalas, ya que la conversión de bosque en pastizal es una actividad habitual en el poblado de La Joya y sus alrededores. El cambio en el uso del suelo es un factor de importancia en el proceso del cambio climático, ya que si bien ocurre en sitios muy localizados, representa un escenario ampliamente distribuido (Maass, 2003). De acuerdo con estudios realizados en el centro del estado de Veracruz, puede presentarse un cambio en el balance energético y una reducción de la transpiración vegetal, como resultado de la deforestación, y de continuar esto, puede variar la distribución de las lluvias en la Región de las Grandes Montañas del estado de Veracruz (Barradas, 2000). Comúnmente, una de las consecuencias climáticas previstas al cambiar la cobertura vegetal, es la disminución de la precipitación a nivel regional (Wagner y Lenz, 1989; Kelliher, *et al.*, 1993; Freedman, *et al.*, 2001; Randow, *et al.*, 2004). En lugares cercanos a La Joya, se ha observado, desde 1923, una disminución anual en la precipitación pluvial de 3.13 mm en Xalapa y de 4.4 mm en Las Vigas, y de seguir así, se podría presentar una disminución del 30 y 50 %, respectivamente, hacia el año 2023 (Lara-García, 2000).

Si bien el pastizal fue inducido para un fin ganadero, es probable que en un principio el sitio fue desforestado, y en respuesta a ello, el microclima presentó un incremento de T_A con posibles consecuencias en la ecofisiología del bosque circundante.

Por ejemplo, las diferencias de temperaturas en la superficie del suelo están relacionadas con variaciones espaciales en los bosques naturales y diferencias en las cantidades de transpiración de un sitio a otro (Lewis, 1998). En los límites de superficies contrastantes de coberturas vegetales, existen variaciones térmicas horizontales que al generar movimientos turbulentos en el aire a pequeñas escalas (Oke, 1987) se origina un microclima tal que puede causar una reducción de la evapotranspiración en la vegetación limítrofe, siendo parte del efecto de borde (Giambelluca, 2003). De esta forma, es probable que al aumentar T_A se incremente la respiración del bosque y por lo tanto disminuya su fotosíntesis neta. El incremento de la temperatura del aire puede intervenir en el control estomático al afectar el proceso de fijación de CO_2 (Nobel, 1991; Leegood, 1995), por lo que al restringirse la fotosíntesis, repercute en la acumulación de biomasa (Smirnoff, 1995) y en consecuencia el crecimiento vegetal (Salisbury y Ross, 1994). Así mismo, existe una correlación positiva entre la transpiración del ecosistema y su productividad, ya que al suprimir la transpiración, se limita el proceso de nutrición en las plantas (Maass, 2003). También, son importantes las posibles consecuencias biológicas, como por ejemplo, la disminución en el establecimiento de las especies, en respuesta de un menor crecimiento y productividad en el bosque. El incremento de la temperatura del aire puede causar cambios en el crecimiento de los árboles, así como limitar el establecimiento y migración de las especies (Barry y Chorley, 1998).

A pesar de que la principal limitante en la transpiración del bosque fue el microclima asociado y la temporalidad, puede ser que también disminuya en función del aumento en las concentraciones de CO_2 en el aire, como respuesta al sobrecalentamiento del aire local, como parte del cambio climático. En este sentido, la vegetación del bosque, puede ser que constantemente alterne su función de conservar el agua cerrando los estomas con la de capturar el CO_2 mediante su apertura, aunque los estomas no pueden transpirar mas agua de lo que pueden fijar de CO_2 . Por lo tanto, es posible que la transpiración se reduzca, al representar un alto costo energético cuando las condiciones microclimáticas son desfavorables. Las plantas que crecen en condiciones de CO_2 elevado, frecuentemente, reducen la demanda de ciertos recursos y funciones, como por ejemplo, la pérdida de agua al reducir la apertura estomática y la necesidad de menor cantidad de luz, debido a un cambio en el punto de compensación de la luz en la

fotosíntesis (Larcher, 2003). En consecuencia, es probable que la transpiración del bosque sea variable, provocando una menor eficiencia en el uso del agua y con efectos negativos en el proceso de crecimiento.

Por todo lo anterior, es probable que los cambios en el equilibrio energético y la variación ecofisiológica del pastizal puedan representar un impacto en los mecanismos del bosque como son la fotosíntesis, la productividad y su función sumidero, de aquí la relevancia biológica en el presente estudio. Siendo así, es posible que el pastizal haya sido un sitio donde se redistribuyera la energía disponible, provocando el incremento de la temperatura del aire y una menor difusión del agua vía transpiración. En cambio el bosque, posiblemente respondió una función de sumidero de energía y calor, así como una fuente de humedad, especialmente en el mes de junio de la época húmeda. El balance hídrico y de energía de un área determinada dependen del tipo de cobertura vegetal presente (Salati, *et al.*, 1991). De esta manera, es probable que en el mes de junio, el bosque haya contribuido en generar condiciones microclimáticas favorables, y por lo tanto aumentara su evapotranspiración. Se ha comprobado que un bosque puede devolver hasta un 75 % de la humedad que recibe de la atmósfera (Salati, *et al.*, 1991), convirtiendo a la vegetación en un factor de influencia en el ambiente, del cual forma parte (Larcher, 2003). Así mismo, es posible que tales condiciones microclimáticas y ecofisiológicas, hayan sido favorables para el crecimiento foliar del bosque, lo que cual se puede observar en el incremento de IAF del mes de junio. Cuando aumenta el IAF existe una mayor superficie fotosintéticamente activa (Larcher, 2003). Además, la cantidad total de follaje en los doseles vegetales refleja el control biológico y ambiental sobre el crecimiento vegetal, en donde existe una correlación significativa entre la productividad primaria neta y el IAF (Asner, *et al.*, 2002).

Por tanto, el estudio del balance de energía y la evapotranspiración, resultan importantes en el conocimiento del deterioro ambiental de los ecosistemas, al determinar las posibles causas de las alteraciones ecofisiológicas, como pro ejemplo en el uso del agua y las consecuencias derivadas en el funcionamiento de los bosques. Esto se acentúa por el hecho de que en México existen pocos estudios de esta índole, así como en bosques templados de latitudes tropicales. A partir de este trabajo, se proponen estudios a nivel de cuenca hidrográfica, ya que todos los procesos biogeoquímicos y los flujos de

energía están limitados al control de la dinámica del agua del ecosistema, y también con respecto al crecimiento y productividad del bosque. Con base en este tipo de estudios, se pueden llevar a cabo acciones dentro del manejo de los recursos.

8. CONCLUSIONES

El microclima del bosque y el pastizal presentaron diferencias significativas, en donde las características aerodinámicas y ecofisiológicas fueron determinantes en las respuestas de cada dosel. Generalmente las condiciones microclimáticas del bosque fueron menos extremas que en el pastizal, por lo que el primero presentó mayor humedad relativa y menor temperatura del aire, rapidez del viento y déficit de presión de vapor que el segundo en todas las épocas. Sin embargo, esta tendencia en el microclima fue variable en la época de "nortes", especialmente en noviembre, y la seca al ocurrir un evento de "norte" durante el tiempo de medición en el pastizal.

La respuesta ecofisiológica fue diferente en cada sistema, en donde el bosque presentó una menor resistencia estomática y aerodinámica que el pastizal, así como del dosel, excepto en la época de "nortes". Es probable que debido a las condiciones cambiantes de esta época, aumentó la resistencia a la difusión del vapor de agua en los estomas y el dosel. Estas variables disminuyeron en el bosque y el pastizal en la época húmeda, posiblemente, debido a la influencia de las condiciones microclimáticas y la época de crecimiento. Uno de los factores ecofisiológicos, que tal vez favoreció el aumento de la respuesta transpirativa del bosque, en comparación con el pastizal, fue el índice de área foliar, sobretodo en la época húmeda; aún cuando el pastizal presentó un índice de área foliar constante en las épocas evaluadas.

En función de las características del microclima, las propiedades aerodinámicas y ecofisiológicas, el balance de energía y la evapotranspiración fue contrastante entre el bosque y el pastizal. Así, de acuerdo con el modelo de Penman Montheit, el bosque presentó una mayor evapotranspiración que el pastizal. De este modo, la energía disponible (radiación neta) en el bosque se convirtió, en mayor proporción, en calor latente y sensible, mientras que en el pastizal fue lo contrario. En la razón de Bowen los valores más altos correspondieron al pastizal. Por lo tanto, probablemente el bosque

mitigó las condiciones microclimáticas extremas a través de la evapotranspiración, mientras que el pastizal calentó y secó el aire, en respuesta de un posible mayor albedo, de ahí la mayor radiación neta y el origen de condiciones menos favorables para la evapotranspiración que en el bosque.

De esta manera, es posible que el efecto de tales condiciones en el pastizal estén afectando el microclima a escala local, así como regional, debido a que la conversión de bosque a pastizal, para usarse con fines ganaderos es una actividad habitual en la zona y sus alrededores. En este sentido, el impacto del microclima asociado al pastizal y su baja capacidad transpirativa pueden tener implicaciones climáticas, al reducir los eventos de precipitación en la zona, y biológicas, causando efectos en detrimento del crecimiento y la productividad del bosque, así como en la captura de carbono atmosférico.

9. APÉNDICE

Calor latente de vaporización	2.45	K J g^{-1}
Calor volumétrico específico del agua	4.19	$\text{M J m}^{-3} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$
Calor específico del aire a una presión constante	1004.67	$\text{J kg}^{-1} \text{ K}^{-1}$
Constante de von Karmann	0.41	
Constante psicrométrica	0.65	Pa K^{-1}
Densidad del aire seco a presión constante	1.3	kg m^{-3}
Pendiente de la curva de saturación de la presión de vapor		$\text{Pa } ^\circ\text{C}^{-1}$

10. REFERENCIAS

- Ács, F. y G. Szász. 2002. Characteristics of microscale evapotranspiration: a comparative análisis. *Theoretical and Applied Climatology*. 73: 189-205.
- Adem, J, A. Ruiz, V.M. Mendoza, R. Garduño, V.L. Barradas. 1995. Recent experiments on monthly weather prediction with the Adem Thermodynamic Climate Model, with special emphasis in México. *Atmosfera* 8: 23-24.
- Ahrens, D. 1991. *Meteorology today: An introduction to weather, climate and the environment*. Cuarta edición. West Publishing Company. Minnesota, U.S.
- Andrew, G.J.R. 1992. *Pinus patula* Schiede and Deppe. Patula pine. SO-ITF-SM-54. New Orleans, LA: U.S.A. Departamento de Agricultura, Servicio Forestal, Estación sur Experimental del Bosque. 5 p.
- Asner, G.P., J.M.O. Scurlock y J.A. Hicke. 2002. *Global Síntesis of Leaf Area Index Observations: Implications for Ecological and Remote Sensing Studies*. Carnegie Institution of Washington, Stanford, C.A. U.S.A.
- Báez, A.P., H. Padilla, J. Cervantes, D. Pereyra y R. Belmont. 1997. Rainwater chemistry at the eastern flanes of the Sierra Madre Oriental, Veracruz, Mexico. *Journal of Geophysical Research*. 102: 23, 329-23,336.
- Barradas, V.L. y L. Fanjul. 1985. Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco, México. *Biotica*. 10: 199-210.
- . 1994. *Instrumentación Biometeorológica*. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de Cultura Económica. México. D.F.
- . 2000 (a). Modificación del microclima con énfasis en la conservación y la restauración ecológica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 65: 83-88.
- . 2000 (b). La importancia de la niebla como fuente natural y artificial de agua en la región de las grandes montañas del estado de Veracruz. *Foresta Veracruzana*.
- . 2001. Energy balance and transpiration in an urban tree hedgerow in Mexico City. *Urban Ecosystems*. 4: 55-67.
- Barry, G.R. y R.J. Chorley. 1998. *Atmosphere, Weather and Climate*. Séptima edición. Routledge, Londres, Reino Unido.
- Bosveld, F.C. y W., Bouten. 2001. Evaluation of transpiration models with observations

- over a Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*. 108: 247-264.
- Burgess, S.S.O., M.A. Adams, N.C. Turner, C.R. Beverly, C.K. Ong, A.A.H. Khan y T.M. Bleby. 2001. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*. 21: 589-598.
- Calder, I.R. 1990. *Evaporation in the uplands*. En: Kelliher, F.M., R. Leuning y E.D. Schulze. 1993. Evaporation and canopy characteristics of coniferous forest and grasslands. *Oecologia*. 95: 153-163.
- Clements, J.R. 1970. Shoot responses of young red pine to watering applied over two seasons. *Canadian Journal of Botany*. 48: 75-80.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, Presente y Futuro*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM, Agrupación Sierra Madre, S.C. México.
- Chambers, J.Q., N. Higuchi, E.S. Tribuzy y S.E. Trumbore. 2001. Carbon sink for a century. *Nature*. Brief communications. 410: pag. 429.
- Dickinson, R.E. 1987. *The Geophysiology of Amazonia, Vegetation and Climate Interactions*. John Wiley and Sons. Nueva York.
- Diekkrueger. 2003. Systemhandbuch und Benutzerhandbuch fuer SIMULAT 2.2 und Demonstrat 2.2. Manual. En: www.gsf.de/UFIS/ufis/modell65/gle327.html
- Domingo F.L., L. VillaGarcía, A.J. Brenner y J. PuigdeFábregas. 2000. Measuring and modeling the radiation balance of a heterogeneous shrubland. *Plant, Cell and Environment*. 23: 27-38.
- Dye, P.J., S. Soko y A.G. Poulter. 1996. Evaluation of the heat pulse velocity method for measuring sap flow in *Pinus patula*. *Journal of Experimental Botany*. (47) 300: 975-981.
- Ennis A. C. y H. N. Marcus. 1996. *Biological Consequences of Global Climate Change*. University Science Books. U.S.A.
- Etherington, J.R. 1982. *Environment and Plan Ecology*. John Wiley & Sons. USA.
- FAO. 2004. www.fao.org/docrep/XO490E/XO490e06.htm
- Fitzjarrald, D.R. 1986. Slope winds in Veracruz. *Journal of Climate and Applied Meteorology*. 25: 133-144.

- Fitzjarrald, DR., KB. Moore, J. Cabral. A.O. Manzi y L.D. de Abreu Sá. 1990. Daytime turbulent exchange between the amazon forest and the atmosphere. *Journal of Geophysical Research*. 95: 16825-64.
- Frank A.B. 2003. Evapotranspiration form Nothern Semiarid Grasslands. *Agronomy Journal*. Nov/Dec 95 (6): 1504-1509.
- Freedman, J.M., D.R. Fitzjarrald, K.E. Moore y R.K. Sakai. 2001. Boundary Layer Clouds and Vegetation-Atmosphere Feedbacks. *Journal of Climate*. 14 (2): 180-198.
- García de Miranda Enriqueta. 1986. *Apuntes de Climatología*. UNAM, México, D.F.
- Garduño, R. 1995. *El veleidoso clima*. La Ciencia desde México. No. 27. Fondo de Cultura Económica. México. D.F.
- Giambelluca, T.W., A.D. Ziegler, M.A. Nullet, D.M. Truong y L.T. Tran. 2003. Transpiration in a small tropical forest patch. *Agricultural and Forest Meteorology*. 117: 1-22.
- Gómez-Pompa, A. 1978. *Ecología de la vegetación del estado de Veracruz*. CECSA. México.
- González, R.R. 1993. La diversidad de los encinos mexicanos, diversidad biológica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 44: 125-142.
- Grace, J. 1983. *Plant-Atmosphere Relations*. Chapman and Hall. Reino Unido.
- Grace, J., Lloyd, J., McIntyre, J. Miranda, A. Meir, P., Miranda, H., Moncrieff, J., Massheder, J., Wright, I. y Gash, J. 1995. Fluxes of carbon dioxide and water vapour over undisturbed tropical forest in south-west amazonian. *Global Change Biology* 1: 1-12.
- Grantz, D.A. 1990. Plant response to atmospheric humidity. *Plant, Cell and Environment*. 13: 667-679.
- Green S.R. 1993. Radiation balance, transpiration and photosynthesis of an isolated tree. *Agricultural and Forest Meteorology*. 64: 201-221.
- Hannaway, D., S. Fransen, J. Cropper, M. Teel, M. Cheney, T. Griggs, R. Halse, J. Hart, P. Cheeke, D. Hansen, R. Klinger y W. Lane. 1999. Annual Ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.). PNW 501. Abril. En: <http://eesc.orst.edu/AgComWebFile/EdMat/PNW501.html>
- Hurtalová T. y F. Matejka. 1999. Surface characteristics and energy fluyes above different plant canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*. 98-99 491-500.

- Ibañez M., P.J. Pérez, V. Caselles y F. Castellvi. 1998. A simple method for estimating the latent heat flux over grass from radiative Bowen ratio. *American Meteorological Society*. Vol. 37, abril, 387-392.
- Inman-Bamber, N.G. y M.G. McGlichey. 2003. Crop coefficients and water-use estimates for sugarcane based on long-term Bowen ratio energy balance measurements. *Field Crops Research*. 83: 125-138.
- Jones, H.G. 1992. *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kaufmann, M.R. 1990. Estimatin tree canopy transpiration from measurements of leaf conductance. *Measurements techniques in plant science*. Academic Press. U.S.A.
- Kelliher, F.M., R. Leuning y E.D. Schulze. 1993. Evaporation and canopy characteristics of coniferous forest and grasslands. *Oecologia*. 95: 153-163.
- Kimmins, J.P. 1987. *Forest Ecology*. Mac Millon. Nueva York, U.S.A.
- Klooster, D. y O. Maser. 2000. Community forest management in Mexico: carbon mitigation and biodiversity conservation through rural development. *Global Environmental Change*. 10: 259-272.
- Kjelgaard, J. F., C. O. Stockle y R.G. Evans. 1996. Accuracy of canopy temperature energy balance for determining daily evapotranspiration. *Irrigation Science*. 16: 149-157
- Konzelmann T., P. Calanca, G. Müller, L. Menzel y H. Lang. 1997. Energy Balance and Evapotranspiration in High Mountain Area during Summer. *Journal of Applied Meteorology*. 36: 966-973.
- Kramer, P.J. y T.T. Kozlowski. 1990. *The physiological ecology of woody plants*. Academic Press. San Diego, California, U.S.A.
- LACDE, 1990. *Latinoamerican Comisión on Development and Environment*. Our Own Agenda. Banco Interamericano de Desarrollo-PNUD, New York.
- Lara-García, F. 2000. Régimen termopluviométrico y aspectos microclimáticos y bioclimáticos de Xalapa, Veracruz. Tesis de Lic. En Ciencias Atmosféricas. Xalapa, Veracruz (en revisión).
- Larcher, W. 2003. *Physiology Plant Ecology*. Cuarta Edición. Springer. Germany.
- Leegood, R.C. 1995. Effects of temperature on photosynthesis and photorespiration. *Environmental and Plant Metabolism*. BIOS Scientific Publishers Limited. Oxford, Reino Unido.

- Leppanem, O.E. y G.E., Harbeck Jr. 1960. A test of the energy balance method of measuring evapotranspiration. *Publication of the International Association of Scientific Hydrology*. 53: 428-437.
- Lewis, T. 1998. The effect of deforestation on ground surface temperatures. *Global and Planetary Change*. 18: 1-13.
- Malek, E. y G.E. Bingham. 1993. Comparison of the Bowen ratio-energy balance and the water balance methods for the measurement of evapotranspiration. *Journal of Hidrology*. 146: 209-220.
- Maass, M. 2003. Principios generales sobre manejo de ecosistemas. *Conservación de ecosistemas templados de montaña en México*. INE-SEMARNAT. México.
- Maass, M. 2005. Dinámica hidrológica del ecosistema. www.ine.gov.mx/veajei/publicaciones/libros/395/maass
- Meinzer, F.C., G. Goldstein, N. M. Holbrook, P. Jackson y J. Cavelier. 1993. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell and Environment*. 16: 429-436.
- Meza, P.E. 1996. Estudio comparativo de las propiedades físicas e hídricas entre los andosoles de cultivo y el bosque del Cofre de Perote, Veracruz, México. Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Monteith y Unsworth, 1990. en: Waring, R. H. y Running, S.W. 1998. *Forest Ecosystems: Analysis at multiple scales*. Academic Press, San Diego, California.
- Moore, K.E., D.R. Fitzjarrald, S.C. Wofsy, B.C. Daube, J.W. Munger, P.S. Bakwin y P. Crill. 1994. A season of heat, water vapour, total hydrocarbon, and ozone fluxes at a subarctic fern. *Journal of Geophysical Research*. 99: 1937-1952.
- Nobel, P.S. 1991. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. Tansley Review No. 32. *New Phytologist*. 119: 183-205.
- Pesson, P. 1978. *Ecología Forestal*. Mundi-Prensa. Madrid, España.
- Pokorný, J. 2001. Dissipation of solar energy in landscape controlled by management of water and vegetation. *Renewable Energy*. 24: 641-645.
- Oke, T. R. 1987. *Boundary layer climates*. Methuen & Co. Nueva York, USA.
- Randow, C.V., A.O. Manzi, B. Kruijt, P.J. de Oliveira, F.B. Zanchi, R.L. Silva, M.G. Hodnett, J.H.C., J.A. Gash, M.J. Elbers, F.L. Waterloo, Cardoso y P. Kabat. 2004.

Comparative measurements and seasonal variations in energy and carbon exchange over forest and pasture in South West Amazonia. *Theoretical and Applied Climatology*.

Rey, J.M. 1999. Modelling potential evapotranspiration of potential vegetation. *Ecological Modelling*. 123: 14-159.

Rincón E., H. Pilar y M. Álvarez. 1999. Respuestas de plantas y ecosistemas al cambio climático: un enfoque ecofisiológico. *Ciencia*. 50 (3): 5-15.

Ripley, E. A. y B. Saugier. 1978. Biophysics of a natural grassland: evaporation. *Journal of Applied Ecology*. 15: 459-479.

Ritchie, J.T. 1981. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. *Plant and Soil*. 58: 81-96.

Saigusa, N., T. Oikawa y S. Liu. 1998. Seasonal variations of the exchange of CO₂ and H₂O between a grassland and the atmosphere: An experimental study. *Agricultural and Forest Meteorology*. 89: 131-139.

Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 1994. *Fisiología Vegetal*. Iberoamericana. México, D.F.

Salati, E., R.L. Victoria, L.A. Martinelli y J.E. Richey. 1991. Forest : their role in global change, with special reference to the Brazilian Amazon. *Climate Change: Science, Impacts and Policy: Proceedings of the Second World Climate Conference* pp: 391-395.

Salvador, O. 1959. La temperature et le flux de chaleur dans le sol a Dakar. *Annales Faculte de Sciences*. Dakar (4): 47-54.

Samani, Z. 2000. Estimating solar radiation and evapotranspiration using minimum climatological data. *Journal of Irrigation and drainage engineering*. 265-267.

Sakai, R.K., D.W. Fitzjarrald, y K.E. Moore. 1994. Investigating the relationship between leaf area index and turbulent exchange in a deciduous forest. *Memories of Agricultural and Forest Meteorology and 11th Conference on Biometeorology and Aerobiology*. American Meteorological Society, Boston. Pp 160-162.

Schmid, H.P. 1997. Experimental design for flux measurements: matching scales of observations and fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*. 87: 179-200.

Shukia, J., C. Nobre, y P. Sellers. 1990. Amazon deforestation and climate change. *Science* 247: 1332-1325.

Smirnoff, N. 1995. Metabolic flexibility in relation to the environment. *Environmental and Plant Metabolism*. BIOS Scientific Publishers Limited. Oxford, Reino Unido.

- Smith, D.M. y S.J. Allen. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany*. (47) 305: 1833-1844.
- Sommer, R., T.D. de Abreu, V. Konrad, A. Carioca de Araujo, H. Fölster y P.L.G. Vlek 2002. Transpiration and canopy conductance of secondary vegetation in the eastern Amazon. *Agricultural and Forest Meteorology*. 112: 103-121.
- Thermal Logic. 2001. *Manual de usuario de Flujo de Savia*. Pullman, Washington, U.S.A.
- Toledo V. y M. J. Ordoñez. 1989. *La producción rural en México: alternativas ecológicas*. Fundación Universo Veintiuno. México.
- Velázquez, A., J. F. Mass, R.M. Saucedo, J.L. Palacio, G. Bocco, G.G. Rodríguez, L.L. González, I. Trejo, J.L. García, M. Palma, A. Peralta, J. P. Molina y F.G. Medrano. 2001. El inventario forestal nacional 2000. *Ciencias*. UNAM. 64: 13-19.
- Wagner, O. H. y H. Lenz. 1989. *El bosque y la conservación del suelo*. Miguel Ángel Porrúa. México, D.F.
- Waring, R.H. y Running, S.W. 1998. *Forest Ecosystems. Analysis at multiple scales*. Academic Press, San Diego, California.
- Zhang, H., L.P. Simmonds, J.I.L. Morison y D. Payne. 1997. Estimation of transpiration by single trees: comparison of sap flow measurements with a combination equation. *Agricultural and Forest Meteorology*. 87: 155-169.
- Ziemer, R.R. 1979. Evaporation and Transpiration. *Reviews of Geophysics and Space Physics*. Vol. 17, No. 6: 1175-1186.